



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CONSECUENCIAS DIRECTAS E INDIRECTAS DE LA
HERBIVORIA EN LA ADECUACION DE DOS
ESPECIES SIMPATRICAS DEL GENERO *Costus*, EN
LOS TUXTLAS, VERACRUZ

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:

LUCERO SEVILLANO GARCIA MAYEYA



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS:
DR. RODOLFO DIRZO

2003



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.



INSTITUTO NACIONAL
DE ESTUDIOS
Y INVESTIGACIONES
CIENTÍFICAS

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

Consecuencias directas e indirectas de la herbivoría en la adecuación de dos especies simpátricas del genero *Costus*, en Los Tuxtlas, Veracruz.

realizado por Lucero Sevillano García Mayeya

con número de cuenta 9755030-3 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez

Propietario

Dr. Néstor Alberto Mariano Bonigo

Propietario

Dr. Mauricio Quesada Avendaño

Suplente

Dr. Eduardo Morales Guillaumin

Suplente

Biol. Sergio López Mendoza

FACULTAD DE CIENCIAS
U. N. A. M.

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA



Detente ...
y considera las
maravillas de Dios.

Job 37: 14

Este trabajo tuvo muchos peldaños, y un sin fin de emociones. Gracias a todos los que, sin saberlo, me permitieron crecer y maravillarme.

Lucero Sevillano García Mayeya

A mis padres

por su apoyo incondicional,

por su confianza y su cariño

A mi hermano,
por su sencillez y comprensión

A mis abuelas,
por su apoyo y calidez

A mis abuelos,
porque me hubiera encantado
compartir con ellos esta pasión

CONTENIDO

Agradecimientos	<i>i</i>
RESUMEN	<i>iii</i>
INTRODUCCIÓN	
Interacciones entre plantas y animales	1
Polinización	3
Herbivoría	8
Estrategias defensivas de las plantas	9
Variación en la defensa química	13
Efectos directos e indirectos de la herbivoría	16
OBJETIVOS Y PREDICCIONES	27
MATERIALES Y METODOS	
Las plantas de estudio	30
Sitio de estudio	37
Disponibilidad lumínica	41
Crecimiento	41
Niveles de herbivoría	42
Metabolitos secundarios	46
Efectos de la herbivoría en la adecuación femenina y masculina	48
Inflorescencias y flores	48
Producción de néctar	49
Visitantes florales	50
Producción de frutos y semillas	51
RESULTADOS	
Disponibilidad lumínica	53
Crecimiento	53
Niveles de herbivoría	54
Metabolitos secundarios	61

Inflorescencias y flores	63
Producción de néctar	65
Visitantes florales	66
Producción de frutos y semillas	68
DISCUSION Y CONCLUSIONES	69
LITERATURA CITADA	89
APENDICE	101

AGRADECIMIENTOS

A Ti, por tu luz, por darme la certeza de que haz estado conmigo todos los días de mi vida. Por permitirme verte en los demás.

A Rodolfo Dirzo, que no es sólo mi tutor sino un gran apoyo académico y personal. Gracias por dirigir este trabajo, y por permitirme crecer académicamente a tu lado. Por tu paciencia y tu confianza, por tu sencillez, por compartirme con tanta energía tus conocimientos y por tu pasión única por entender la naturaleza.

A Néstor Mariano, por permitirme participar en tu proyecto e introducirme a este fascinante tema. Por tu asesoría y apoyo desde el inicio de mi proyecto, por tu esfuerzo por enseñarnos estadística, y por las discusiones interminables.

A mis sinodales, Dr. Néstor Mariano, Dr. Mauricio Quesada, Dr. Eduardo Morales y Biol. Sergio López por su tiempo, esfuerzo y dedicación para leer mi tesis y por los valiosos comentarios y sugerencias que contribuyeron enormemente a enriquecer este trabajo.

A Betsabé Ruiz, por crecer juntas académicamente y en particular durante los últimos años. Por tu ayuda desde el principio de este proyecto, por las discusiones, las pláticas interminables, las risas, las ocurrencias, la amistad.

A Eduardo Mendoza, por el ser humano que eres y por estar a mi lado en todo momento. Por tu gran apoyo y paciencia desde el principio de este trabajo, por tu valiosa ayuda en la planeación, el trabajo de campo, y la escritura de mi tesis. Por compartir conmigo tus conocimientos y reflexiones, tu vida, tu cariño. Sin ti este trabajo no hubiera sido posible.

A todos mis compañeros que me ayudaron en el trabajo de campo: Betsa, Lalo, Rodolfo, Néstor, Armando, Nashelly, Valentina, Laura, Martha.

A Santiago Sinaca y a Braulio por su enorme ayuda en el campo, por cuidar mis plantas, por enseñarme tantas cosas, por su entusiasmo y alegría.

A todo el personal de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles, por sus atenciones y ayuda. En especial Doña Chica y Doña Mila, porque no nos dejaron morir de hambre.

A la Dra. Patricia Guevara, del Laboratorio de Química de la Facultad de Ciencias, por permitirme trabajar con ella, por su asesoría para la determinación de los metabolitos secundarios de mis plantas. También a todas las personas de ese laboratorio que me ayudaron y asesoraron para llevar a cabo estas pruebas.

A Rubén Pérez Ishiwara, por su asesoría y discusión para tomar las fotografías hemisféricas y el análisis e interpretación de los resultados.

A todos los que me brindaron su ayuda en la identificación de los bichos que interactúan con mis plantas: Noemí Chávez (colibríes), Sr. Adolfo (mariposas nocturnas), Juan José Morrone (escarabajos).

A todos mis compañeros del LIPA, por compartir conmigo sus experiencias y conocimientos, por las risas y el cariño y por estar ahí siempre que tuve dudas: Betsa, Lalo, Valentina, Fernando, Martha, Paula, Laura Z, Raulito, Gume, Jessica, Eli, Juanito, Sarita, Cecilia, Laura, Nashelly, Armando, Luis, Octavio, César A, Sergio, César D, Germán, Raúl Iván, Rubén.

A todos mis compañeros de la Facultad de Ciencias con quienes aprendí y me divertí muchísimo, en especial a Ileana, Estela, Sandra, Betsa, Felipe, Gonzalo y Edgar.

A todos mis profesores de la Facultad de Ciencias, por enseñarme a tener pensamientos críticos y por haberme formado como Bióloga.

A la UNAM y sus espacios, por las reflexiones que me hizo tener y que cambiaron en gran medida mi forma de percibir a México y al resto del planeta.

A toda mi familia, por darme la certeza de que siempre estarán conmigo, por su apoyo, sus preocupaciones y su interés: Mamá, Papá, Güero, Carly, mi tía Caro, mi tío Carlos, José Carlos, mi tío Germán, Lorena, Germán, mi Abi, mi Abuela, mis tías Lucha y Martha.

A Thania Díaz, por impulsarme y enseñarme el camino de la Biología, por compartir conmigo sus experiencias y su vida, y por su escucha.

A mi comunidad, por el enorme crecimiento que tuvimos juntos y por el camino que nos unió: Pepe, Lety, Armando, Ale, Paola, Dulce, Jimena.

A mis amigas de siempre por su cariño, y por estar conmigo en los momentos alegres y difíciles: Erika, Nayeli, Alejandra, Lucy, Amanda, Mónica, Isaura, María Elena.

Este estudio pudo realizarse gracias al apoyo financiero otorgado por el proyecto de CONACyT, (3185-6) "Consecuencias del uso de la tierra sobre la interacción planta-animal", y el Presupuesto Operativo del Instituto de Ecología, UNAM, asignado al Dr. Rodolfo Dirzo.

RESUMEN

Las plantas en su ambiente natural están expuestas a la influencia simultánea de una amplia variedad de factores entre los que destacan las interacciones con los animales. Dos interacciones ampliamente representadas en los trópicos son la herbivoría y la polinización, las cuáles tienen una influencia directa sobre la adecuación de las plantas. Sin embargo, aunque rara vez se ha abordado el estudio de su efecto conjunto en la adecuación de las plantas, algunas investigaciones pioneras sugieren que la herbivoría tiene efectos directos e indirectos en atributos de las plantas asociados a la polinización. Estos efectos tienen el potencial de limitar el flujo de polen y la producción de frutos y semillas, reduciendo la adecuación total de las plantas. Los estudios que evalúan los efectos directos e indirectos de la herbivoría pueden proveer de información valiosa para entender el papel de las interacciones bióticas en la ecología y evolución de las plantas.

Este estudio analizó una serie de aspectos relacionados con la herbivoría y polinización en dos especies de plantas herbáceas simpátricas del sotobosque de la selva de Los Tuxtlas: *Costus dirzoi* y *C. scaber*. Como primer paso caractericé el ambiente lumínico de una muestra de individuos de ambas especies; además determiné sus: a) tasas de crecimiento, b) niveles de herbivoría y c) el contenido de metabolitos secundarios de su follaje. Por otra parte, en un conjunto de individuos con distintos niveles de herbivoría cuantifiqué los siguientes aspectos: d) producción y tamaño de las flores; e) producción de néctar, f) tasa de visitas a sus flores y g) producción de frutos y semillas. La caracterización del ambiente lumínico de cada individuo me permitió evaluar si los resultados de este estudio se podían interpretar bajo los supuestos de la hipótesis de la disponibilidad de recursos (HDR). Esta hipótesis propone que las especies adaptadas a ambientes con mayor disponibilidad de recursos (e.g., luz) presentan una mayor tasa de crecimiento y una menor asignación a la defensa, lo cual se traduce en niveles de herbivoría altos, mientras que las plantas adaptadas a ambientes con menor disponibilidad de recursos, crecen menos, asignan más a la defensa y por lo tanto presentan menores niveles de herbivoría.

Aunque no encontré diferencias significativas en la disponibilidad de luz asociada a los sitios donde se encontraban los individuos de ambas especies, los niveles de herbivoría fueron significativamente mayores en *C. dirzoi* que en *C. scaber*. En concordancia encontré que *C. scaber* tiene una concentración significativamente mayor de metabolitos secundarios en el follaje que *C. dirzoi*. En contraste a lo que se esperaría bajo la HDR, encontré que la especie que presentó menores niveles de herbivoría tuvo una mayor tasa de crecimiento (*C. scaber*). En relación a los aspectos reproductivos encontré una relación inversa entre la herbivoría y la producción de inflorescencias en *C. scaber*. Sin embargo en *C. dirzoi* encontré una relación positiva entre la herbivoría y la concentración de néctar y la tasa de visitas a sus flores.

Los resultados de este estudio apoyan la noción de que los metabolitos secundarios desempeñan un papel relevante en los mecanismos de defensa contra los herbívoros. Sin embargo, no encontré apoyo a la HDR, y se discuten algunas razones que podrían explicar esto. Propongo que en el caso de *C. scaber*, la herbivoría tiene el potencial de afectar de manera directa la adecuación al reducir el número de inflorescencias, y que en el caso de *C. dirzoi* los efectos asociados a la herbivoría pueden ser más complejos, ya que la herbivoría tuvo una relación positiva con la concentración del néctar y la visita a sus flores. En conjunto, los resultados de este estudio, si bien complejos, subrayan la necesidad de emplear un enfoque integral para tener una visión más amplia del papel que desempeñan las interacciones en la ecología y evolución de las plantas tropicales.

INTRODUCCION

INTERACCIONES ENTRE PLANTAS Y ANIMALES

Las poblaciones de plantas viven en ambientes en los que los factores abióticos y bióticos regulan su dinámica y estructura al afectar la sobrevivencia, abundancia y distribución de sus individuos (Harper 1977, Strauss y Zangerl 2002). En el caso de los bosques tropicales por ejemplo se ha puesto particular énfasis en el estudio de las interacciones bióticas, en virtud de que el rasgo distintivo de estos sitios es su gran diversidad biológica (Janzen 1983).

Las plantas interactúan con una amplia diversidad de organismos (como las bacterias, los patógenos, y algas), pero las interacciones que han establecido a lo largo de su historia evolutiva reciente con animales resultan las más evidentes. Como dos de los grupos más abundantes en el planeta, no es de sorprenderse que las plantas y los animales interactúen de forma tan frecuente y diversa. Las plantas y animales engloban el 91% del número total de especies registradas hasta el momento (1,720 600) (Strong *et al.* 1984, Price 2002). De este total aproximadamente el 26% está constituido por insectos que son herbívoros en al menos alguna etapa de su ciclo de vida (Strong *et al.* 1984). Por otra parte, alrededor del 80% de las angiospermas dependen de la polinización por animales para reproducirse (Buchmann y Nabhan 1996). Esto hace evidente que una gran proporción de la biodiversidad planetaria está involucrada en las interacciones planta-animal.

En los últimos años, uno de los temas centrales de estudio en ecología es el de las interacciones planta-animal (Wilson 1996). Se estima que este tipo de interacciones surgieron hace aproximadamente 120 millones de años (en el Cretácico Superior) y se volvieron más diversas durante el Cenozoico Temprano, con el origen de las plantas con flores (Wilson 1996, Labandeira 2002). En términos generales estas interacciones se clasifican, en función de sus efectos sobre los interactuantes, como *i*) positivas para ambos (mutualismo), *ii*) positivas para uno y negativas para el otro (antagonismo o competencia) y *iii*) positivas para uno y neutras para el otro (comensalismo) (Price 1997).

El estudio de las diversas interacciones entre plantas y animales nos permite avanzar en el entendimiento de los procesos ecológicos y evolutivos que se presentan en la naturaleza (Howe y Westley 1988). La estrecha relación entre plantas y animales que se evidencia en la actualidad permite suponer que su ocurrencia en el pasado ha constituido una importante presión selectiva para ambos grupos.

Los estudios de las interacciones planta-animal se han abordado desde varios enfoques. Estos incluyen desde aquellos que han evaluado con detalle el impacto que, en tiempo ecológico, pueden ejercer los polinizadores, herbívoros y dispersores de semillas sobre el desempeño de las plantas (Dirzo 1984, Bawa 1990, Coley y Barone 1996, Howe y Smallwood 1982), así como estudios que aún siendo de corto plazo permiten dilucidar el potencial selectivo que puede tener este tipo de interacciones (p. ej. Marquis 1984, 1992, Schemske y Bradshaw 1999). De manera complementaria se han desarrollado estudios dirigidos a comparar los patrones evolutivos de algunos grupos de plantas y animales que se sabe que interactúan, evaluando la coincidencia de sus filogenias (Becerra 1997, Armbruster 1997). El grado de influencia mutua que se puede desarrollar entre especies de estos dos grupos incluso ha alentado la propuesta de conceptos tales como el de coevolución (Ehrlich y Raven 1964, Futuyma y Slatkin 1983).

Las plantas están expuestas de manera simultánea a la influencia de los diversos tipos de interacciones que establecen con los insectos (herbivoría, polinización, dispersión, etc.). De esta forma evaluar el efecto aislado que un solo tipo de interacción tiene sobre las plantas puede en gran medida resultar en un reflejo poco fiel de lo que ocurre en condiciones naturales.

La herbivoría y la polinización son dos de las interacciones más comunes establecidas entre plantas y animales en la mayoría de los ecosistemas terrestres. Varios aspectos ecológicos y evolutivos de los herbívoros, los polinizadores y las plantas que interactúan con ellos han sido ampliamente estudiados (p. ej. Dirzo 1984, Real y Rathcke 1988, Bawa 1990, Marquis 1992, Coley y Barone 1996, Buchmann y Nabham 1996, Herrera y Pellmyr 2002); sin embargo los efectos conjuntos de estos dos procesos ecológicos, han sido muy poco investigados, particularmente en sistemas tropicales.

Este estudio aborda el efecto potencial que una interacción planta-animal antagonista, la herbivoría, tiene sobre algunos caracteres de las plantas que se relacionan con la interacción mutualista que éstas establecen con sus polinizadores, y finalmente con su adecuación.

En las siguientes secciones abordaré con mayor detalle las características particulares de la polinización. En particular la relevancia de los caracteres florales en la adecuación de las plantas y resaltaré cuál de estos caracteres son relevantes para la interacción planta-polinizador. Posteriormente, desarrollaré con detalle el tema central de este estudio, la herbivoría (por invertebrados), explicando cuáles son las consecuencias de esta interacción sobre las plantas y cuáles son las estrategias que han desarrollado para contrarrestar estos efectos. Además resaltaré la hipótesis prevaleciente para explicar la variación en dichas estrategias. Finalmente haré una revisión de la literatura acerca de los efectos potenciales de la herbivoría sobre algunos caracteres florales de las plantas que podrían afectar indirectamente a los polinizadores y finalmente a la adecuación de las plantas.

POLINIZACIÓN

La polinización es la transferencia de polen de las estructuras reproductivas masculinas (anteras) a las femeninas (estigmas) dentro de una flor, entre flores de un individuo o entre flores de individuos distintos de la misma especie. Se puede llevar a cabo a través de vectores abióticos como el agua y el viento (Labandeira 2002), pero es mucho más común que se realice a través de vectores bióticos como los animales (Bawa 1990, Ingrouille 1992, Pellmyr 2002).

Típicamente, la polinización es considerada una interacción mutualista entre plantas y animales (Real 1985, Buchmann y Nabhan 1996, Crawley 1997b). Las flores reciben y/o donan granos de polen de flores coespecíficas favoreciendo así la reproducción sexual de la planta. Por su parte, los animales obtienen recompensas florales como el néctar, aceites y el polen. Sin embargo, resulta necesario considerar que en una interacción mutualista las especies que intervienen no tienen los mismos

“objetivos” y tampoco buscan una cooperación mutua, sino su propio beneficio. En la interacción planta-polinizador las plantas buscan obtener el mayor número de visitas posibles y aumentar la probabilidad de recibir y/o donar granos de polen a un gran número de flores, invirtiendo poca energía en atracción y recompensas. Por su parte, los polinizadores buscan obtener la mayor cantidad de recompensas posibles haciendo pocas visitas, invirtiendo así poca energía en forrajeo (Crawley 1997b, Howe y Westley 1997, Pellmyr 2002). En este sentido, interacciones mutualistas como ésta representan una explotación recíproca que involucra conflictos evolutivos (Pellmyr 2002).

A pesar de la presencia de este tipo de conflictos, la polinización biótica es un fenómeno ampliamente representado tanto en sistemas templados como en sistemas tropicales de todo el mundo (Howe y Westley 1988, Bawa 1990, Buchmann y Nabhan 1996). Evidencia de ello es que muchos grupos de plantas con orígenes muy distintos presentan una serie de características comunes que parecen haber surgido, al menos en parte, como adaptaciones para recibir y donar polen y así reproducirse sexualmente. De la misma forma, muchos grupos de animales con orígenes diversos tienen características comunes que les permiten hacer uso de varias de las recompensas que ofrecen las plantas (Waddington 1983, Waser, 1983).

Actualmente se reconoce un gran número y variedad de sistemas de polinización (Bawa 1990, Buchmann y Nabhan 1996). La eficiencia de la polinización en estos sistemas involucra diversos factores de la planta y del animal que varían temporal y espacialmente: por un lado los caracteres florales y las recompensas que brindan las plantas, y por otro el comportamiento de los polinizadores.

Las características de las flores que sirven como atrayentes para los polinizadores se pueden dividir en visuales, olfativas y auditivas (Pellmyr 2002). Dentro de las visuales se encuentra la forma, el tamaño y el color de las flores o inflorescencias. Los polinizadores son capaces de distinguir la forma y el tamaño de una o un grupo de flores en una planta y elegir cuál de ellas visitar (Campbell 1989, Young y Stanton 1990, Johnson et al. 1995, Karban y Strauss 1993).

En general se ha sugerido que prefieren a las flores más grandes y simétricas dentro de un individuo o parche de flores, pues éstas generalmente brindan mayor calidad y cantidad de recompensas que las flores pequeñas (Pellmyr 2002). La cantidad de flores que una planta produce en un periodo reproductivo determinado (despliegue floral) también es importante para atraer a los polinizadores sobre todo a larga distancia; los polinizadores prefieren parches con un número grande de flores porque esto implica reducir el tiempo de traslado de una flor a otra y obtener así más energía (Geber 1985). Por otro lado las distintas longitudes de onda que reflejan las flores pueden determinar la frecuencia con que son visitadas y el tipo de animales que la visitan (Stanton *et al.* 1986). La combinación de colores en una flor o inflorescencia suele aumentar su visibilidad; algunas flores tienen zonas con un color distinto al del resto de la flor (típicamente llamadas guías de néctar) y sirven para indicarle a los polinizadores dónde se localizan las estructuras reproductivas y las recompensas (Waser 1983). El olor en las flores, producido por esencias o compuestos volátiles, sirve también como atrayente de polinizadores pero generalmente está combinado con otros atrayentes visuales. Los atrayentes auditivos son menos comunes y no se refieren a que las flores produzcan sonido sino a que pueden reflejar el sonido emitido por algunos animales (comúnmente murciélagos) para que éstos encuentren el néctar (Pellmyr 2002).

Las recompensas más comunes que ofrecen las flores a sus visitantes son néctar y el polen que les sirven de alimento, o bien esencias utilizadas como precursores de feromonas en algunas especies de abejas. Otro tipo de recompensas, aunque menos comunes, son las resinas o aceites (Howe y Westley 1988, Pellmyr 2002). De las recompensas antes mencionadas el néctar es particularmente importante. Las plantas pueden presentar variaciones considerables tanto en el volumen como la concentración de azúcares en el néctar y esto a su vez puede determinar el tipo de visitantes que recibe una flor y la frecuencia con que los recibe (Real y Ratchcke 1988, Schemske y Bradshaw Jr. 1999). Se espera que las plantas en general produzcan poco néctar porque probablemente es caro en términos energéticos (Pyke 1991), y porque representa una buena estrategia para “obligar” a los polinizadores a visitar más flores; esto podría

contribuir a que la cantidad y variedad intraespecífica de granos de polen que un polinizador recoja y/o deposite sea mayor (Pellmyr 2002).

Entre los polinizadores más comunes destacan los insectos (como los escarabajos, las mariposas, las abejas y las avispas), las aves (como los colibríes, los Meliphagidae y los Nectaridae) y los mamíferos (como los murciélagos y en menor proporción algunos ratones, marsupiales, lemures y primates) (Bawa 1990, Pellmyr 2002). Muchos de estos animales presentan características adaptativas para hacer uso de las recompensas que ofrecen las flores. Estas pueden ser morfológicas, fisiológicas y de comportamiento (Howe y Westley 1997). Ejemplos de las adaptaciones morfológicas son las lenguas largas y retráctiles de las mariposas y los picos de los colibríes que les permiten acceder fácilmente a los nectarios de flores alargadas. Las abejas presentan estructuras especializadas en las patas traseras en donde colectan polen. Las adaptaciones fisiológicas son menos evidentes. Muchas mariposas y colibríes tienen requerimientos energéticos especiales que hacen que sea necesario para ellos visitar casi durante todo el día flores para comer néctar; esta situación puede ser ventajosa para las plantas que son polinizadas por este tipo de animales, ya que son visitadas constantemente. La capacidad sensorial es otra característica adaptativa importante que difiere entre los polinizadores y puede determinar el tipo de flores que visitan. Diferentes taxa de insectos son capaces de ver diferentes porciones del espectro de luz, y las plantas presentan dicha variación, lo cual no es aparente para el ojo humano. Un ejemplo de esto es la capacidad que tienen las abejas de ver el espectro de luz ultravioleta.

Síndromes de polinización

La similitud de caracteres florales como la forma, el tamaño, el color o el tipo de recompensas que existe entre algunos grupos de plantas, así como algunas características (particularmente morfológicas) de varios grupos de animales dieron lugar al establecimiento de una serie de hipótesis que pretenden inferir, a partir de las características de las flores de una planta en particular, el tipo de polinizadores que se esperaría que tuvieran. Esta serie de caracteres florales potencialmente adaptados a

asociaciones taxonómicas con algunos polinizadores, ha sido llamados comúnmente “síndromes de polinización” (van der Pijl 1961, Faegri y van der Pijl 1979). Se ha sugerido que los síndromes reflejan evolución convergente de caracteres, generalmente en diversos grupos de plantas no relacionados, y en ambientes distintos (Howe y Westley 1997). Por ejemplo las plantas de cualquier grupo taxonómico con flores rojas y alargadas que producen grandes cantidades de néctar son típicamente polinizadas por colibríes, mientras que las flores amarillas que producen néctar y polen como recompensas son típicamente polinizadas por abejas.

Cuando se estableció la idea o concepto de los síndromes de polinización, se buscaban relaciones muy estrechas entre plantas y polinizadores, sugiriendo que muchos de los sistemas de polinización son especializados, al menos a nivel de gremio (por ejemplo las plantas con flores rojas y alargadas serían polinizadas por el gremio de los colibríes únicamente) (Waser *et al.* 1996). Actualmente existe una amplia discusión acerca de qué tan comunes son los sistemas planta-polinizador especializados con respecto a los generalizados (por ejemplo Gómez y Zamora 2002, Ollerton *et al.* 2002, Waser 2002). Algunos autores (Waser *et al.* 1996, 2002, Gómez y Zamora 2002) aseguran que, al contrario de lo que se pensaba hace algunos años, la generalización es la regla en lugar de la excepción en estos sistemas, mientras que otros (Johnson y Steiner 2000) establecen que los sistemas planta-polinizador se pueden ubicar en cualquier punto de un continuo entre generalización y especialización. Lo cierto es que existen tanto los sistemas extremadamente especializados como los generalizados, y al respecto hay todavía mucho por investigar.

Es necesario considerar que las plantas establecen muchos tipos de interacciones que podrían influir ecológica y evolutivamente sobre la interacción planta-polinizador. Por ejemplo, la existencia de presiones selectivas conflictivas (interacciones antagonistas) que actúan antes, durante o después de la polinización pueden provocar que no se favorezcan los sistemas planta-polinizador, particularmente los especializados, ya que los antagonistas podrían romper la selección mediada por los polinizadores y no permitir que se expresen respuestas evolutivas por parte de la planta

(Gómez y Zamora 2002). Un grupo potencial de organismos que provocan estas presiones conflictivas son los herbívoros o los depredadores de frutos y semillas (pre-dispersión), pues pueden seleccionar plantas usando los mismos patrones de preferencia que los polinizadores. Por lo anterior, para entender el papel de los polinizadores como agentes selectivos es necesario considerar el ciclo de vida completo de las plantas y las interacciones ecológicas que establecen con otros organismos, así como el contexto ecológico en el que las interacciones ocurren (Gómez y Zamora 2002, Cariveau *et al.*, en revisión).

HERBIVORÍA

La herbivoría es el consumo de tejidos o fluidos de las plantas por parte de los animales. Puede presentarse en diferentes estructuras de las plantas (como las raíces, tallos, hojas, flores y frutos) y su intensidad y frecuencia varía en el tiempo y el espacio. Sus efectos dependen tanto de características intrínsecas de las plantas tales como su carácter modular, el valor del tejido consumido y su fenostado (ontogenia y fenología), así como de factores extrínsecos como la disponibilidad de recursos en el ambiente y las fluctuaciones en la dinámica poblacional de los herbívoros (Dirzo 1984). La herbivoría rara vez tiene consecuencias letales sobre las plantas (Harper 1977, Dirzo 1984), aunque sí existen casos de plantas que mueren después de ser completamente defoliadas, por ejemplo por hormigas del género *Atta* (Dirzo 1984). El efecto más evidente de la herbivoría es la pérdida de tejido foliar que produce una reducción en las tasas fotosintéticas y de crecimiento (Chapin 1991). Esto tiene el potencial de repercutir en el desempeño (p. ej. la habilidad competitiva) y adecuación reproductiva de las plantas (ver Crawley 1983, Dirzo 1984, Chapin 1991, Marquis 1984, 1992, Coley y Barone 1996, Hartley y Jones 1997, Mutikainen y Delph 1996, Strauss 1997).

Existe evidencia sólida de que la herbivoría en muchos casos tiene efectos negativos sobre las plantas (Bigger y Marvier 1998). Sin embargo, hay casos donde no hay un efecto evidente (i.e., efecto neutro), o donde incluso el efecto parece ser positivo (Juenger y Bergelson 1997). Whitham *et al.* (1991) propusieron que los efectos de la

herbivoría se pueden ubicar a lo largo de un continuo que va desde efectos negativos hasta positivos pasando por los neutros. En los dos últimos casos existiría una sobrecompensación y compensación de las plantas, respectivamente (Whitham *et al.* 1991).

Estrategias defensivas en las plantas

A pesar de que el consumo de follaje es una actividad muy difundida entre los insectos, y que éstos son un grupo muy diverso y abundante que es capaz de remover parte de la productividad primaria (aproximadamente el 10%), no es común encontrar casos en los que las plantas de una comunidad pierdan completamente su follaje. Esto se ha atribuido a dos causas principales: *i*) el control que sobre las poblaciones de herbívoros ejercen sus enemigos naturales (control descendente, Hairston *et al.* 1960) y *ii*) la capacidad de las plantas para presentar mecanismos para defenderse del ataque por herbívoros (control ascendente, Stahl 1888, en Strauss y Zangerl 2002). Estos mecanismos no son excluyentes pero en este estudio abordaré con más detalle el rol de los mecanismos defensivos.

Las estrategias para contrarrestar la herbivoría pueden dividirse en dos tipos principales: la tolerancia y la resistencia. Las características de ambas se describen a continuación.

Tolerancia

La tolerancia se define como el grado en que una planta puede volver a crecer y reproducirse después de haber sido dañada por herbívoros (Strauss y Agrawal 1999). Esto implica que las plantas pueden soportar y/o compensar el daño. La tolerancia como estrategia defensiva implica la interacción de dos tipos de factores: intrínsecos y extrínsecos. Los factores intrínsecos son los que están determinados genéticamente o en el desarrollo de la planta, e incluyen la capacidad de almacenamiento y de desvío de reservas de carbono y nutrientes de raíces a tallos, la capacidad de incrementar la tasa fotosintética neta, la capacidad de incrementar las tasas de crecimiento, los patrones de obtención de nutrientes del ambiente, los patrones de asignación de recursos, y la

capacidad de incrementar la ramificación (lo cuál involucra la vulnerabilidad y número de meristemas que tengan las plantas), así como la plasticidad de respuesta y desarrollo ontogénico (Rosenthal y Kotanen 1994, Strauss y Agrawal 1999). Por otra parte los factores extrínsecos son todas las interacciones que establecen las plantas con factores bióticos y abióticos e incluyen la disponibilidad de recursos en el ambiente, el tipo y cantidad de herbivoría que se experimenta, y su distribución espacial en la planta. La tolerancia puede disminuir si algunos factores abióticos como la luz o el agua son escasos o cuando están restringidos debido a la competencia entre plantas (Rosenthal y Kothanen 1994).

La tolerancia parece desempeñar un papel tan importante en la ecología y evolución de las interacciones planta-herbívoro como la resistencia y no son necesariamente alternativas simples ni mutuamente excluyentes. Sin embargo, es posible que la tolerancia sea resultado de presiones selectivas distintas a la herbivoría ya que no reduce la adecuación de los herbívoros; además resulta difícil que los herbívoros puedan consumir diferencialmente a las plantas debido a los caracteres asociados a la tolerancia (Rosenthal y Kotanen 1994).

Resistencia

La resistencia se asocia con la presencia de caracteres en las plantas que reducen la preferencia, el consumo o el desempeño de los herbívoros. Los caracteres que confieren resistencia a las plantas incluyen caracteres defensivos que tienen la capacidad de brindar beneficios en términos de adecuación a las plantas, en presencia de herbívoros. Un carácter puede considerarse como defensivo aún cuando la defensa no sea su principal o única función (Strauss y Agrawal 1999). Las defensas pueden ser constitutivas, cuando se encuentran de manera permanente en la planta o bien inducidas cuando son producidas como consecuencia del ataque por parte de los herbívoros (Karban y Myers 1989). Las plantas pueden tener más de un tipo de defensa y éste puede modificarse a lo largo de su vida, dependiendo el estado ontogenético en el que se encuentren las plantas (Del Val y Dirzo 2003) y de otros factores bióticos y

abióticos. Los mecanismos más importantes que se han asociado a la resistencia en las plantas son mecanismos de defensa física, química y biótica (Coley y Barone 1996).

Defensa física

La defensa física involucra barreras mecánicas que impiden o dificultan el que los herbívoros puedan consumir plantas. Estas barreras pueden ser externas, como por ejemplo las espinas, los tricomas y los vellos glandulares en tallos y hojas; o internas, como por ejemplo el contenido de fibra, de polímeros complejos, de lignina y de cristales de sílice que confieren dureza a los tejidos, reduciendo así la digestibilidad de los mismos para los herbívoros (Howe y Westley 1988, Marquis 1991). La eficiencia de este tipo de defensas varía dependiendo de la planta y de la capacidad de los herbívoros para contrarrestarla (Coley 1983, Coley y Barone 1996, y referencias).

Defensa biótica

La defensa biótica involucra asociaciones con animales, que obtienen alimento o refugio o ambos por parte de las plantas, y a cambio proporcionan protección contra los herbívoros. El tipo de defensa biótica más común es la que se da entre varios linajes de plantas y hormigas, y se conoce como mirmecofilia. La mirmecofilia es una interacción común en los bosques tropicales. En un estudio realizado en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, Ibarra-Manríquez y Dirzo (1990) encontraron que de 289 especies de árboles analizados, el 3.1% (9 especies) están asociadas con 26 especies de hormigas, que potencialmente les brindan un beneficio al defenderlas de sus herbívoros. En otro estudio realizado en un bosque subtropical del sureste de Asia, se encontró que el 7.5% de toda la flora de ese sitio presenta nectarios extraflorales, característica asociada a este tipo de defensa (Pemberton 1998). Las recompensas que ofrecen las plantas a las hormigas varían según la planta, pero en general incluyen néctar (ofrecido en nectarios extraflorales), y cuerpos alimenticios constituidos por lípidos, glucógenos u otros nutrimentos.

Varios estudios han demostrado que las hormigas juegan un papel importante en la defensa contra herbívoros. Entre los sistemas mirmecófilos más conocidos destacan el

caso de las plantas del género *Acacia* y las hormigas del género *Pseudomyrmex* (Janzen 1966), o bien el caso del género *Cecropia* con hormigas del género *Azteca* (Schupp 1986). Otro caso menos conocido es el de *Costus woodsonii*, en el que se reportan interacciones estrechas con algunas hormigas (*Paraponera clavata*) que consumen el néctar extrafloral y defienden a las inflorescencias; esta interacción resulta en un incremento del seed-set (Schemske 1982). Otras especies como *Costus scaber* presentan nectarios extraflorales en las brácteas de las inflorescencias, pero no se ha estudiado con detalle si existe o no una relación mutualista en este sistema.

Defensa química

Uno de los mecanismos más importantes que están asociados a la defensa contra la herbivoría es la utilización de una gran variedad de compuestos químicos, derivados del metabolismo secundario de las plantas. Existe una gran variedad de metabolitos secundarios que se sabe juegan un papel defensivo contra herbívoros (Dirzo y Harper 1982, Dirzo 1984, Coley y Barone 1996, Harborne 1997, Hartley y Jones 1997). En general las defensas químicas pueden clasificarse, dependiendo de sus efectos sobre los herbívoros, en toxinas y en sustancias reductoras de la digestibilidad. Las sustancias tóxicas se consideran defensas cualitativas baratas y pueden repeler o incluso matar a los herbívoros (como por ejemplo los alcaloides, terpenoides, aminoácidos tóxicos, glucosinolatos, inhibidores de proteínasa, y ácido cianhídrico). Las sustancias reductoras de la digestibilidad se consideran defensas cuantitativas caras, que provocan sólo una disminución en la calidad nutricional de los tejidos vegetales (como por ejemplo los taninos) (Howe y Westley 1988).

Dentro de las defensas, el grupo de los fenoles es el más ampliamente distribuido en la mayoría de las plantas y también el más eficiente contra herbívoros (Bazzaz *et al.* 1987, Harbone 1997). Entre los fenoles se encuentran los taninos, que son polifenoles de alto peso molecular y pueden dividirse en taninos condensados y taninos hidrolizables. Los taninos se encuentran generalmente en grandes concentraciones y se considera que son defensas costosas (Briggs y Schultz 1990). Son importantes como defensas químicas

en las plantas ya que si son ingeridos en grandes cantidades pueden producir reducciones en las tasas de crecimiento, pérdida de peso, y otros síntomas de desnutrición en los herbívoros (Howe y Westley 1988).

Se ha establecido que las defensas químicas en las plantas presentan algunas “desventajas”. La primera es que son costosas porque compiten con el metabolismo primario para producir energía y substratos (Rhoades 1979, Mckey 1979). Las plantas al habitar un sitio con recursos finitos, se enfrentan a la disyuntiva de defenderse o realizar otras funciones básicas para su sobrevivencia como por ejemplo crecer (Jing y Coley 1990, Herms y Mattson 1992) o reproducirse (Briggs y Schultz 1990, Zangerl y Bazzaz 1992, Stearns 1992). Esto puede variar según el peso relativo de los compuestos, su concentración y su tasa de renovación, si ésta existe. Otra desventaja es que algunos metabolitos secundarios podrían tener un efecto autotóxico en las plantas (McKey 1979). Por lo anterior la producción de defensas químicas en las plantas está justificada únicamente cuando los costos ecofisiológicos son menores que los beneficios que confiere la defensa (Simms 1992).

Variación en la defensa química

El tipo y cantidad de defensas químicas en las plantas están determinados por factores genéticos y por factores ambientales. Los factores genéticos definen el o los tipos de defensas que una planta es capaz de producir dadas sus restricciones filogenéticas; es decir, el tipo de defensas que las plantas de una familia en particular producen. Por ejemplo, las plantas de la familia Cucurbitaceae producen sustancias químicas defensivas llamadas cucurbitacinas, que no son producidas por ninguna otra familia de plantas (Carroll y Hofman 1980, Mariano 2001). De la misma forma, estos factores definen las respuestas fisiológicas que una planta es capaz de realizar (p. ej. tasas particulares de producción de metabolitos secundarios defensivos en relación al crecimiento), aun cuando estos mecanismos pueden estar también influenciados por factores ambientales.

Los factores ambientales como la disponibilidad de recursos, la temperatura, la humedad, el viento y la irradiación, así como algunas condiciones ecológicas particulares (como por ejemplo la competencia y herbivoría) que afectan a las plantas, pueden influir en el tipo y cantidad de defensas. Entre los factores ambientales que pueden tener mayor influencia en la producción (tipo y cantidad) de defensas en una planta se encuentran la luz, el suelo, el agua (Coley *et al.* 1985, Boege 1999), e incluso la magnitud de daño previo (Marquis 1992). Por otro lado la dinámica de las poblaciones no sólo de plantas sino también de herbívoros hace que exista variación en la defensa (Feeny 1976, Rhoades y Cates 1976, McKey 1979).

Esta variación puede reflejarse a nivel inter e intraespecífica en las plantas (Burnett *et al.* 1978, Dirzo y Harper 1982), o bien en distintas partes dentro de una misma planta (Rhoades y Cates 1976, Harper 1977, McKey 1979). Diversos autores han intentado explicar las razones por las que existe esta variación en la defensa química de las plantas, así como definir cuáles son las principales fuerzas ambientales que la determinan (Marquis 1992). Para ello se han propuesto una serie de hipótesis que buscan explicar los mecanismos ecológicos y evolutivos de los patrones defensivos de las plantas. Entre ellas se encuentra la Hipótesis de la Apariencia (Feeny 1976, Rhoades y Cates 1976), la Teoría de la Defensa Óptima (Rhoades 1979, McKey 1979), la Hipótesis del Balance Carbono/Nutrientes (Bryant *et al.* 1983, pero ver también Hamilton *et al.* 2000), y la Hipótesis de Disponibilidad de Recursos/Tasa de crecimiento (Coley *et al.* 1985). De éstas, una de las que en la actualidad tiene mayor aceptación es la Hipótesis de Disponibilidad de Recursos (HDR). Por esta razón la utilizo como marco conceptual de referencia para este estudio y la abordo con mayor detalle a continuación.

Hipótesis de Disponibilidad de Recursos/Tasa de crecimiento

Esta hipótesis, propuesta por Coley *et al.* (1985) establece que la producción de defensas químicas en las plantas está determinada por su capacidad fisiológica intrínseca para crecer (determinada genéticamente), por su capacidad fotosintética y por la disponibilidad de recursos que éstas tienen. En particular, las tres variables

involucradas en determinar el tipo y cantidad de defensas son: *i*) la tasa inherente de crecimiento, *ii*) la cantidad de recursos a los que tienen acceso las plantas y *iii*) el balance entre el cociente carbono/nitrógeno (ver más adelante). Estas variables interactúan para determinar si la inversión en la defensa de las plantas es baja o alta, si las defensas son fijas o móviles, y si están basadas en carbono o en nitrógeno. Las defensas fijas son las que se producen desde el nacimiento de la hoja y forman parte permanente de ésta (como las ligninas o los taninos), y las defensas móviles son las que se sintetizan y se degradan constantemente durante el tiempo de vida de la hoja (como los terpenos y los alcaloides). Por su parte las defensas con base en carbono son las ligninas, y compuestos fenólicos como los taninos y terpenos; mientras que las defensas con base en nitrógeno son los alcaloides, cianuros y aminoácidos no proteínicos.

Con base en lo anterior, las predicciones que surgen acerca de la tasa de crecimiento e inversión en defensa son las siguientes. Las plantas que han estado adaptadas, a lo largo de su historia evolutiva, a vivir en sitios con una alta disponibilidad de recursos (como por ejemplo en ambientes con suficiente luz y suelo fértil), tienen una tasa de crecimiento y una tasa fotosintética altas y pueden fácilmente reemplazar los tejidos perdidos por herbivoría. Consecuentemente invertirán menos energía en producir defensas o bien la inversión se hará en moléculas que se sintetizan de manera sencilla, o que sean móviles, ya que en este caso los costos de reparación del daño son bajos. Las plantas que probablemente asignan sus recursos de esta manera son herbáceas o árboles pioneros. Por esta razón se espera que este tipo de plantas presenten tasas de herbivoría relativamente altas.

Por su parte las plantas adaptadas a vivir en ambientes cuya disponibilidad de recursos es más limitada presentan una tasa fotosintética baja y crecimiento lento, y difícilmente podrían reemplazar los tejidos ingeridos por los herbívoros. En éstas se favorecerá la producción de defensas costosas y fijas que formen parte de las hojas de manera permanente, pues los costos de reparación de los tejidos son altos. Los nutrientes disponibles determinarán si las defensas producidas son con base en carbono o en nitrógeno.

Las plantas que crecen en suelos fértiles probablemente sintetizan defensas basadas en nitrógeno como los alcaloides y los cianuros, mientras que las que crecen en suelos pobres en nitrógeno usarán defensas con base en carbono como los terpenos, las ligninas y los taninos. Esta hipótesis no supone conflictos fisiológicos entre el crecimiento y la producción de defensas como tal, sino establece que no es una buena estrategia, en términos evolutivos, que las plantas crezcan y se defiendan mucho de manera simultánea. Por lo tanto las plantas han adquirido a lo largo de su historia evolutiva una u otra estrategia y la hipótesis intenta predecir las estrategias defensivas (cantidad y tipo de defensas) en distintas especies adaptadas a crecer bajo distintas condiciones ambientales (Hartley y Jones 1997). La Hipótesis de Disponibilidad de Recursos es comúnmente confundida con la Hipótesis del Balance Carbono/Nutrientes, que tiene un enfoque completamente ecológico/fisiológico, e intenta entender las estrategias defensivas que tendrían los individuos de una población (características fenotípicas), en un ambiente local particular (Crawley 1997a).

A pesar de la presencia de barreras defensivas de las plantas algunos herbívoros logran sobrepasarlas y es esperable un efecto negativo sobre su adecuación, el cual puede ser directo o indirecto. A continuación describo en qué consisten estos efectos y reviso los estudios que los han evaluado.

EFFECTOS DIRECTOS E INDIRECTOS DE LA HERBIVORÍA

La mayor parte de los estudios que han analizado el impacto de la herbivoría lo han hecho enfocándose en los efectos que la pérdida de área foliar y la reducción en el crecimiento pueden ejercer sobre la producción de frutos y/o semillas, lo cual constituye una estimación del éxito reproductivo únicamente por la vía femenina (Marquis 1984). Sin embargo, ante el reconocimiento de que la adecuación total de las plantas no solamente es producto de lo que sucede a través de esta vía, sino también a través de la vía masculina, se han comenzado a incluir estimaciones del éxito reproductivo a través de esta vía (p. ej. Quesada *et al.* 1995, Mutikainen y Delph 1996, Strauss *et al.* 1996, Gronemeyer *et al.* 1997, Mariano 2001). Las estimaciones del éxito reproductivo vía

masculina en plantas sujetas a herbivoría se han basado principalmente en el análisis de algunas características del polen asociadas a su capacidad para fertilizar óvulos, tales como su tamaño y su capacidad y velocidad para producir tubos polínicos (Quesada *et al.* 1995, Mutikainen y Delph 1996, Delph *et al.* 1997, Aizen y Raffaele 1998, Mariano 2001). Recientemente se han empezado a incorporar enfoques más finos para estimar la adecuación por esta vía, en los cuales se utilizan análisis genéticos que permiten determinar la paternidad de las semillas (Gronemeyer *et al.* 1997, Strauss *et al.* 2001).

La determinación del éxito reproductivo de las plantas a través de estas vías adquiere particular relevancia dado que algunos estudios han encontrado que las funciones sexuales femenina y masculina no se correlacionan de una forma en particular (Mutikainen y Delph 1996). Existen sistemas en donde la correlación es negativa, mientras que en otros es positiva o bien no existe (Bell *et al.* 1987, Mariano 2001). Esta correlación es particularmente relevante para las plantas hermafroditas, que representan alrededor del 70%-90% de las angiospermas (Yampolsky y Yampolsky 1922, Lloyd y Yates 1980, Crawley 1997*b*), dado que en éstas es igualmente importante recibir polen (adecuación femenina) que donarlo (adecuación masculina). Así mismo se sabe que algunas plantas son capaces de cambiar la proporción de recursos asignados originalmente a una de las vías de la adecuación (femenina o masculina) hacia la otra, en respuesta al daño (Allison 1990*a*, Strauss 1997).

La incorporación de evaluaciones del efecto de la herbivoría en la adecuación a través de las vías femenina y masculina de las plantas no sólo ha permitido adquirir una visión más completa de las implicaciones ecológicas y evolutivas de esta interacción, sino que también ha llamado la atención sobre las repercusiones que las alteraciones de caracteres florales (producto de la herbivoría), pueden ejercer sobre la interacción planta-polinizador (Strauss 1997, ver Fig. 1). Los estudios clásicos que analizan los efectos de la herbivoría generalmente suponen que la disminución de recursos disponibles (resultado de la pérdida de área fotosintética) es directamente responsable de la reducción en la producción de frutos o semillas (Mothershead y Marquis 2000). Sin embargo, la herbivoría tiene el potencial de alterar la fenología floral y reducir los

recursos disponibles para la producción de los caracteres florales que son importantes para la atracción y recompensa de polinizadores, afectando finalmente el éxito en la fertilización (Strauss *et al.* 1996, Strauss 1997, Lehtilä y Strauss 1999, Mariano 2001, ver Fig. 1).

De esta forma se ha propuesto una distinción entre las repercusiones que tiene la herbivoría en forma inmediata sobre la producción de caracteres florales, frutos y semillas, lo cual se ha denominado *efectos directos*, y por otra parte las consecuencias que se ejerce sobre la interacción planta-polinizador y el éxito reproductivo mediado por esta interacción, a lo cual se ha denominado *efectos indirectos* de la herbivoría (Strauss 1997, Fig. 1). Es evidente que el estudio de los efectos indirectos ha recibido mucho menos atención que el de los efectos directos. A continuación se revisan los caracteres de las plantas que se han involucrado de manera común como mediadores de los efectos indirectos.

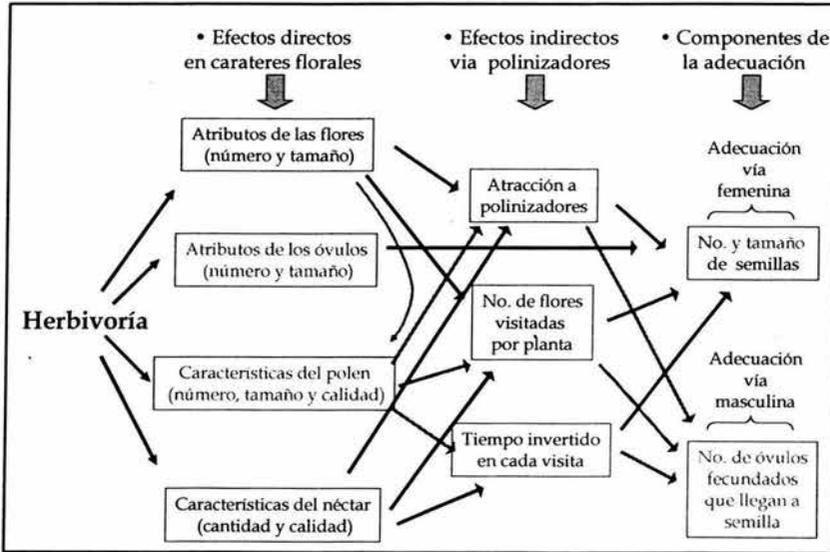


Fig. 1. Relaciones de los efectos (directos e indirectos) potenciales de la herbivoría sobre los caracteres florales, la polinización y el éxito reproductivo femenino y masculino de las plantas. Las flechas y letras negras indican las variables evaluados en este estudio. El texto de esta sección reseña en detalle estos efectos.

a) Caracteres florales de atracción

El daño producido por herbívoros foliares puede provocar un retraso en la floración (p. ej. Marquis 1988, Strauss *et al.* 1996, Juenger y Bergelson 1997), además de una reducción en el número y/o el tamaño de las flores (p. ej. Strauss *et al.* 1996, Lehtilä y Strauss 1997, Strauss 1997, Mothershead y Marquis 2000). Algunos estudios han demostrado que este tipo de alteraciones puede tener implicaciones en la atracción de los polinizadores (Strauss *et al.* 1996, Lehtilä y Strauss 1997, 1999, Mothershead y Marquis 2000) (ver Fig. 1). Para algunos polinizadores el número de flores es importante para visitar una planta, mientras que para otros, incluso en la misma especie de planta, lo que determina su atracción es el tamaño de las flores o su morfología (Strauss *et al.* 1996). En este sentido la herbivoría puede incluso alterar la composición de la comunidad de visitantes florales (Strauss *et al.* 1996).

b) Caracteres florales de recompensa

Las principales recompensas florales (el néctar y el polen), también pueden ser afectadas por la herbivoría foliar. Estas características influyen en la atracción de visitantes florales y particularmente en el tiempo de permanencia de los polinizadores en las flores y en su eficiencia en el traslado de polen (Mothershead y Marquis 2000) (Fig. 1). Los efectos de la herbivoría sobre la producción de néctar han sido poco estudiados.

En el caso del polen, se han abordado con mayor detalle los efectos que la herbivoría tiene sobre su cantidad y calidad, debido a las implicaciones que éste tiene de manera directa sobre el éxito reproductivo masculino de las plantas. Se ha documentado que la herbivoría puede afectar el número total de granos de polen por planta (al reducir el número de flores), el número de granos por flor y su calidad (tamaño, capacidad de crecimiento del tubo polínico, capacidad de fertilización) (Frazee y Marquis 1994, Quesada *et al.* 1995, Aizen y Raffaele 1998) (Fig. 1). La reducción en el número de granos de polen implica que habría menos polen disponible para ser donado por las flores para llegar a otras flores receptoras y fertilizar óvulos; pero también menos recompensas para los polinizadores (Mariano 2001). En este caso podría haber una disminución en el flujo

de polen porque por un lado se reduce la cantidad de polen disponible para fertilizar otras plantas y por el otro se reducen las visitas de los polinizadores en respuesta a la disminución de recompensas (Mariano 2001).

La herbivoría puede además reducir el tamaño de los granos de polen (Aizen y Raffaele 1996, 1998, pero ver Quesada *et al.* 1995, Mariano 2001), y esto tiene como consecuencia una reducción en la cantidad de reservas acumuladas y en la velocidad de desarrollo de los tubos polínicos (Delph *et al.* 1997).

Efectos indirectos sobre polinizadores

Los efectos indirectos de la herbivoría sobre los polinizadores dependen de la capacidad que éstos tienen de percibir cambios en los caracteres florales de atracción y recompensa, y de que respondan a estos cambios. Los estudios que han analizado estos efectos indican que el comportamiento de los polinizadores se modifica en respuesta a alteraciones en las estructuras florales (ver Fig. 1). Estas modificaciones se manifiestan básicamente en dos formas: cambios en la preferencia de las flores visitadas o cambios en su eficiencia como vectores de polen (Strauss *et al.* 1996, Lehtilä y Strauss 1997, 1999, Mothershead y Marquis 2000). Esto, como he discutido anteriormente, puede tener claras repercusiones en el éxito reproductivo de las plantas, en particular por la vía masculina. Esto es debido a que se requieren más visitas para remover el polen disponible para fertilizar otras flores, que las necesarias para completar la fertilización de los óvulos de una flor (Mariano 2001).

De los caracteres antes discutidos, el número de frutos y semillas se asocia más a la adecuación femenina, mientras que el número y tamaño de las flores, la producción de néctar y de polen, y la visita de los polinizadores se ha asociado más a la adecuación masculina. El número y tamaño de las flores podría influir en ambos componentes de la adecuación, aunque es posible que el efecto sea más grande sobre la adecuación masculina porque esto puede afectar la visita de los polinizadores (Lehtilä y Strauss 1999, ver Fig. 1).

La Tabla 1 resume los resultados obtenidos en los 23 estudios que han evaluado los efectos de la herbivoría sobre algunos de los caracteres antes mencionados y sobre la consecuente variación en el éxito reproductivo femenino y masculino. Cabe señalar que en ninguno de estos estudios se han evaluado todos los caracteres florales. Globalmente, los estudios no muestran patrones generales en los efectos de la herbivoría sobre las variables estudiadas. Los estudios que han evaluado los efectos de la herbivoría foliar sobre los componentes de atracción (número y tamaño de las flores) muestran resultados contrastantes (ver referencias en Tabla 1). Dentro de los que se evaluó el número de flores o inflorescencias (nueve de un total de quince) se observó un efecto directo negativo, mientras que en el resto no se encontraron diferencias significativas. Llama la atención el estudio de Gronemeyer *et al.* (1997) que indica un efecto positivo de la herbivoría en el número de flores producidas (esto es, las plantas dañadas tuvieron más flores que las plantas control). Por su parte, la mayoría de los estudios que evalúan los efectos de la herbivoría sobre el tamaño de las flores han encontrado efectos negativos (once estudios de un total de trece).

Los efectos de la herbivoría sobre la producción y concentración de néctar floral han sido poco evaluados, por lo que es difícil establecer un patrón general. Dos de estos estudios señalan efectos negativos en el volumen y concentración de néctar (Strauss *et al.* 1996, Mariano 2001), aunque en el primero las diferencias son marginalmente significativas. Sin embargo, en otros tres estudios no se encontraron diferencias significativas ni en el volumen ni en la concentración de néctar entre plantas dañadas y no dañadas (Aizen y Raffaele 1996, Lehtilä y Strauss 1997, 1999).

En cuanto a la cantidad y calidad del polen, la mayoría de los estudios (siete) han encontrado un efecto negativo en el número de granos de polen producidos por planta (las plantas dañadas producen menos polen en relación a las plantas sin daño), pero dos de ellos no. Sin embargo, los que analizan el tamaño del polen han encontrado resultados negativos (tres estudios) o bien no significativos (dos) (ver referencias en Tabla 1). La velocidad de crecimiento de los tubos polínicos de plantas sometidas a herbivoría es consistentemente menor y estos granos de polen fecundan menos óvulos

en comparación a los de plantas sin daño (Quesada *et al.* 1995, Mutikainen y Delph 1996, Delph *et al.* 1997, Aizen y Raffaale 1998).

El número o tiempo de permanencia de las visitas, en flores de plantas que han experimentado herbivoría foliar ha sido comúnmente afectado negativamente (Ocho estudios), aunque en otros no ha habido efectos significativos (cinco). En el estudio de Strauss *et al.* (1996), se encontraron efectos negativos en el número de visitas para un tipo de polinizadores pero no para otros, y esto dependió del carácter que se afectó por herbivoría.

Finalmente, el efecto de la herbivoría en la producción de frutos y semillas es generalmente negativo por la vía femenina, aunque parece que puede existir compensación por la vía masculina, dado que en estos estudios no se encontraron diferencias significativas en el número de semillas hijas de plantas masculinas con daño (Gronemeyer *et al.* 1997).

Los estudios reseñados anteriormente indican que existe un gran potencial de que los efectos directos de la herbivoría repercutan de manera indirecta en los visitantes florales y por lo tanto en la adecuación total de las plantas. Sin embargo, a la fecha existen pocos estudios que han estado dirigidos a evaluar de manera particular esta serie de efectos de manera conjunta en condiciones naturales. Cabe resaltar además que este tipo de estudios se han realizado en su mayoría en sistemas templados (excepto Mariano 2001 y Sánchez 2002), en donde las interacciones con los herbívoros y polinizadores pueden ser muy distintas a las de los sistemas tropicales en donde existe mayor diversidad de especies y sistemas planta-animal especializados (Bawa 1990, Coley y Barone 1996).

Tabla 1. Especies en las que se han evaluado los efectos directos (sobre algunos caracteres florales) e indirectos (sobre los polinizadores) de la herbivoría foliar. Se indica el carácter floral evaluado, y el signo indica si los efectos fueron negativos (-), positivos (+), no significativos (*ns*), o bien no evaluados en el estudio (*ne*). El renglón inferior muestra la proporción de estudios donde se encontraron efectos negativos.

Especie	# flores	Tamaño flores	Néctar	Polen	Visitas	Frutos	Semillas	Fuente
<i>Taxus canadensis</i>	- ♂ <i>ns</i> ♀	<i>ne</i>	<i>ne</i>	<i>ne</i>	<i>ns</i>	<i>ne</i>	<i>ns</i>	Allison 1990a
<i>Taxus canadensis</i>	<i>ne</i>	<i>ne</i>	<i>ne</i>	-	-	<i>ne</i>	-	Allison 1990b
<i>Erigeron glaucus</i>	- inicio <i>ns</i> final	<i>ne</i>	<i>ne</i>	<i>ne</i>	- daño en flores	<i>ne</i>	<i>ne</i>	Karban y Strauss 1993
<i>Chamaecrista fasciculata</i>	-	<i>ns</i> corola	<i>ne</i>	- # granos - largo antera	<i>ne</i>	<i>ns</i> # óvulos - tamaño óvulos	<i>ne</i>	Frazer y Marquis 1994
<i>Cucurbita texana</i>	- ♂ - ♀	<i>ne</i>	<i>ne</i>	- número <i>ns</i> tamaño <i>ns</i> viabilidad - número óvulos fecundados	<i>ne</i>	<i>ne</i>	<i>ne</i>	Quesada <i>et al.</i> 1995
<i>Alstroemeria aurea</i>	<i>ne</i>	-	<i>ns</i> volumen <i>ns</i> conc	<i>ns</i> # total - tamaño <i>ns</i> abortos	<i>ns</i> polen removido <i>ns</i> polen depositado	<i>ne</i>	<i>ne</i>	Aizen y Raffaele 1996
<i>Lobelia siphilitica</i>	<i>ne</i>	<i>ne</i>	<i>ne</i>	- crecimiento tubo polínico	<i>ne</i>	<i>ne</i>	<i>ne</i>	Mutikainen y Delph 1996
<i>Raphanus raphanistrum</i>	<i>ns</i>	-	-	-	- no. visitas	<i>ne</i>	<i>ne</i>	Strauss <i>et al.</i> 1996

					- duración de visita - no. flores visitadas ns tiempo empleado por flor			
<i>Silene vulgaris</i>	ne	ne	ne	- crecimiento del tubo polínico - fertilización	ne	ne	ne	Delph <i>et al.</i> 1997
<i>Ipomopsis aggregata</i>	+	ns largo corola - apertura corola	ne	ns # granos/flor + viabilidad	ns	+	ns # semillas/fruto ns biomasa ns % germinación	Gronemeyer <i>et al.</i> 1997
<i>Ipomopsis aggregata</i>	-	ne	ne	ne	ne	-	- # semillas + biomasa	Juenger y Bergelson 1997
<i>Raphanus raphanistrum</i>	ns	ns	ns	ne	- sírfidos ns abejas	ne	ne	Lehtillä y Strauss 1997
<i>Raphanus raphanistrum</i>	ne	- pétalos	ne	-	ne	ne	ns	Strauss 1997
<i>Brassica rapa</i>	ne	-	ne	ne	ne	ne	ne	Strauss 1997
<i>Nicotiana attenuata</i>	ne	- corola	ne	ne	ne	ne	ne	Staruss 1997
<i>Alstroemeria aurea</i>	ne	ne	ne	ns número - tamaño y crecimiento del tubo polínico ns germinación	ne	ns (abortos)	- fertilización ns biomasa	Aizen y Raffaele 1998

<i>Raphanus raphanistrum</i>	ns	-	+ volumen, - conc (invernadero) ns volumen y conc (cámara germinación)	- número - tamaño	ne	ns # ns tamaño ns óvulos ns biomasa, ns número de frutos	- # (cámara germinación) ns # óvulos, tamaño (invernadero)	Lehtillä y Strauss 1999
<i>Oenothera macrocarpa</i>	-	- diametro corola - largo corola	ne	ne	- estimación indirecta por el tamaño de flores	- fruit set - probabilidad de producir frutos (florivoria)	- número ns abortos ns biomasa ns seed set	Mothershead y Marquis 2000
<i>Rudbeckia hirta</i>	-	-	ne	ne	-	ne	- # total - viabilidad	Hambäck 2001
<i>Cucurbita argyrosperma</i> spp. <i>sororia</i>	- ♂ - ♀	- ♂ corola	ne	-	ne	ne	ne	Mariano 2001, invernadero
<i>Cucurbita argyrosperma</i> spp. <i>sororia</i>	ns ♂ - ♀	- ♂ (corola)	- volumen - conc	ns tamaño	- número - duración	ns fruitset - # frutos	ne	Mariano 2001, en campo
<i>Raphanus raphanistrum</i>	ns	ne	ne	ne	ns número ns duración	ne	+ prop. de semillas fertilizadas por polen ns semillas producidas vía masculina ns biomasa	Strauss <i>et al.</i> 2001
<i>Ipomoea pauciflora</i>	- #botones	ne	ne	ne	- número	- fruitset - # frutos	ns peso	Sánchez- Montoya 2002
Efectos negativos	9/15	11/13	3/5	11/14	8/13	5/8	6/11	

Esta revisión hace evidente la necesidad de llevar a cabo estudios dirigidos a evaluar esta interacción triple, en particular *i*) en plantas tropicales, de preferencia extendiendo los estudios más allá de las plantas de vida corta, y *ii*) dando prioridad a estudios en condiciones naturales de campo. El presente estudio está dirigido a evaluar los efectos directos que produce la herbivoría sobre distintas características vegetativas y reproductivas de dos especies de plantas herbáceas y perennes del género *Costus*. Así mismo, se exploran las repercusiones de estos efectos sobre características de las plantas que pueden influenciar sobre el comportamiento de los polinizadores. El sistema de estudio incluye dos especies simpátricas típicas de los bosques tropicales húmedos: *C. dirzoi* y *C. scaber*. Con el estudio de estas dos especies simpátricas de la selva tropical húmeda se pretende generar información que permita avanzar en la comprensión de las características de los efectos directos e indirectos de la herbivoría y de su papel en la ecología de las plantas tropicales.

Específicamente, la primera parte del estudio pretende determinar cómo es la variación en la herbivoría entre especies, y algunos de los factores correlativos de esa variación (disponibilidad lumínica, tasas de crecimiento, defensas químicas).

La segunda parte pretende determinar cómo se relaciona la variación en la herbivoría de cada especie con la variación en algunos caracteres florales (efectos directos, Fig. 1), y a su vez pretende determinar si la variación en los caracteres florales afecta el comportamiento de los polinizadores (efectos indirectos, Fig. 1), y finalmente si existen repercusiones sobre la adecuación femenina y masculina.

OBJETIVOS Y PREDICCIONES

Objetivo General 1: HERBIVORÍA

Caracterizar la variación intra e interespecífica en los niveles de herbivoría foliar de *C. dirzoi* y *C. scaber* utilizando la Hipótesis de Disponibilidad de Recursos como marco conceptual para explicar la variación.

Objetivos Específicos

- Caracterizar el ambiente lumínico de individuos de *C. dirzoi* y *C. scaber*
- Estimar las tasas de crecimiento de individuos de *C. dirzoi* y *C. scaber*
- Estimar los niveles de herbivoría en individuos de *C. dirzoi* y *C. scaber* mediante mediciones puntuales del daño foliar y estimaciones de tasas de herbivoría
- Determinar las concentraciones de metabolitos secundarios (fenoles y taninos) en hojas

Predicciones

Con base en los supuestos de la Hipótesis de Disponibilidad de Recursos y la información reseñada en la descripción de las plantas de estudio espero que *C. dirzoi* se encuentre en sitios con mayor disponibilidad de recursos (luz) y que presenté tasas de crecimiento comparativamente más altas que las de *C. scaber*. Además, espero que las tasas de herbivoría en *C. dirzoi* sean más altas que en *C. scaber* y que estos valores se correlacionen negativamente con la producción de metabolitos secundarios de las plantas ($C. dirzoi < C. scaber$) (ver Tabla 2).

Tabla 2. Niveles esperados en disponibilidad lumínica, crecimiento, herbivoría y defensa química en individuos de *C. dirzoi* y *C. scaber*. El signo + representa un valor relativamente mayor de la variable señalada.

Variable	<i>C. dirzoi</i>	<i>C. scaber</i>
Disponibilidad de luz	+	-
Tasa de crecimiento	+	-
Herbivoría	+	-
Defensas químicas	-	+

Objetivo General 2: HERBIVORÍA Y ADECUACIÓN

Evaluar a nivel intraespecífico los efectos directos e indirectos de la herbivoría foliar sobre algunos componentes de la adecuación femenina y masculina en individuos de *C. dirzoi* y *C. scaber*.

Objetivos Específicos

En individuos de *C. dirzoi* y *C. scaber* con distintos niveles de herbivoría:

- Cuantificar el número de inflorescencias, tamaño de las flores y producción y concentración de néctar
- Calcular la tasa de visita en flores
- Estimar el éxito reproductivo femenino (directamente a través de la cuantificación de la producción de frutos y semillas) y masculino (indirectamente: a través de la cuantificación del número y tamaño de las flores y de la visita de polinizadores).

Predicciones

En términos generales espero que la variación en los atributos reproductivos se relacione de manera inversa con los niveles de herbivoría, aunque es posible que esta relación sea distinta para ambas especies, dado que *C. dirzoi* se comportaría, según las predicciones anteriores, como una especie “demandante de luz” y *C. scaber* como una especie

“tolerante a la sombra”. Esto implicaría que sus patrones de asignación al crecimiento, la defensa y la reproducción serían distintos y por lo tanto que habría algunos conflictos de asignación de recursos. Esto se muestra de manera esquemática en la Figura 2:

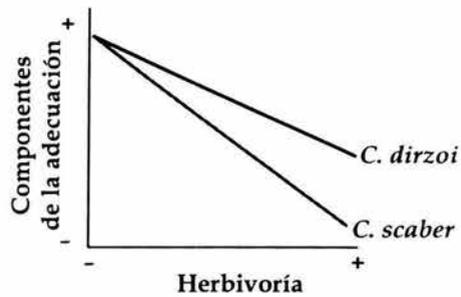


Fig. 2. Relación esperada entre los niveles de daño y los componentes de la adecuación medidos en este estudio.

MATERIALES Y METODOS

LAS PLANTAS DE ESTUDIO

La familia Costaceae, antes Zingiberaceae, incluye los géneros *Costus*, *Tapeinocheilos*, *Dimerocostus*, y *Monocostus*. Su distribución es Pantropical, aunque alcanza su mayor nivel de riqueza de especies en las selvas húmedas del Neotrópico (Maas 1972, Zolmefer 1994, Gómez 1999). Su límite boreal de distribución se encuentra en México, teniendo como único representante al género *Costus* (Zolmefer 1994). *Costus* es el género más diverso de esta familia, ya que agrupa aproximadamente 150 especies de un total de 200. El principal centro de diversificación de éste género corresponde a una zona que abarca Costa Rica, Panamá, la porción oriental de la selva colombiana, los andes venezolanos y Ecuador, aunque se distribuye desde México hasta Paraguay (Fig.3).

La mayor parte de la información que existe sobre este género proviene de estudios realizados en Centro y Sudamérica. Estos estudios se han enfocado principalmente en aspectos reproductivos (Schemske 1980, 1981, 1982, 1983, Systma y Phippen 1985), de la fitoquímica de las estructuras vegetativas (Da Silva *et al.* 2000, Habsah *et al.* 2000, Otero *et al.* 2000) o de aspectos de sistemática filogenética (Specht *et al.* 2001). En México el estudio más amplio de este taxón aborda detalles de su distribución en el estado de Veracruz, en función de variables climatológicas (Gómez 1999).

Descripción del género *Costus*

Las plantas del género *Costus* generalmente habitan sitios mesofíticos, con condiciones de iluminación que pueden ir desde lo moderadamente sombreado hasta lo altamente iluminado. En la selva es común encontrarlas en claros y bordes del bosque, y en las orillas de los ríos y arroyos (Maas 1972, García-Mendoza e Ibarra-Manríquez 1991, Zolmefer 1994).

Estas plantas son herbáceas perennes, con tallas de entre 1 y 3 m de altura (Maas 1972, Watson y Dallwitz 1992, Zolmefer 1994). Las raíces son rizomatosas y los tallos de

algunas especies tienen forma de espiral con ramificaciones ocasionales que surgen de la base de las inflorescencias o de las axilas de las hojas (Watson y Dallwitz 1992, Gómez 1999). Las hojas son simples, con forma lanceolada u ovalada y ápices acuminados, que se disponen de manera alterna formando una espiral que tiene como eje la rama (Watson y Dallwitz 1992, Zomlefer 1994). La porción basal de las hojas envuelve el tallo y presenta pequeñas lígulas en su punto de unión con el pecíolo, el cual generalmente es corto. En algunos casos las hojas pueden presentar una gran abundancia de tricomas (Maas 1972, Zomlefer 1994).

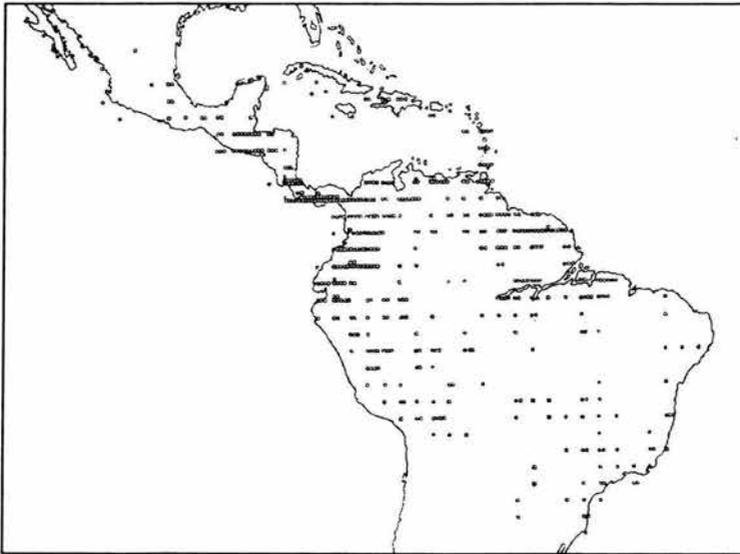


Fig.3. Mapa de distribución del género *Costus* en América. Tomado de Maas (1972).

Las flores se encuentran en inflorescencias que pueden estar en la porción terminal de las ramas, o bien en tallos modificados (escapos). Las inflorescencias son espigas compuestas por brácteas sobrepuestas dispuestas en espiral. Cada bráctea presenta un nectario lineal debajo del ápice, el cual se ha encontrado que puede ser visitado por hormigas (Schemske 1982, Zomlefer 1994).

Las flores son zigomorfas, perfectas y epigíneas; el cáliz y la corola son tubulares y sus colores varían dependiendo de la especie, pudiendo ser desde blancas o rosadas hasta anaranjadas, rojas o amarillas (Zolmefer 1994). Los frutos son pequeñas cápsulas coronadas por el cáliz, frecuentemente dehiscentes. Contienen semillas rígidas caracterizadas por la presencia de un arilo y opérculo, así como de endospermo y perispermo abundante y pálido con presencia de almidón (Zomlefer 1994, Maas y Westra 1998). Los frutos pueden ser depredados por polillas de la familia Hyblaeidae y por roedores que probablemente también las dispersan (García-Mendoza e Ibarra Manríquez 1991, L. Sevillano obs. pers).

Aunque el género *Costus* no se ha señalado como de importancia económica, algunas de sus especies son usadas por las comunidades que habitan cerca de la selva. Entre estos usos destacan su empleo como plantas de ornato y como medicinales en casos de problemas estomacales (García-Mendoza e Ibarra Manríquez 1991; Zomlefer 1994). Las plantas de este género se conocen con varios nombres comunes, entre los que destacan: bordón, caña agria, caña de venado, chile de perro, caña de jabalí y riñonina (Maas 1972, García-Mendoza e Ibarra Manríquez 1991; Watson y Dallwitz 1992).

El número de especies de *Costus* que se estima existe en México varía entre cinco y seis según el autor (García-Mendoza e Ibarra Manríquez 1991, Gómez 1999), aunque Martínez *et al.* (1994) reportan siete tan sólo para la región de la Selva Lacandona, en el Estado de Chiapas.

Para la realización de este estudio elegí las especies *Costus dirzoi* y *C. scaber*, que son simpátricas en la región de Los Tuxtlas (ver Fig. 4). La distribución geográfica de *C. dirzoi* se restringe a esta región, mientras que *C. scaber* tiene una distribución que abarca desde México hasta Brasil (Maas 1972, García-Mendoza e Ibarra Manríquez 1991). Ambas son herbáceas abundantes del sotobosque de esta selva. A pesar de su proximidad filogenética y a que en términos generales comparten un mismo hábitat, lo cual se refleja en el hecho de que comparten un conjunto amplio de características, presentan también una serie de rasgos morfológicos que las hacen distintas.

Uno de los rasgos morfológicos en los que difieren notablemente son las características florales. *C. dirzoi* produce flores anchas y amarillas, con guías de néctar color guinda. Estas tienen una longitud promedio de 55 mm, un ancho de 25 mm y una abertura de la corola de 12 mm. Producen en promedio 28 μ l de néctar por flor, y tienen una concentración promedio de néctar de 30% en equivalentes de sacarosa (L. Sevillano, este estudio). Las flores duran alrededor de 12 hrs. abiertas y luego se caen (R. Dirzo, com. pers; L Sevillano, obs. pers.). El periodo de floración en esta especie es de mayo a junio, y la maduración de los frutos se da entre noviembre y diciembre (García-Mendoza e Ibarra Manríquez 1991, L. Sevillano obs. pers.). Sus principales visitantes florales son abejas del género *Euglossa* (L. Sevillano obs. pers.)

Por su parte *C. scaber* produce flores rojas, alargadas y no tienen guías de néctar. Su longitud promedio es de 34 mm y la abertura promedio de la corola es de 4 mm. Producen en promedio 32 μ l de néctar por flor, y tienen una concentración promedio de néctar de 28% en equivalentes de sacarosa. Las flores duran alrededor de 12 hrs. abiertas (de las 5 a las 17 hrs.) y luego se caen (R. Dirzo, com. pers; L Sevillano, obs. pers.). Su periodo de floración es de abril a junio y la maduración de los frutos tiene lugar entre octubre y noviembre. Sus principales visitantes florales son colibríes (*Phaethornis longemareus*, *Phaethornis superciliosus*, *Amazilia sp.* y *Campylopterus sp.*), aunque también son visitadas por abejas del género *Euglossa* y por mariposas de la familia Heliconidae. Observé la presencia de algunas hormigas de los géneros *Pseudomyrmex*, *Dolichoderus* y *Camponotus* recorriendo las inflorescencias de *C. scaber*. Sin embargo en ninguna ocasión las hormigas observadas ingirieron el néctar extrafloral producido en las inflorescencias (L. Sevillano, obs. pers.). En otras especies de *Costus* (*C. woodsonii*), se ha demostrado que las hormigas del género *Wasmannia* defienden a las inflorescencias incrementando así el seed-set. En este mismo sistema se observó la presencia de hormigas del género *Camponotus*, pero la defensa que provee esta hormiga es más variable y menos efectiva (Schemske 1982).

A



B



Fig. 4. Especies de *Costus* utilizadas en este estudio. A. Individuo y flor de *C. dirzoi*. B. Individuo e inflorescencia con flor de *C. scaber*

El tamaño de las plantas es notablemente distinto. Las plantas de *C. dirzoi* miden entre 43 y 116 cm de altura y tienen entre dos y diez tallos, aunque existen individuos que pueden llegar a tener hasta 20 tallos y medir 150 cm. Las plantas de *C. scaber* miden entre 71 y 258 cm de altura, y tienen entre 3 y 15 tallos; sin embargo hay individuos que pueden llegar a medir hasta 284 cm y tener hasta 33 tallos, aunque son poco comunes en Los Tuxtlas. Por otro lado la forma y tamaño de las hojas también difiere. *C. dirzoi* tiene en general hojas más anchas (variando de 3.5 a 28.6 cm) y largas (variando de 7 a 43.5 cm), que *C. scaber* (ancho 2.9 a 17.6 cm). Otro rasgo distintivo, aunque menos evidente, es la textura de las hojas. *C. dirzoi* presenta en el envés de las hojas tricomas de tipo aterciopelado, mientras que *C. scaber* no los presenta (L. Sevillano obs. pers.). Ambas especies son consumidas por la oruga de una mariposa nocturna, *Agaraea minuta* (Arctiidae). La presencia de dicha especie es notoria tanto en *C. dirzoi* como en *C. scaber*, ya que el tipo de daño que producen a las hojas es muy particular (las raspan dejando intacto su esqueleto). Existe también una variedad amplia de herbívoros que se comen a cada especie pero éstos no los registré, y por lo tanto no sé si son herbívoros comunes.

Aunque en general las características climáticas donde habitan *C. dirzoi* y *C. scaber* son muy similares, existen ligeras diferencias en los tipos de clima, altitud, y tipos de suelos en los que se pueden encontrar (Gómez 1999) (ver apéndice). Localmente *C. dirzoi* y *C. scaber* no tienen una distribución común. De hecho, aunque pueden encontrarse individuos de ambas especies en un mismo sitio, es frecuente que se encuentren en hábitats separados. Los individuos de *C. dirzoi* que utilicé en este estudio se encuentran asociados a sitios de bosque secundario en distintas etapas de regeneración. Por su parte, los individuos de *C. scaber* se encuentran asociados a sitios de selva madura (R. Dirzo, com. pers., L. Sevillano obs. pers.). En un estudio acerca del efecto de la edad y el tamaño de los claros de la selva sobre la comunidad de herbáceas del sotobosque en Los Tuxtlas, Dirzo *et al.* (1992) encontraron que *C. dirzoi* esta asociado a claros con mayor disponibilidad lumínica que *C. scaber*, sugiriendo así que la disponibilidad de un recurso importante en la selva, como es la luz, es distinto para cada especie.

El sistema recién descrito pareció adecuado para evaluar si las diferencias estructurales entre dos especies muy cercanas filogenéticamente tienen relevancia funcional en términos de las interacciones que cada una establece con sus herbívoros y polinizadores. En particular destaca el hecho de que aparentemente existen diferencias entre especies en la disponibilidad de luz. Dichas diferencias podrían tener repercusiones en algunas de las respuestas fisiológicas de las plantas, como el crecimiento y la producción de defensas químicas, que se reflejen en la dinámica de la interacción planta-herbívoro (p. ej. Hipótesis de Disponibilidad de Recursos; Coley *et al.*1985). Por otro lado, los efectos directos e indirectos potenciales que los herbívoros tienen sobre algunos caracteres florales y sobre los polinizadores podrían ser particulares, según el tipo/gremio de polinizadores que visitan a cada especie.

SITIO DE ESTUDIO

Este estudio lo realicé entre enero del 2000 y agosto del 2001 en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, ubicada en la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, en el Estado de Veracruz ($18^{\circ}10', 18^{\circ}45' \text{ N}$ y $95^{\circ}42', 95^{\circ}27' \text{ O}$). La Sierra de Los Tuxtlas es una serie de montañas de origen volcánico, que abarcan un área aproximada de 90 por 50 kilómetros (Fig. 5). Ésta constituye la extensión más oriental de la cadena montañosa que forma el llamado Eje Volcánico Transversal, y se compone de montañas de orientación diagonal noroeste-sureste, con una densa aglomeración de cráteres pequeños, entre los que destacan el volcán de San Martín, el de Santa Marta y el de San Martín Pajapan por ser los de mayor altura (Dirzo *et al.*, 1997). La heterogeneidad ecológica y ambiental que existe en la región se debe a características como el clima, la latitud, el aislamiento, la complejidad topográfica y la historia geológica, además de la actividad humana. El ecosistema predominante en las zonas de baja elevación es la selva alta perennifolia, pero existen otros variantes (Dirzo *et al.* 1997). Los remanentes de selva que se encuentran en la zona de Los Tuxtlas constituyen actualmente el punto más norteño de la distribución de la selva alta perennifolia en el continente, el cual originalmente se extendía hasta la Huasteca Potosina (Dirzo y Miranda 1991).

Dentro de la reserva, ubicada en la vertiente este del volcán San Martín Tuxtla, el terreno es predominantemente inclinado y su altitud varía entre los 150 m en su lado este, hasta 650m en su lado oeste. Existen variantes del grupo de climas cálido-húmedo, y un subgrupo semicálido. La temperatura promedio anual es de 23° C , aunque varía entre 18° C y $>26^{\circ} \text{ C}$ dependiendo de la zona térmica y la altura. Por ejemplo, en sitios muy elevados ($\approx 1600\text{m}$) las temperaturas descienden hasta los 18° C , por lo que se considera que el clima es templado (Soto y Gama 1997). La precipitación anual es aproximadamente de 4500 mm, aunque varía dependiendo de la altura y de la cercanía a la costa (Fig. 5, climograma). Se pueden distinguir dos épocas a lo largo del año, la de secas de abril a mayo con una precipitación promedio de aproximadamente 200 mm y la de lluvias, el resto del año incluyendo las lluvias de "invierno", de noviembre a febrero, que aportan aproximadamente el 18% de la precipitación anual (Dirzo 1987).

En la región es común que haya dos tipos de perturbaciones atmosféricas: los ciclones tropicales (septiembre-octubre) y los "nortes" (noviembre-febrero). Estos contribuyen en buena medida a la humedad del sitio, ya que causan fuertes precipitaciones y vientos.

La región se distingue por la conjunción de taxa (animales y plantas) de afinidad austral, boreal y endémicos. La vegetación predominante cerca de la Estación es selva alta perennifolia, aunque existen variantes de la misma como la selva mediana y la selva alta sobre el pedregal (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). En los alrededores existen también otros tipos de vegetación, que según Sousa (1968) son: bosque caducifolio, encinar, manglar, sabana, selva baja perennifolia, selva mediana subcaducifolia, pinar y vegetación costera. En los alrededores de la reserva es muy común encontrar acahuales o potreros, y hacia el oeste hay remanentes de selva que descansan sobre el volcán San Martín.

De acuerdo a Ibarra-Manríquez y Sinaca (1987) existen en la estación 137 familias, 545 géneros y 943 especies de plantas vasculares. Hay una gran variedad de formas de vida entre las que se encuentran árboles, arbustos, trepadoras, epífitas y herbáceas. Las herbáceas constituyen la forma de crecimiento con mayor proporción de especies en la reserva (30%). La diversidad de especies herbáceas en Los Tuxtlas es particularmente notable, comparada con la diversidad encontrada en otras selvas en Panamá y el Ecuador (Dirzo *et al.* 1992; ver también Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). Entre las especies herbáceas que existen, las monocotiledóneas tienen una importancia particular en términos de cobertura vegetal (Dirzo *et al.* 1992). El género *Costus* es uno de los géneros de herbáceas monocotiledóneas en la región; dentro de éste existen solamente cuatro especies: *C. pictus*, *C. pulverulentus*, *C. scaber* y *C. dirzoi*. Esta última es una especie endémica de Los Tuxtlas.

En cuanto al estado de conservación de la región, Dirzo y García (1992) realizaron un análisis detallado de un área de 850 km², que comprendió desde el volcán San Martín y hacia el norte y el este, hasta la costa, incluyendo la zona donde se encuentra la Estación. Dicho estudio determinó que la deforestación de la zona entre los años 1967 y

Sitio de estudio

1986 fue de 56%, con una tasa de deforestación anual promedio de 4.25%. Esta estimación la realizaron mediante fotografías aéreas e imágenes de satélite de tres años distintos (1967, 1976 y 1985). Las causas más comunes de la pérdida de selva son la tala de árboles, la pesca, la caza y principalmente la formación de potreros para el ganado. Todo eso evidentemente asociado al incremento en el tamaño de la población humana en el periodo de 1960 a 1986 (Dirzo *et al.* 1997).

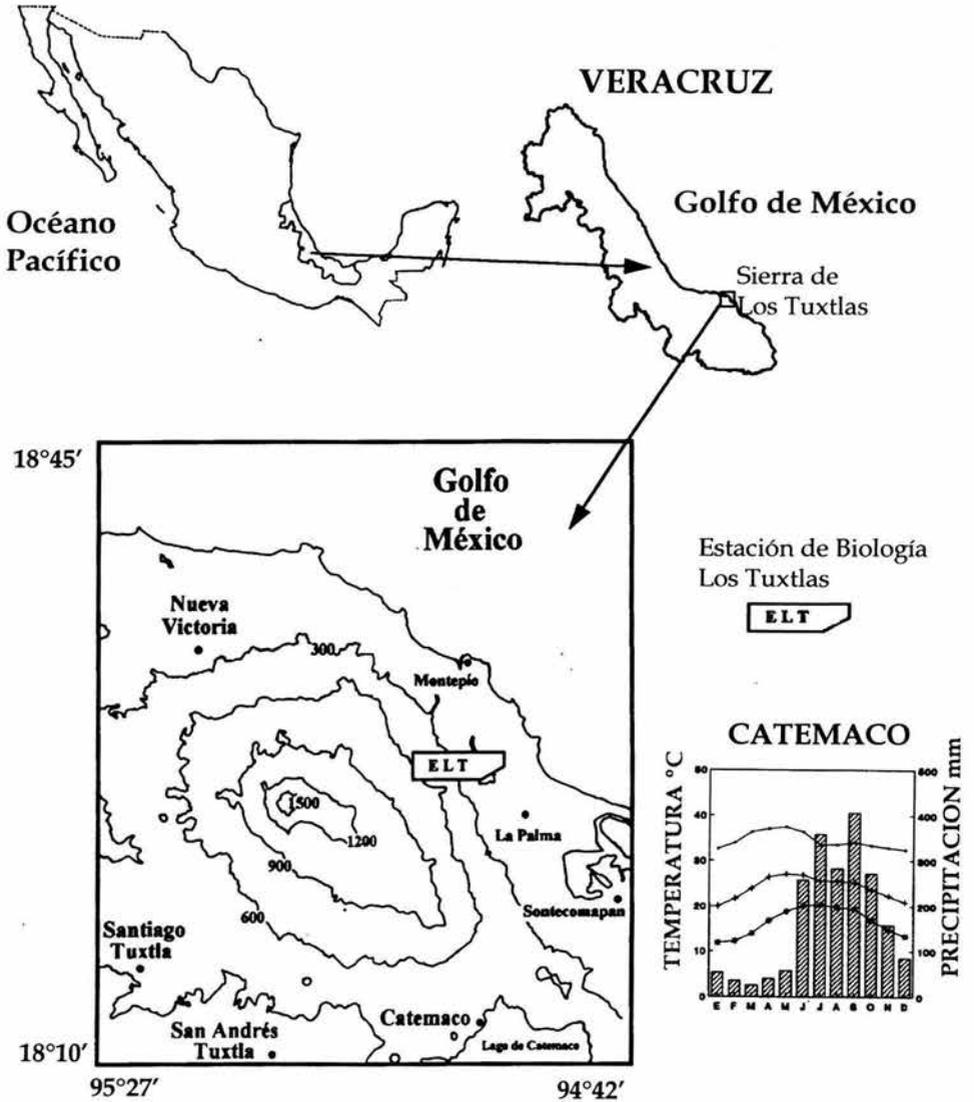


Figura 5. Ubicación geográfica de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas y de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (ELT), y climograma ombrotérmico de la Estación Catemaco (Modificado de Dirzo *et al.* 1997)

METODOS

Disponibilidad Lumínica

Para caracterizar el ambiente lumínico donde estaban establecidos los individuos utilizados en este estudio empleé una técnica de estimación indirecta de la disponibilidad de luz basada en la obtención de fotografías hemisféricas del dosel mediante un lente gran angular (“ojo de pescado”).

Seleccioné al azar 17 plantas de cada especie y en cada planta se tomaron al menos tres fotografías con diferentes aperturas del lente, a fin de obtener fotografías con el mayor contraste posible. Se utilizó película Plus-X-pan 135, de sensibilidad ASA 125.

En cada fotografía el extremo superior de la cámara se orientó hacia el Norte, y fue nivelada horizontal y verticalmente con el lente dirigido hacia el dosel. En el caso de *C. dirzoi* la cámara se colocó 30 cm por encima de la porción superior de cada planta utilizando para esto un tripié. En el caso de *C. scaber* la cámara se colocó 50 cm por arriba de la porción superior de la planta. Dada la altura de estas plantas fue necesario utilizar una garrocha a la que se le adaptó la cabeza del tripié. Para evitar que las fotos presentaran destellos de luz debidas a la iluminación directa, las fotografías se tomaron entre las 7:30 y las 10:00, o entre las 17:00 y 18:00 hrs. si el día estaba soleado. En el caso de que el día estuviera nublado el periodo de toma de fotografías se ampliaba. Se evitó tomar fotografías en momentos en que hubiera mucho viento.

Para su análisis, las fotografías con mayor contraste de cada individuo fueron digitizadas mediante el programa CANOPY (Rich 1989). Con este mismo programa se obtuvo una estimación del porcentaje de luz directa y luz difusa de cada individuo. Estos valores los comparé entre especies utilizando una prueba de *t-Student* (JMP 3.2.1).

Crecimiento

La tasa de crecimiento la medí a través del incremento en la altura promedio por planta (el promedio de la altura de todos los tallos de un individuo) en un periodo de trece meses. Dicho incremento lo calculé de la siguiente forma:

$$\text{Incremento en altura} = \frac{\text{Altura } t_1 - \text{Altura } t_0}{\text{Altura } t_0} \times 100$$

donde t_0 es el tiempo inicial (enero 2000) y t_1 es el tiempo final (febrero 2001). De esta forma pude determinar el crecimiento relativo de cada especie y comparar entre especies. Los datos los analicé utilizando una prueba de *t-Student* (JMP 3.2.1). Para este análisis utilicé 59 individuos de *C. dirzoi* y 77 individuos de *C. scaber*, que fueron los mismos individuos que utilicé para estimar los niveles de daño puntuales en cada especie.

Niveles de herbivoría

Para medir los niveles de herbivoría en las plantas de *C. dirzoi* y *C. scaber* llevé a cabo tres estimaciones complementarias. La primera consistió en un análisis prospectivo, preliminar y las otras dos fueron estimaciones más detalladas. Estas tres estimaciones las realicé únicamente en una ocasión durante el tiempo que duró mi estudio.

Porcentaje de hojas dañadas por individuo

Con el fin de obtener una primera aproximación de los niveles de herbivoría elegí sistemáticamente (a lo largo de varias veredas), 32 plantas de *C. dirzoi* y 41 plantas de *C. scaber*. En cada individuo conté el número total de ramas y seleccioné tres usando números aleatorios obtenidos en una calculadora. En cada rama seleccionada conté el número total de hojas y el número de hojas con algún signo de daño por herbívoros. Estos datos los utilicé para estimar el porcentaje de hojas dañadas por individuo para ambas especies. Comparé el porcentaje de hojas dañadas entre especies utilizando una prueba de *U* de Mann-Whitney (STATISTICA 5.1), ya que no fue posible encontrar una transformación que permitiera que se cumplieran los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los residuales.

Estimación puntual de los niveles de daño por individuo

En enero del 2000 hice un recorrido por la zona de estudio para ubicar el mayor número posible de individuos de las dos especies de interés. En total ubiqué aproximadamente

120 individuos de cada especie de los cuales eliminé los individuos con tamaños extremos ya sea por el número de ramas o por la altura promedio de cada uno. De los individuos restantes elegí una muestra de 90 de cada especie, con ayuda de números aleatorios generados en una calculadora. El tamaño de muestra correspondiente a los procedimientos que se describen adelante fue de 70 individuos de *C. dirzoi* y 87 individuos de *C. scaber*. Para estimar los niveles de daño seleccioné el 40% del número total de ramas de cada individuo y posteriormente conté el número total de hojas en las ramas seleccionadas. A partir de este número total de hojas seleccioné una muestra aleatoria de 10 hojas por individuo.

En cada una de las hojas seleccionadas estimé el área dañada por herbívoros. Para ello, coloqué sobre cada hoja un acetato cuadrulado con puntos equidistantes y registré el número total de puntos que coincidían con las zonas dañadas. Utilicé dos tipos de plantillas, una con distancia entre puntos de 3mm y otra de 4mm. El tipo de plantilla que utilicé dependía de la magnitud del daño que presentara la hoja. En las hojas más dañadas utilizaba la plantilla con puntos más distantes con el fin de reducir el tiempo empleado para medir cada hoja. Para ambas especies cuando el daño superaba el 50%, calculé el porcentaje de daño de las hojas, utilizando una hoja de tamaño equivalente intacta como estándar de referencia.

Con el fin de convertir el número de puntos registrados a unidades de área total dañada por hoja, multipliqué el área equivalente a un punto por el número total de puntos registrados en cada hoja. Para la plantilla de 3 mm cada punto correspondía a un área de 0.00625 cm² y para la de 4 a un área de 0.1111 cm².

Para calcular el porcentaje de daño por hoja se requería de una estimación del área total de cada hoja evaluada. Para obtener dicha estimación realicé una colecta de follaje de ambas especies (N= 93 para *C. dirzoi* y N= 100 para *C. scaber*). Procuré que las hojas colectadas no tuvieran daño y fueran representativas de la variación en tamaños de las hojas de cada especie. En cada hoja medí el largo (L), el ancho (A) y el área total con la ayuda de un medidor de área foliar (Delta-T Devices Ltd.) y el programa WinDIAS (ver. 2.0 Delta T Devices Ltd.). Con estos datos realicé análisis de regresión

lineal a partir del ancho y largo, a fin de obtener el mejor estimador del área total de la hoja.

Para *C. dirzoi* el mejor estimador del área de la hoja fue la multiplicación del largo por el ancho ($R^2 = 0.98$, $P < 0.001$):

$$\text{Área foliar (cm}^2\text{)} = 7.42541 + 0.62569 (A \times L)$$

Para *C. scaber* el mejor estimador del área de la hoja fue el ancho ($R^2 = 0.93$, $P < 0.001$):

$$\text{Área foliar (cm}^2\text{)} = -108.41 + 29.3566 (A)$$

A partir de estas estimaciones y con las mediciones de largo y ancho de las hojas evaluadas en el campo estimé el área total (en cm^2) de las mismas. Con estos datos y con la estimación de área dañada calculada anteriormente determiné el porcentaje de daño foliar para cada una de las hojas evaluadas:

$$\% \text{daño} = \frac{\text{area.dañada}(\text{cm}^2)}{\text{área.total}(\text{cm}^2)} \times 100$$

Finalmente obtuve un estimador del nivel de herbivoría por planta promediando los porcentajes de herbivoría de las 10 hojas que se midieron por individuo. Comparé los porcentajes de daño entre especies utilizando una prueba de *t-Student* (JMP 3.2.1). Los datos los transformé con el método de Box-Cox (JMP 3.2.1) con el fin de cumplir los supuestos de normalidad y homocedasticidad.

Después de esta medición las plantas se asperjaron con el insecticida comercial Dimetoato (Tridente™) durante todo el tiempo que duró el estudio, a fin de evitar que el daño aumentara y así poder relacionar estos niveles de daño con en éxito reproductivo posterior de esas plantas.

Tasas de herbivoría

En febrero del 2001 seleccioné 90 hojas jóvenes sin daño, repartidas en una muestra al azar de individuos de ambas especies ($N = 40$ para *C. dirzoi* y $N = 39$ para *C. scaber*). Cada hoja la marqué sujetando un alambre recubierto de plástico de color alrededor del peciolo; esto permitió mantener la identidad de cada hoja hasta la colecta final. Además medí el largo y el ancho de cada una de las hojas a fin de estimar su área total con las

ecuaciones mencionadas en el apartado anterior. Después de 150 días (julio del 2001) colecté las hojas y medí en el laboratorio el área foliar consumida utilizando los acetatos marcados con puntos. La tasa de herbivoría (TH) por especie la calculé con la siguiente fórmula:

$$TH = \frac{(AFD / AFT) \times 100}{t}$$

donde *AFD* = área foliar dañada, *AFT* = área foliar total, y *t* = número de días transcurridos entre el marcaje inicial y la colecta. Aunque originalmente se marcaron 90 hojas de cada especie, en los análisis estadísticos sólo incluí 45 hojas de *C. dirzoi* y 65 hojas de *C. scaber* debido a que algunos de los individuos en los que marqué las hojas murieron o no fue posible localizarlos en el campo. Este método me permitió minimizar la posible variación debida a contrastes en la longevidad de las hojas y controlé el posible contraste en la herbivoría debido a los patrones de variación estacional en la abundancia de los herbívoros (Dirzo y Domínguez 1995).

Los datos de cada especie los comparé utilizando una prueba de *U* de Mann-Whitney (Statistica 5.1), ya que no fue posible encontrar una transformación que permitiera que se cumplieran los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los residuales.

Relación entre el tamaño de las plantas y su nivel de daño

Para evaluar si la intensidad de daño se relacionaba con el tamaño de las plantas conté el número de tallos y la altura de cada uno de éstos en todas las plantas en las que estimé los niveles de daño de ambas especies. Para obtener un "índice del tamaño" de cada individuo sumé la altura de todos sus tallos, es decir obtuve la longitud acumulada de los tallos que es una forma de estimar la biomasa aérea de las plantas. Realicé análisis de regresión lineal (JMP 3.2.1) utilizando alternativamente como variables independientes el número de tallos, la altura y la longitud acumulada de los tallos, y como variable de respuesta el porcentaje promedio de daño por individuo. Para cumplir

con los supuestos de normalidad y homocedasticidad transformé los datos de ambas especies utilizando el método de Box-Cox (JMP 3.2.1) cuando fue necesario.

Metabolitos Secundarios

A fin de explorar si los niveles de herbivoría en cada especie pudieran estar relacionados con la presencia de distintas estrategias de defensa química, analicé las concentraciones de metabolitos secundarios (fenoles totales y de taninos condensados) en una muestra de follaje de ambas especies. Colecté tres o cuatro hojas de doce individuos de cada especie, elegidos al azar. Inmediatamente después de su colecta las hojas se empaquetaron en bolsas de plástico y se sumergieron en nitrógeno líquido para transportarlas al laboratorio. En el laboratorio las hojas se liofilizaron y se almacenaron en bolsas de papel dentro de un refrigerador.

Para obtener una muestra de 0.5 g peso seco por individuo se molieron las hojas con nitrógeno líquido. A cada muestra se le agregaron 10 ml de metanol al 100% y posteriormente fue colocada en un homogeneizador tipo Polytron. Inmediatamente después de homogeneizar las muestras se centrifugaron durante 15 minutos a una velocidad de 3000 rpm y una temperatura de 4° C. El sobrenadante se colocó en frascos de vidrio y fue cubierto con papel aluminio para evitar su oxidación.

Cuantificación de fenoles totales

Para determinar la concentración de fenoles utilicé el método modificado propuesto por Price y Butler (Waterman y Mole 1994) llamado "Ensayo de Azul Prusia". Este método está basado en pruebas colorimétricas que indican la concentración de fenoles que hay en una muestra determinada. De cada extracto se tomaron 50 µl y se le agregaron 3 ml de agua destilada agitando la mezcla en un dispositivo vortex durante unos segundos. Posteriormente se agregó 1 ml de ferricianuro de potasio ($K_3Fe(CN)_6$) al 0.016 M y 1 ml de cloruro férrico ($FeCl_3$) al 0.02 M en 0.10 M de ácido clorhídrico y de nuevo se agitó en el vortex. Después de 15 minutos se colocó cada muestra en un espectrofotómetro marca *Spectronic*, modelo *Genesys 20*, a 700nm para obtener su absorbancia. Al finalizar este

análisis se obtuvieron tres mediciones independientes de absorbancia para cada individuo, lo que permitió que se calculara un valor promedio.

Para determinar las concentraciones de fenoles totales en las muestras obtenidas construí una curva patrón a partir de soluciones de ácido tánico con concentración conocida preparadas de la forma anteriormente descrita. Utilizando la ecuación obtenida a partir de la curva patrón se calcularon las concentraciones correspondientes a las absorbancias promedio de cada individuo. La ecuación para obtener los valores de concentración es la siguiente:

$$x = \left(\frac{y - 0.0023}{2.8348} \right)$$

donde x es la concentración de fenoles totales (en miligramos) y y es la absorbancia. Con estas concentraciones obtuve posteriormente la concentración de fenoles totales por gramo de peso seco, utilizando la siguiente ecuación:

$$P = Z \times \frac{V_1}{V_2} \times \frac{W_2}{W_1},$$

donde Z = miligramos de fenoles totales, V_1 = volumen total del extracto, V_2 = porción de V_1 utilizada en la prueba, W_1 = gramos de hoja seca utilizados para hacer el extracto, y W_2 = total de gramos de hoja seca.

Para determinar si existían diferencias entre especies los datos los analicé utilizando una prueba de *t-Student* para varianzas heterogéneas (JMP 3.2.1).

Cuantificación de taninos condensados

La cuantificación de taninos condensados la realicé utilizando la técnica de la Protocyanidina. De cada extracto se tomaron 250 μ l y se le agregaron 250 μ l de agua destilada. Después se agregaron 4 ml de una solución butanol:ácido clorhídrico (95%:5%, preparada con 0.7 gr. de sulfato ferroso heptahidratado) y se agitó en un dispositivo vortex durante 8 segundos. Los tubos se taparon con papel aluminio y se metieron en baño maría durante una hora. Posteriormente se dejaron enfriar durante 20 minutos. Finalmente se determinó la absorbancia de cada muestra en un

espectrofotómetro a 550 nm. Al finalizar este análisis se obtuvieron tres mediciones independientes de absorbancia para cada individuo, lo que permitió que se calculara un valor promedio individual.

En este caso no construí una curva patrón de taninos condensados debido a la imposibilidad de obtener una muestra de tanino puro. Por esta razón los resultados en esta sección se presentan en términos de absorbancias y no de concentraciones. Dado que la transformación que se utiliza para convertir los datos de absorbancia a concentraciones no altera la magnitud relativa de los datos originales, los resultados de esta sección son equivalentes a la sección anterior. Los resultados los comparé utilizando una prueba de *t-Student* (JMP 3.2.1). Para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad se transformaron los datos utilizando el método de Box-Cox (JMP 3.2.1).

EFFECTOS DE LA HERBIVORIA EN LA ADECUACIÓN FEMENINA Y MASCULINA

Para las secciones que se describen a continuación utilicé el subconjunto de plantas de ambas especies con niveles de herbivoría conocidos, y que se reprodujeron sexualmente durante el transcurso de este estudio.

Inflorescencias y Flores

Daño y producción de inflorescencias

En el caso de *C. dirzoi* evalué la probabilidad de que las plantas produjeran inflorescencias en función de la magnitud del daño (N= 63 plantas). Dado que una gran cantidad de los individuos de esta especie no produjeron o sólo produjeron una inflorescencia, evalué este componente de la reproducción como una variable binaria (0/1). Para analizar estos datos se ajustó un modelo lineal generalizado (logit) con error binomial incorporando el índice de tamaño como una variable explicativa adicional (GENSTAT 5 ver. 4.1). En esta especie las inflorescencias surgen de tallos separados en la base de la planta.

Por su parte, dado que varios individuos de *C. scaber* produjeron más de una inflorescencia analicé la proporción del total de tallos que produjeron inflorescencias en función del nivel de daño (N= 84). Estos datos se analizaron con un modelo lineal generalizado que incluyó como variable explicativa la intensidad de daño y como variable de respuesta la proporción de tallos que produjeron inflorescencias. El modelo consideró una distribución de error binomial que incluyó el número de tallos por planta (GENSTAT 5).

Daño y tamaño de las flores

Para analizar el efecto de la herbivoría sobre el tamaño de las flores medí el largo, ancho y apertura de las flores en individuos de *C. dirzoi*. El número de flores medidas por individuo varió entre 1 y 5, y medí las flores en todas las plantas que las produjeron (N= 12). Para aquellos individuos en los que se colectó más de una flor, se calculó un valor promedio. En *C. scaber* medí el largo y el ancho de entre 1 y 21 flores por individuo, en 40 individuos, y use el promedio de estas medidas en individuos con más de una flor colectada. Las mediciones de las flores se realizaron utilizando un Vernier digital marca *Mitutoyo*. Las flores que se medí también las utilicé para estimar la producción de néctar, y para cuantificar la visita de polinizadores.

Analicé los datos de ambas especies mediante regresiones lineales entre el porcentaje de daño por individuo y cada una de las variables de tamaño que se midieron (JMP 3.2.1). Para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad los datos del análisis entre el porcentaje de daño y el ancho de las flores de *C. scaber*, se transformaron utilizando el método de Box-Cox (JMP 3.2.1).

Producción de néctar

Para evaluar el efecto del daño foliar sobre la producción de néctar cubrí las inflorescencias con bolsas de malla de tejido sintético una tarde antes de medir el néctar. Esto permitió cuantificar la producción de néctar en ausencia de visitantes florales. En cada flor medí el volumen total de néctar utilizando micropipetas aforadas marca

Blaubrand de 1 a 5 μ l. También medí la concentración de azúcar, en porcentaje de equivalentes de sacarosa, utilizando un refractómetro de mano con compensación por temperatura marca *Leica*, modelo 10431.

Las mediciones de néctar las hice en una ó dos flores por individuo, en nueve de los trece individuos de *C. dirzoi* que se reprodujeron en esa temporada. En *C. scaber* se realizaron mediciones de entre una y cuatro flores por individuo en catorce individuos con distintos niveles de daño. Para las plantas de ambas especies en las que cuantifiqué el néctar de más de una flor, obtuve un promedio de la producción de néctar por flor por individuo. No fue posible realizar curvas de producción de néctar dado que las flores de ambas especies son muy frágiles y era imposible hacer varias cosechas de néctar en la misma flor sin que ésta se rompiera con la micropipeta. Por otra parte las cosechas de néctar acumulado a diferentes horas del día no mostraron un patrón consistente de producción del néctar, por lo que consideré que no existía una hora de producción máxima de néctar en estas especies.

Para ambas especies realicé modelos de regresión lineal entre el volumen y la concentración de azúcares en el néctar como variables de respuesta y el porcentaje de daño por individuo como variable independiente (JMP 3.2.1).

Visitantes florales

En todos los individuos de ambas especies que produjeron flores registré el número de visitantes florales entre las 7:00 y las 15:00 hrs. Las visitas las registré durante periodos de 20 min intercalados con descansos de 5 min entre cada periodo de observación. En *C. dirzoi* observé once plantas durante dos días. Los datos del número de visitas los analicé mediante un modelo de regresión lineal múltiple (JMP 3.2.1) a fin de detectar si existía una relación entre éste y los niveles de daño de las plantas. La variable de respuesta fue el promedio del número total de visitas por periodo de observación (promedio del # total de visitas/# de periodos de observación por planta), y las variables independientes fueron el nivel de daño por planta y el # de vecinos. En el análisis incorporé como covariable el número de vecinos de la misma especie a la planta focal que tenían flores,

en un área de aproximadamente dos metros cuadrados. Esto con el fin de determinar si un mayor número de flores en el vecindario de las plantas focales influía en la frecuencia de visitas que cada planta recibía. No consideré el número total de inflorescencias por individuo, ya que las plantas que se evaluaron solamente presentaron una inflorescencia.

En *C. scaber* observé las visitas durante ocho días distribuidos a lo largo de la temporada reproductiva (del 20 de abril al 14 de junio del 2000). Observé un promedio de trece plantas por día, y en total 33 plantas. La tasa de visitas la analicé mediante un modelo de regresión lineal múltiple (JMP 3.2.1). Una variable explicativa fue el nivel de herbivoría por planta y la variable de respuesta fue el número total de visitas por día, ya que en general esta especie recibe muy pocas visitas a lo largo de todo un día. También como variables el número de inflorescencias y el número de plantas vecinas con inflorescencias por las mismas razones mencionadas anteriormente.

Producción de frutos y semillas

Al terminar el periodo de producción de flores, cubrí las inflorescencias con bolsas a fin de evitar la pérdida de los frutos en la etapa de maduración. Cuando los frutos maduraron completamente los colecté y conté en el laboratorio el número total de frutos por inflorescencia, el número total de semillas por inflorescencia y el promedio de semillas por fruto. Algunas inflorescencias de ambas especies se perdieron debido al ataque de las larvas de una palomilla (*Hyblaeidae*), la cuál penetra las inflorescencias haciéndoles pequeños agujeros. En el caso de *C. dirzoi* no fue posible analizar los datos debido a que solamente cuatro de las doce plantas que se tuvieron inflorescencias produjeron frutos.

En *C. scaber* estimé los efectos de la herbivoría sobre la producción de frutos y semillas en 22 plantas. Empleé de manera independiente modelos de regresión lineal utilizando como variable explicativa el porcentaje de daño por individuo, y como variables de respuesta el promedio del número total de frutos por inflorescencia, el

promedio del número total de semillas por inflorescencia y el promedio del número total de semillas por fruto (JMP 3.2.1).

RESULTADOS

Disponibilidad Lumínica

La cantidad promedio de luz directa y luz difusa fue muy similar para ambas especies y el análisis estadístico indicó que no hay diferencias significativas ($t= 0.155$, $P= 0.8776$ y $t= 0.554$, $P=0.5837$; luz directa y difusa, respectivamente) (Tabla 3). El valor mínimo tanto de luz directa como luz difusa en ambas especies es muy similar; el valor máximo de la luz directa es mayor en *C. scaber* que en *C. dirzoi*, pero en el caso de la luz difusa es mayor en *C. dirzoi*. En todos los casos el coeficiente de variación fue relativamente bajo, cercano al 50%, por lo que la falta de diferencias en el ambiente lumínico de las dos especies se explica por la cercanía de los valores medios dentro de cada especie.

Tabla 3. Estadísticos descriptivos de la disponibilidad de luz directa y luz difusa incidente (% de luz que llega) en *C. dirzoi* y *C. scaber* (N= 17 plantas en cada especie).

	Luz directa		Luz difusa	
	<i>C. dirzoi</i>	<i>C. scaber</i>	<i>C. dirzoi</i>	<i>C. scaber</i>
Promedio	0.032	0.033	0.030	0.033
Desviación estándar	0.018	0.018	0.014	0.015
Error estándar	0.003	0.004	0.003	0.003
Valor mínimo	0.011	0.010	0.013	0.011
Valor máximo	0.063	0.083	0.062	0.052
Coefficiente de variación	50%	54%	46%	46%

Crecimiento

La tasa de crecimiento medida como el incremento relativo en altura después de trece meses fue significativamente distinta entre especies ($t= 3.33$, $P= 0.001$) (Fig. 6). Sin embargo, las diferencias fueron en sentido opuesto a lo que se esperaba. En promedio los individuos de *C. dirzoi* tuvieron una altura de 70 cm al iniciar este estudio, y trece meses después su altura promedio disminuyó a 67 cm, lo que representó un decremento

de 3.5%. Esto indica que los tallos nuevos que reemplazaron a los que se murieron durante ese tiempo difícilmente alcanzaron la altura promedio que tenían las plantas al inicio del estudio. En *C. scaber* la altura promedio al iniciar el estudio fue de 150 cm, y aumentó 15 cm, lo que representó un incremento del 11%. A pesar de que no encontré diferencias significativas en el ambiente lumínico de las especies, ambas difirieron en su crecimiento (y de hecho una de las especies, *C. dirzoi*, tuvo una reducción marginal en altura). Esto sugiere que algunos factores extrínsecos (p. ej. los nutrientes disponibles en el suelo o la herbivoría) probablemente afectan el crecimiento de las plantas.

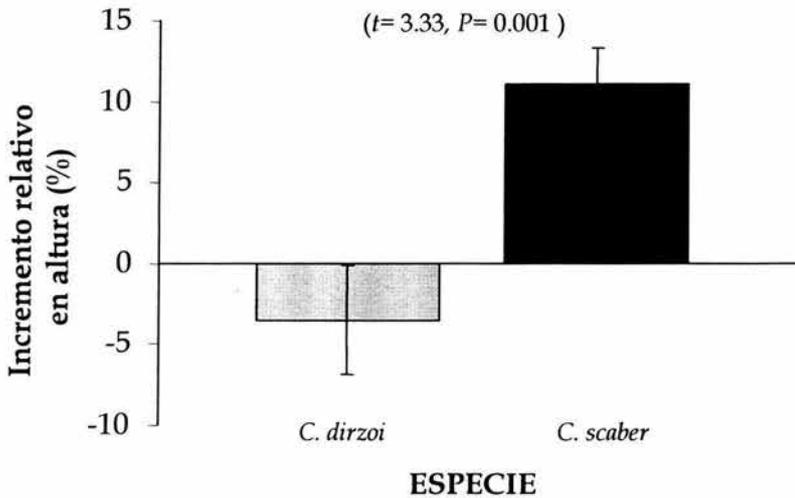


Fig. 6. Porcentaje del incremento en altura relativa (promedio \pm error estándar) de plantas de *C. dirzoi* y *C. scaber* después de 13 meses de seguimiento.

Niveles de herbivoría

Porcentaje de hojas dañadas por individuo

El porcentaje de hojas dañadas por individuo en *C. dirzoi* fue significativamente mayor que en *C. scaber* ($U= 102.5$, $P < 0.0001$) (Fig. 7). La mediana del porcentaje de hojas dañadas en las plantas de *C. dirzoi* fue 2.6 veces más grande que en las plantas de *C. scaber*.

Estimación puntual de los niveles de daño por individuo

Los porcentajes de herbivoría promedio por hojas mostraron una distribución log-normal en ambas especies (Fig. 8A). Esto quiere decir que la mayoría de las hojas se encuentran en categorías de poco daño, y muy pocas en categorías de mucho daño. El ámbito de variación del daño en las hojas para ambos casos fue de cero a 98%; las hojas de *C. dirzoi* tuvieron un promedio (\pm error estándar) de $13.66\% \pm 23$ de daño mientras que las de *C. scaber* tuvieron $5.22\% \pm 15.1$ de daño. Al graficar las frecuencias de los porcentajes de daño por individuo encontré también una distribución log-normal en ambas especies (Fig. 8B): la mayoría de los individuos tuvieron niveles bajos de herbivoría (0.01-7%), y pocos tuvieron niveles muy altos (39-71%). Los individuos de ambas especies presentaron mucha variación en los niveles de herbivoría; en *C. dirzoi* el nivel de herbivoría más bajo fue de 0.6% y el más alto de 71%, mientras que en *C. scaber* varió entre 0.007 y 32%. Todo esto hace evidente el contraste entre las especies: el porcentaje de herbivoría que presentaron los individuos de *C. dirzoi* fue 2.6 veces mayor que los de *C. scaber* (Fig. 9) y la diferencia es altamente significativa ($t = 6.64, P < 0.0001$).

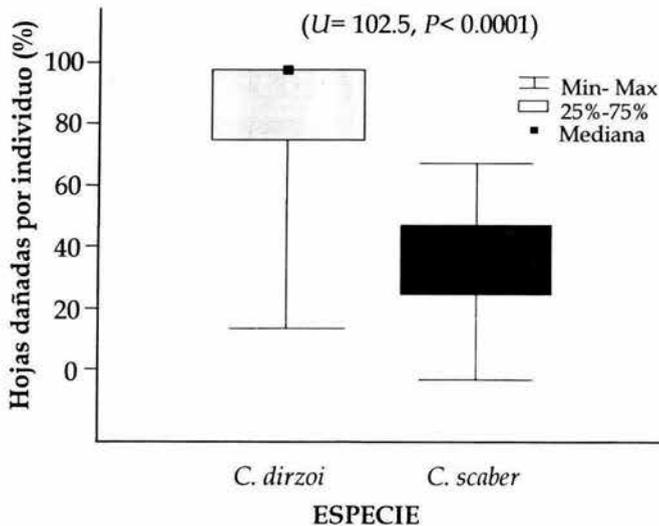


Fig. 7. Porcentaje de hojas dañadas por planta en *C. dirzoi* (N= 41) y *C. scaber* (N= 32) en la Selva de Los Tuxtlas.

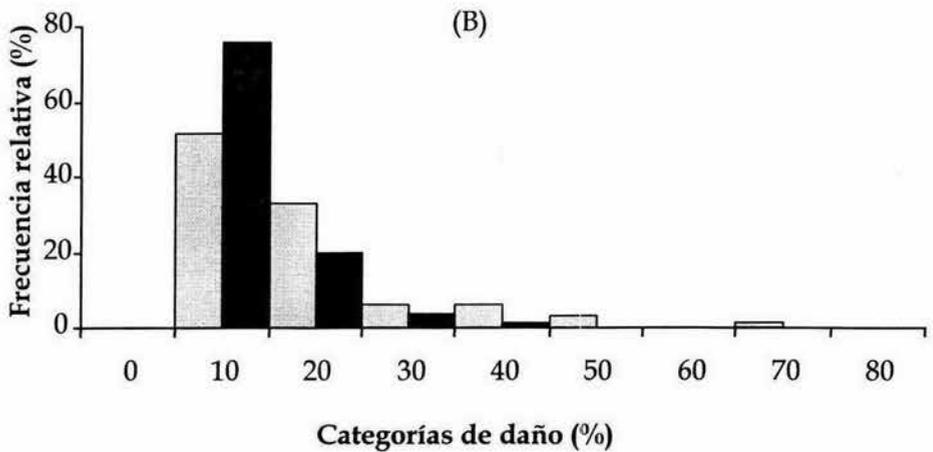
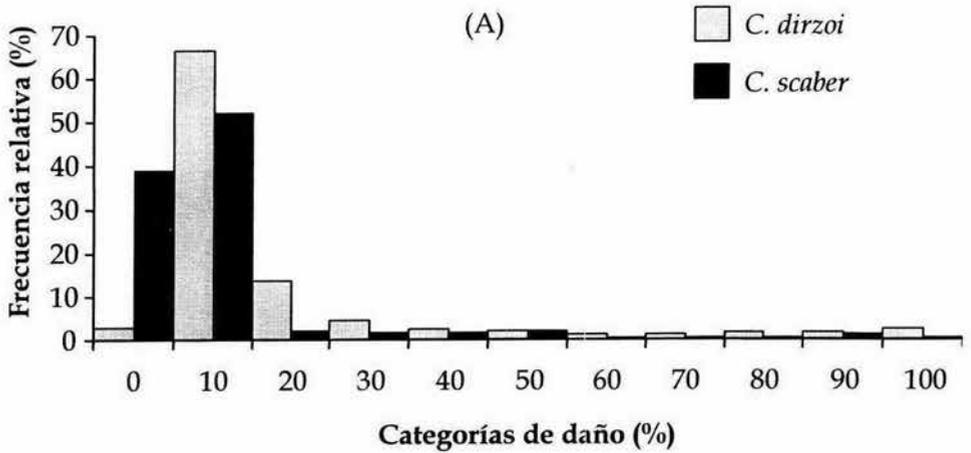


Fig. 8. Distribución de frecuencias del daño en plantas de *C. dirzoi* y *C. scaber* (A) Distribución de frecuencias de daño por hojas. (B) Distribución de frecuencias de daño por planta.

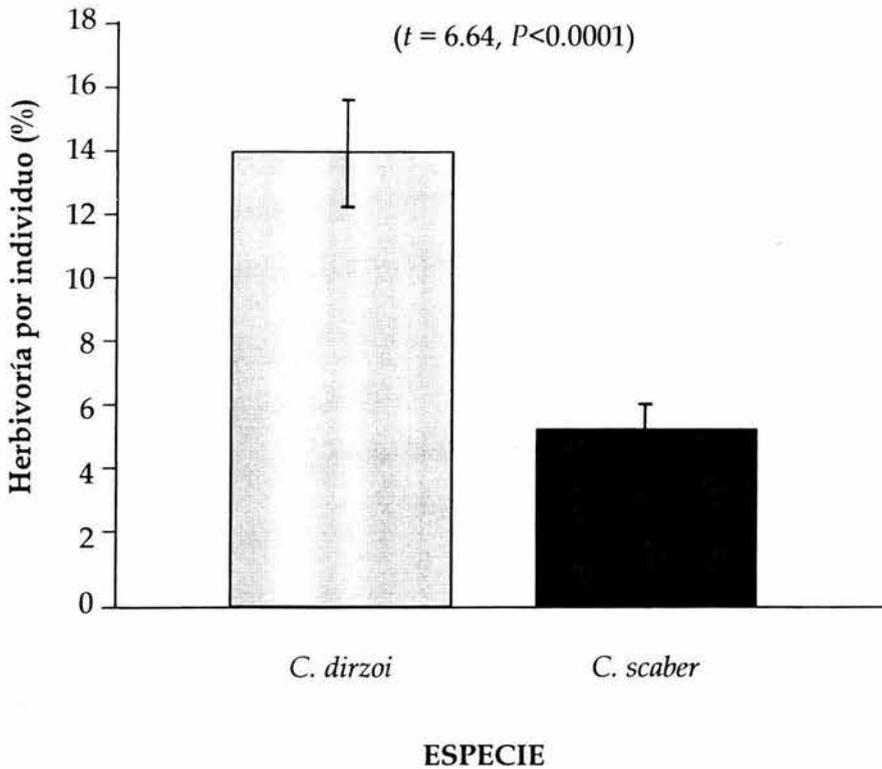


Fig. 9. Herbivoría foliar (promedio \pm EE) por individuo de las dos especies de estudio, *C. dirzoi* y *C. scaber* en la selva de Los Tuxtlas.

Tasas de herbivoría

La tasa de herbivoría en *C. dirzoi* (0.007 ± 0.013 % por día) fue 9.3 veces mayor que en *C. scaber* (0.0008 ± 0.001 % por día) y las diferencias entre especies fueron altamente significativas ($U= 553$, $P < 0.0001$). Debido a que la tasa de herbivoría en ambas especies fue muy baja, en la Figura 10 presento los resultados del promedio de daño acumulado por especie durante todo el tiempo que estuvieron las hojas expuestas, y no el daño promedio por día. Las hojas de *C. dirzoi* presentaron en promedio un daño acumulado, en 150 días, de un orden de magnitud mayor que *C. scaber*, un resultado esencialmente similar al que obtuve con las tasas de herbivoría.

En general, los datos muestran que *C. dirzoi* es la especie más susceptible a ser dañada por herbívoros. Esto podría estar relacionado con el menor crecimiento desplegado en el lapso de tiempo en el que observé mayores niveles de herbivoría en esta especie.

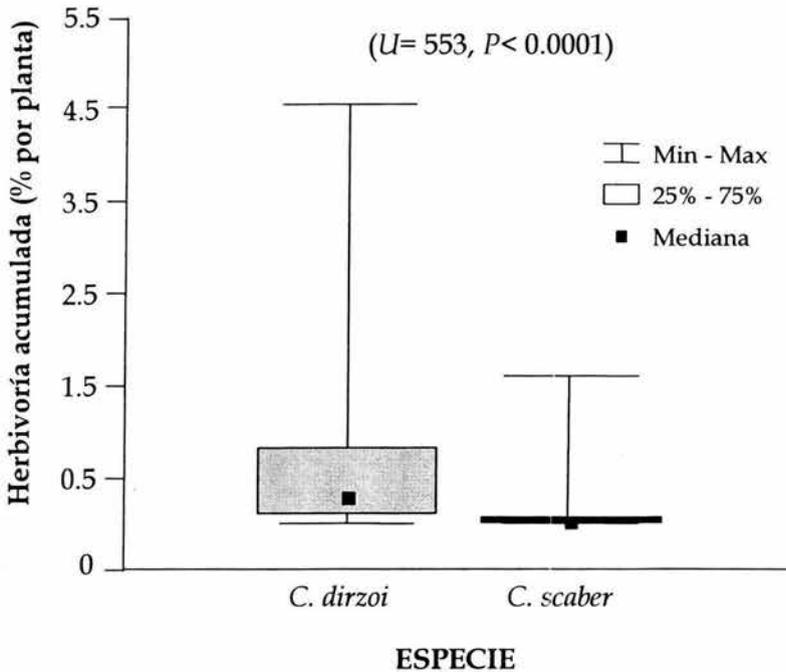


Fig. 10. Herbivoría acumulada (% área foliar por individuo) en plantas de *C. dirzoi* y *C. scaber* a lo largo de 150 días.

Relación entre el tamaño de las plantas y su nivel de daño

La variación observada en los porcentajes de herbivoría de los individuos de *C. dirzoi* no fue explicada por el número de tallos por individuo ($F = 2.7057$, $P = 0.10$), o el índice de tamaño ($F = 0.038$, $P = 0.846$). Sin embargo, la altura promedio de las plantas tiene una relación negativa con el porcentaje de daño ($F = 13.597$, $P < 0.0005$, $R^2 = 0.19$) (Fig. 11). Esto indica que las plantas más altas presentaron un porcentaje de daño promedio menor que aquellas con menor altura. Estos resultados sugieren que los herbívoros son

mas atraídos por la altura de las plantas que por el tamaño "total", estimado como la biomasa aérea.

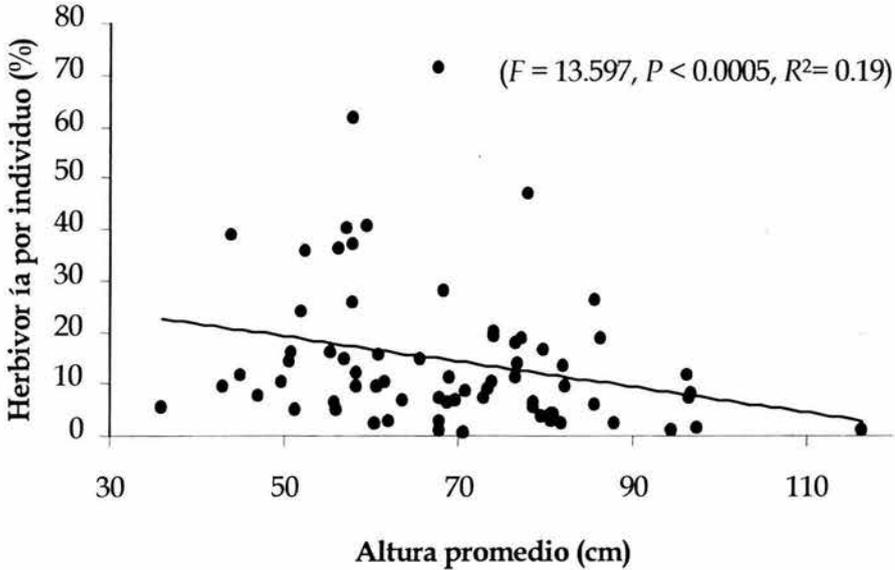


Fig. 11. Relación entre la altura y la herbivoría en individuos de *C. dirzoi*.

En *C. scaber* encontré una relación negativa entre el número de tallos y el porcentaje de daño ($F = 5.5606, P < 0.02, R^2 = 0.06$) (Fig. 12). Esto indica que mientras aumenta el número de tallos, el porcentaje de daño por herbívoros es menor. No encontré una relación significativa entre la altura y el porcentaje de daño ($F = 2.4884, P = 0.11$). Por otro lado encontré que la variación en los niveles de daño por individuo está relacionada negativamente con el estimador de tamaño de las plantas de manera significativa ($F = 16.90, P < 0.0001, R^2 = 0.15$) (Fig. 13). Esto indica que en *C. scaber*, al igual que en *C. dirzoi*, las plantas más pequeñas reciben más daño que las plantas grandes.

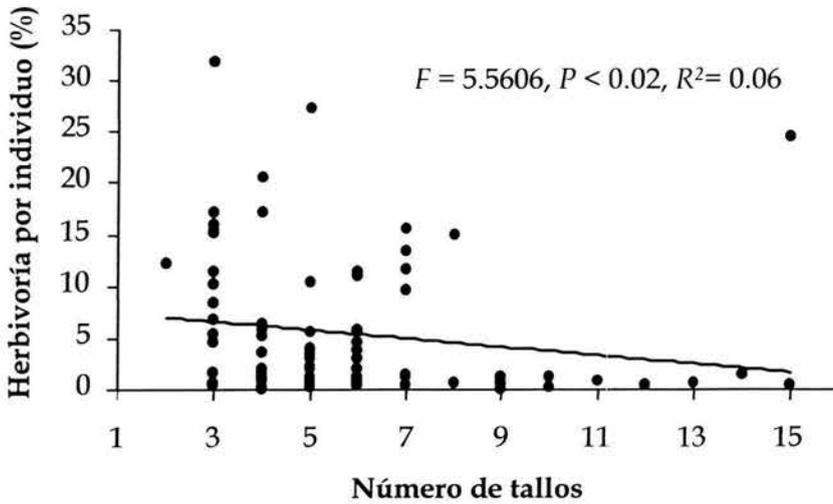


Fig. 12. Relación entre el número de tallos y la herbivoría en individuos de *C. scaber*

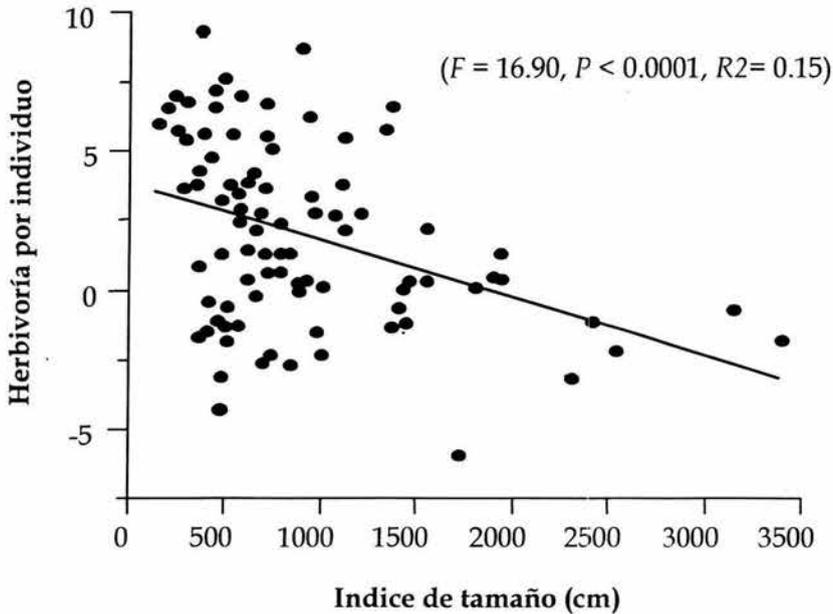


Fig. 13. Relación entre índice de tamaño y el porcentaje de daño en individuos de *C. scaber*. La transformación de los datos de daño se obtuvo a través de la siguiente fórmula: $\text{Daño} = (\% \text{ daño}^{0.2} - 1) / 0.107$.

Metabolitos Secundarios

La concentración de fenoles totales, medidos en mg de fenoles por gramo de peso seco, fue casi 2 veces mayor en *C. scaber* que en *C. dirzoi*, y el análisis estadístico indicó que estas diferencias son altamente significativas ($t= 3.3442$, $P<0.0049$) (Fig. 14). Por otro lado, los contenidos relativos de taninos condensados también fueron significativamente distintos entre especies ($t= 7.839$, $P < 0.0001$) (Fig. 15): *C. scaber* presentó una concentración de taninos, medidos como absorbancia, 7.6 veces mayor que *C. dirzoi*.

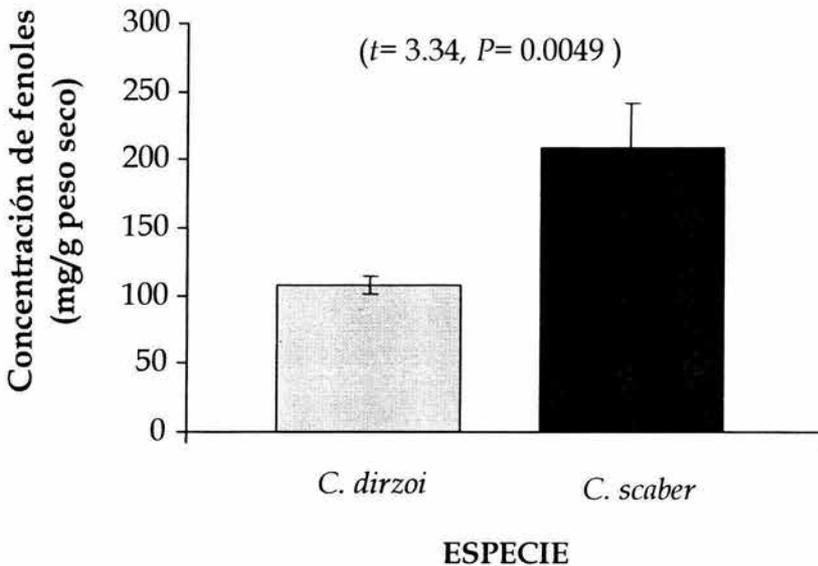


Fig. 14. Contenido total de fenoles en el follaje de plantas de *C. dirzoi* y *C. scaber*. Los datos corresponden al promedio \pm el error estándar.

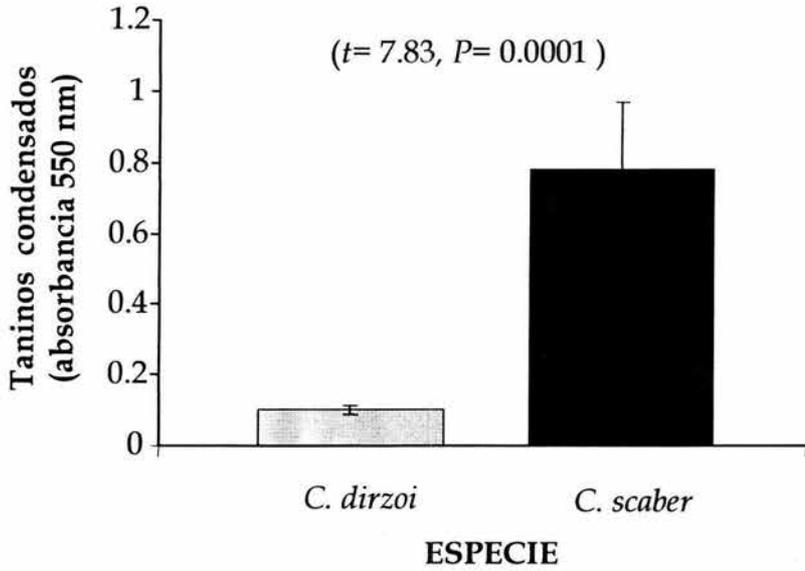


Fig. 15. Contenido de taninos condensados (medidos como absorbancia) en plantas de *C. dirzoi* y *C. scaber*. Los datos corresponden al promedio \pm el error estándar.

**EFFECTO DE LA HERBIVORIA EN LA ADECUACIÓN
FEMENINA Y MASCULINA**

Inflorescencias y Flores

De los 70 individuos de *C. dirzoi* utilizados en este estudio, únicamente 12 produjeron inflorescencias, lo que representa el 17%. La Tabla 4 muestra los resultados del análisis lineal generalizado para evaluar la relación entre los niveles de daño y la producción de inflorescencias, considerando el tamaño de las plantas. El modelo indica que los niveles de daño no influyen sobre la producción de inflorescencias; el tamaño de la planta, en cambio, sí tiene una influencia significativa. La interacción entre la herbivoría y el tamaño de las plantas no fue significativo.

Tabla 4. Modelo lineal generalizado del efecto de la herbivoría sobre la producción de inflorescencias por planta en *C. dirzoi* (N = 63 plantas) (ver Métodos).

Términos	Devianza	g.l.	Dm	χ^2	P
Herbivoría	0.091	1	0.0912	0.09	0.763
Tamaño*	9.830	1	9.83	9.83	0.002
Herbivoría x tamaño	0.210	1	0.2085	0.21	0.648
Error	58.080	62	0.9122		

Por su parte, el análisis del efecto de la herbivoría sobre la proporción de tallos florales (tallos que produjeron inflorescencias) en *C. scaber* fue significativo en el sentido esperado; es decir, el número de inflorescencias disminuyó conforme aumentaron los niveles de herbivoría (Tabla 5). Los resultados señalan que existe un efecto negativo de los niveles de daño sobre la producción de inflorescencias: las plantas que tienen niveles de daño más altos producen menos inflorescencias que las que tienen niveles de daño menores (Fig. 16).

Tabla 5. Modelo lineal generalizado entre la herbivoría y la proporción de tallos que produjeron inflorescencias en *C. scaber* (N=87) (Ver Métodos).

	Devianza	g.l.	Dm	χ^2	P
Herbivoría	7.3	1	7.256	7.26	0.007
Residuos	100.3	83	1.209		
Total	107.6	84	1.281		

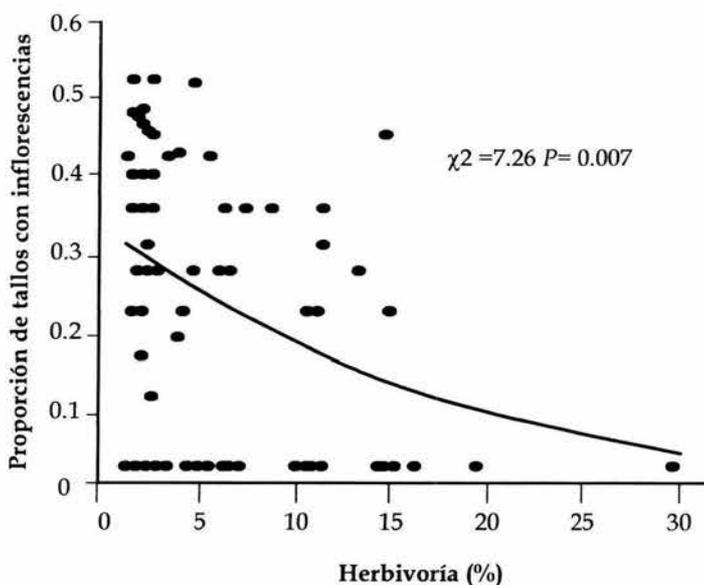


Fig. 16. Relación entre el porcentaje de herbivoría por planta y proporción de tallos que produjeron inflorescencias en *C. scaber*.

En lo referente al tamaño de las flores, no encontré ningún efecto de los niveles de daño sobre el largo ($F = 0.5781$, $P = 0.46$), el ancho ($F = 0.1095$, $P = 0.74$) y la apertura ($F = 1.4842$, $P = 0.25$) de las flores de *C. dirzoi*. En *C. scaber* tampoco encontré relación entre el largo ($F = 2.2172$, $P = 0.14$) y el ancho de las flores ($F = 0.8197$, $P = 0.37$) y los niveles de daño de las plantas.

Producción de néctar

No encontré una relación estadísticamente significativa entre el porcentaje de daño y el volumen de néctar producido en *C. dirzoi* ($F = 0.0077$, $P = 0.93$). Sin embargo encontré una relación positiva significativa entre el porcentaje de daño y la concentración de azúcar en el néctar ($F = 6.2562$, $P = 0.0409$, $R^2 = 0.47$) (Fig. 17), lo que indica una posible respuesta de sobrecompensación.

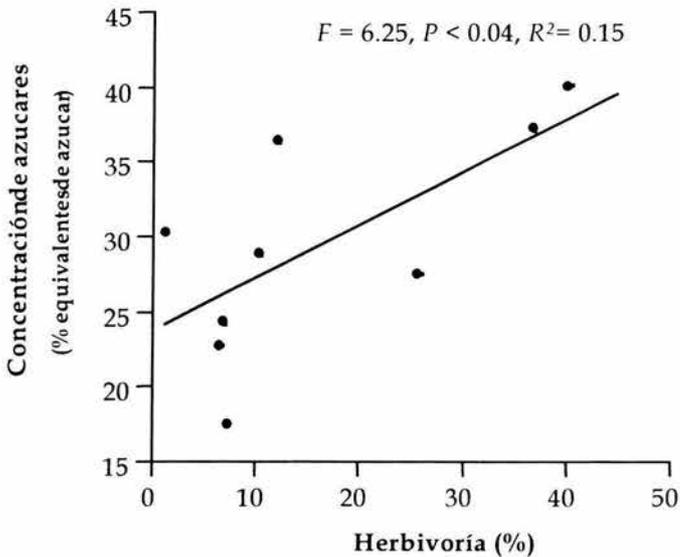


Fig. 17. Relación entre la herbivoría por planta y la concentración de azúcar en el néctar de las flores de *C. dirzoi*

En *C. scaber* no encontré ninguna relación entre el porcentaje de daño y el volumen ($F = 0.3037$, $P = 0.59$) o la concentración de néctar ($F = 0.2604$, $P = 0.61$). Esto indica que la herbivoría en esta especie no afecta la producción o calidad de néctar, que es la recompensa floral más importante de estas plantas, en virtud de que sus principales visitantes son colibríes.

Visitantes florales

Los principales visitantes florales de *C. dirzoi* fueron abejas del género *Euglossa*; también observé la presencia de algunos escarabajos (curculiónidos del género *Cholus*) dentro de las flores o caminando en las inflorescencias, pero éstos en ningún momento transportaron polen. En *C. scaber* los principales visitantes florales fueron las siguientes especies de colibríes: *Phaethornis longemareus*, *Phaethornis superciliosus*, *Amazilia sp.* y *Campylopterus sp.*, aunque también observé la visita de abejas del género *Euglossa* y de mariposas de la familia Heliconidae, pero estas fueron mucho menos frecuentes. Estas observaciones concuerdan con lo esperado según los síndromes de polinización: las flores amarillas, anchas y con guías de néctar fueron visitadas por abejas (*C. dirzoi*), mientras que las flores rojas y alargadas fueron visitadas principalmente por colibríes (*C. scaber*).

En concordancia con el efecto de la herbivoría sobre la calidad de néctar, encontré una relación positiva entre el número de visitantes florales y los niveles de daño que recibieron las plantas de *C. dirzoi* (Tabla 6, Fig. 18). Las plantas con mayor porcentaje de daño promedio tuvieron mayor número de visitas por periodo de observación. Por otra parte el análisis estadístico indica que el número de visitas por planta no está influido por el número de plantas vecinas que tuvieron inflorescencias (Tabla 6). Lo anterior sugiere que los visitantes no son atraídos por la agregación de flores del vecindario, sino probablemente por la calidad de la recompensa que ofrece la planta focal (*cf.* relación entre la concentración de azúcares en el néctar y los niveles de daño).

Tabla 6. Resultados de la regresión múltiple entre el promedio del número de visitas por periodo de observación y el porcentaje de daño por individuo en *C. dirzoi*. El análisis tiene incorporado como covariable el número de vecinos. El modelo general explica el 64% de la variación.

Variable	<i>g.l.</i>	Suma de cuadrados	<i>F</i>	<i>P</i>
Herbivoría	1	2.0142936	10.9242	0.0108
#vecinos	1	0.0013081	0.0071	0.9349

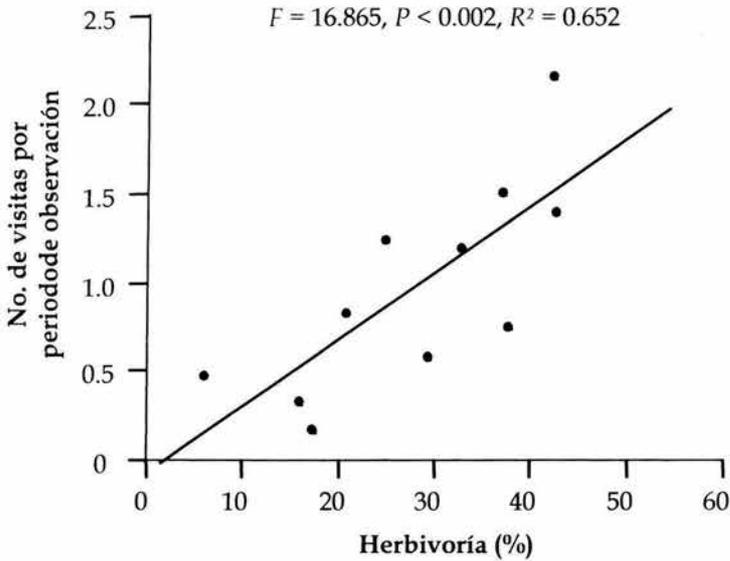


Fig. 18. Relación entre el porcentaje de daño por planta y el número total de visitas por periodo de observación a las flores de *C. dirzoi*

En el caso de *C. scaber*, el análisis de regresión múltiple entre el porcentaje de daño, el número de inflorescencias por planta y el número de plantas vecinas indica que sólo las dos últimas variables están relacionadas con el número total de visitas por día que reciben las plantas, mientras que la herbivoría no tiene ningún efecto (Tabla 7). Los individuos con mayor número de inflorescencias tuvieron mayor número de visitas. Por otro lado las plantas con mayor número de vecinos también tienen mayor número de visitas. Esto sugiere que la agregación de las plantas con inflorescencias es un foco de atracción para los polinizadores de esta especie.

Tabla 7. Análisis de regresión múltiple del número total de visitas por día y el porcentaje de daño por individuo en *C. scaber*. El análisis también incorpora como variables el número de inflorescencias y el número de plantas vecinas. El modelo explica el 45% de la variación

Variable	g.l.	Suma de cuadrados	F	P
% daño	1	0.1353149	1.0485	0.3127
# inflorescencias	1	2.1801757	16.8935	0.0002
# vecinos	1	1.0796333	8.3657	0.0064

Producción de frutos y semillas

De los doce individuos que produjeron inflorescencias en *C. dirzoi*, sólo cuatro lograron madurar frutos y semillas. Esto probablemente se debió a que algunas inflorescencias de esta especie fueron atacadas por las orugas de una mariposa (Hyblaeidae), las cuales hacen hoyos en las inflorescencias y se introducen para ingerir los frutos. Es posible también que los niveles de daño en las plantas hayan reducido los recursos necesarios para la maduración de los frutos y semillas. De hecho una de las plantas que produjo inflorescencia no logró desarrollar ninguna flor. Por lo anterior no fue posible realizar ningún análisis estadístico para determinar si la herbivoría foliar tuvo una influencia significativa en la falta de maduración de frutos y semillas.

En *C. scaber*, no encontré ninguna relación entre el promedio del número total de frutos por inflorescencia ($x = 21.6$; ámbito = 3-47.5) ($F = 1.6053$, $P = 0.21$), el promedio del número total de semillas por inflorescencia ($x = 15$; ámbito = 4.6-22.5) ($F = 0.4195$, $P = 0.52$) y el promedio del número total de semillas por fruto ($x = 344$; ámbito = 23-973) ($F = 0.2916$, $P = 0.59$), con el porcentaje de daño por individuo en *C. scaber*. Esto sugiere que la gran variación observada en estos atributos reproductivos está influenciada por otras variables independientes a la herbivoría.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Disponibilidad lumínica

Al contrario de lo esperado, no encontré diferencias entre la disponibilidad de luz directa o luz difusa en los sitios donde se encontraban las plantas de *C. dirzoi* y *C. scaber*. Sin embargo, la disponibilidad de luz actual no necesariamente refleja la disponibilidad lumínica existente cuando se establecieron las plantas. La formación de claros representa para muchas especies la oportunidad de establecer su población y de que sus individuos crezcan, ya que en el sotobosque de la selva únicamente llega del 1 al 3% de la luz que incide en el dosel (Dirzo 1994).

Hasta el año de 1985, el sitio donde actualmente habitan los individuos de *C. dirzoi* utilizados en este estudio (llamado ahora Camino Viejo a Laguna) fue un camino amplio (7-10 m de ancho); esto indica que era un sitio perturbado que formaba parte del borde de la selva. Por lo anterior, es de suponer que la disponibilidad lumínica en esos sitios era originalmente más alta que la actual. A partir de 1985 la selva en ese sitio empezó a regenerarse y actualmente, a pesar de considerarse un sitio con vegetación secundaria, tiene un dosel bastante cerrado. La población de *C. dirzoi* ahí establecida tiene más de 10 años (R. Dirzo, com. pers.). Bajo estas circunstancias es posible especular que *C. dirzoi* necesita de alta disponibilidad de luz para su establecimiento y fase de desarrollo temprano, aunque pueda mantenerse en fases más avanzadas de su vida con menor disponibilidad lumínica.

Los individuos de *C. scaber* se encuentran dispersos, y la mayoría de ellos están asociados a sitios de selva madura. Aún cuando es posible que haya habido cambios en la disponibilidad de luz en los sitios donde actualmente se encuentran los individuos de *C. scaber*, es poco probable que dichos cambios hayan sido de una magnitud similar a los que estuvieron asociados al establecimiento de las plantas de *C. dirzoi*. Esta consideración es apoyada por los resultados del estudio de Dirzo *et al.* (1992). En dicho estudio se encontró que *C. dirzoi* sólo habitaba en claros jóvenes (de entre 0.5 y dos años de formación) independientemente de su tamaño. En cambio *C. scaber* sólo se

encontraba en claros medianos jóvenes, y en claros de edad intermedia (entre tres y cuatro años) de todos los tamaños. En estos claros los autores analizaron la disponibilidad lumínica utilizando el mismo método empleado en este estudio (fotografías hemisféricas), encontrando que ésta aumentaba conforme aumentaba el tamaño del claro y disminuía conforme aumentaba la edad del claro. Dicho estudio sugiere que la disponibilidad de luz puede ser un factor relevante para explicar los patrones de distribución espacial de estas dos especies (*C. dirzoi* en sitios más iluminados que *C. scaber*). En este sentido sería interesante evaluar el desempeño de ambas especies (p. ej. tasa de crecimiento, producción de defensas, reproducción, etc.), en distintas etapas de desarrollo, y en claros de distintas edades y tamaños; es decir, bajo distintas condiciones lumínicas.

Crecimiento

Los resultados de la tasa de crecimiento medida como el incremento en la altura promedio de los individuos de cada especie indicaron que los individuos de *C. dirzoi* presentan un crecimiento menor a los de *C. scaber*. En el caso de *C. dirzoi* encontré una tasa de crecimiento ligeramente negativa; es decir, los individuos perdieron tallos y aquellos que los reemplazaron no alcanzaron la altura promedio de los tallos perdidos. Estas diferencias fueron en el sentido opuesto al que esperaba, y por las razones expuestas en la sección anterior no parecen estar correlacionados con la disponibilidad lumínica. Es posible que la combinación de otros factores, entre los que no se descarta la disponibilidad lumínica, influya en las tasas de crecimiento de cada especie (Bazzaz 1987, Chapin 1991).

Otras razones por las que podrían alterarse las tasas de crecimiento están asociadas a factores extrínsecos independientes de la disponibilidad de recursos, como por ejemplo la competencia o la herbivoría. Las plantas al experimentar altos niveles de herbivoría pierden grandes cantidades de carbono (*i.e.* área fotosintética) y por lo tanto pueden reducir su capacidad para crecer (Chapin *et al.* 1987), aunque muchas tienen la capacidad para compensar el daño (Strauss y Agrawal 1999).

Mis resultados sugieren que *C. dirzoi* toleró el daño, a través del crecimiento compensatorio (Rosental y Kotanen 1994, Strauss y Agrawal 1999, R. Dirzo, com. pers.). Aún con los altos niveles de daño que experimentaron las plantas y las pérdidas importantes de recursos que esto representa, el crecimiento final en altura fue sólo de 3.5% menor que el inicial (estadísticamente indistinguible). Sin duda, el potencial de crecimiento vegetativo compensatorio observado en estas especies es un aspecto que merece estudios subsecuentes.

Aunque los contrastes entre especies sugieren que *C. dirzoi* presentó tasas de crecimiento relativamente “bajas” mientras que para *C. scaber* las tasas fueron “altas”, no existen elementos suficientes para establecer que esto es un hecho ya que estas especies son clonales y pueden tener crecimiento vegetativo, por ejemplo en las raíces, que no haya sido detectable y que la compensación se haya manifestado en ese sentido. Por otra parte, el hecho de haber estimado la tasa de crecimiento de ambas especies únicamente después de 13 meses y no periódicamente durante ese tiempo pudo haber subestimado el crecimiento. Si parte del hábito de crecimiento de *C. dirzoi* es renovar sus tallos constantemente, su “productividad” sería tan o más alta que la de *C. scaber*.

Es posible que la edad de los individuos de *C. dirzoi* sea una de las causas de las tasas de crecimiento observadas. Generalmente cuando una planta se encuentra en una etapa de vida avanzada su esfuerzo de reproducción tanto vegetativa como sexual decaen. Los individuos de *C. dirzoi* analizados tienen hasta el momento aproximadamente 10 años de vida reproductiva (R. Dirzo, com. pers), y aunque ignoro si esto representa un lapso relativo largo o corto para la especie, si el esfuerzo reproductivo (vegetal y sexual) que han hecho a lo largo de su vida ha sido grande, es posible que las plantas de estudio ya no asignen muchos recursos a estas funciones (D. Ackerly, com. pers.).

En resumen, las tasas de crecimiento observadas en *C. dirzoi* y *C. scaber* pudieron estar influidas entre otras cosas por variaciones en los factores microambientales de los sitios donde habita cada especie y también variaciones en las condiciones ambientales (temperatura, disponibilidad de agua, humedad relativa del suelo, etc.) que se

presentaron en ese año en particular. También es posible que las tasas de crecimiento en estas especies se hayan subestimado con la metodología empleada dado que las medí únicamente en una ocasión a lo largo de 13 meses. Para determinar de forma detallada las tasas de crecimiento de cada especie sería necesario poner a crecer ambas especies bajo condiciones similares, tanto de alta como de baja disponibilidad de recursos. Además, es crítico analizar, para especies perennes, los efectos de los factores ambientales a largo plazo (Dirzo *et al.* 2003).

Niveles de herbivoría

Las tres estimaciones realizadas para caracterizar los niveles de herbivoría (porcentaje de hojas dañadas por planta, estimación puntual de daño en hojas y tasas de herbivoría) indicaron consistentemente que *C. dirzoi* es la especie que presenta más daño foliar. Los métodos que utilicé para realizar estas estimaciones son complementarios y cada uno presenta algunas ventajas y desventajas.

En la comparación de la tasa de herbivoría entre especies (el método más confiable), las diferencias fueron más marcadas que con los otros métodos (un consumo de un orden de magnitud mayor en *C. dirzoi*). Las tasas promedio de herbivoría en hojas jóvenes fueron de 0.007 y 0.0008% por día (*C. dirzoi* y *C. scaber*, respectivamente). Estos valores resultan sumamente bajos en comparación con la tasa promedio de herbivoría que reporta Coley y Barone (1996) para las hojas jóvenes de plantas demandantes de luz (0.65% por día). Los promedios reportados en esa revisión corresponden en su mayoría a especies leñosas; es posible que las tasas de herbivoría en plantas herbáceas de las selvas húmedas sean distintas, aunque no existe un estudio a nivel comunitario que permita hacer esta comparación (R. Dirzo, com. pers.).

Los contrastes observados en los niveles de herbivoría pueden estar asociados a diferencias en el valor nutritivo del tejido, en el contenido de metabolitos secundarios, y/o en la presencia de barreras físicas. Aunque no realicé ninguna estimación de los contenidos nutrimentales del follaje, la diferencia en la concentración de los metabolitos secundarios que medí (fenoles y taninos condensados) concuerda con los contrastes

observados en los niveles de herbivoría. Por otra parte, la presencia notable de tricomas en las hojas de *C. dirzoi* no parece tener una función defensiva. Algunos estudios han demostrado que los tricomas tienen un papel defensivo importante, pero en otros no se ha encontrado un efecto distinguible y, aún en otros, se ha observado una relación positiva con la herbivoría (Coley y Barone 1996, R. Dirzo com. pers.). Es posible que en este caso la presencia de tricomas esté relacionada con otras funciones ecofisiológicas como evitar la pérdida excesiva de humedad (Dirzo 1984).

Finalmente, vale la pena no perder de vista la posibilidad de que la gran magnitud de la herbivoría observada en *C. dirzoi*, en contrastante con *C. scaber*, sea responsable junto con otros factores como por ejemplo la variación en la disponibilidad de nutrientes en el suelo, del pobre crecimiento (probablemente compensatorio) desplegado por esa especie. De nuevo resulta interesante conocer el grado de tolerancia que puede expresar cada especie bajo condiciones estresantes.

Relación entre el tamaño de las plantas y los niveles de daño

En cuanto a la relación entre el tamaño de las plantas y su nivel de daño los resultados indicaron que en ambas especies se correlacionan negativamente con al menos alguno de los estimadores de tamaño utilizados en este estudio. En el caso de *C. dirzoi* encontré una relación negativa de la altura promedio de la planta con el nivel promedio de daño. Para *C. scaber* tanto el número de tallos como la longitud acumulada de los mismos se relacionaron negativamente con los niveles de daño promedio.

Es posible plantear una serie de alternativas para explicar estos resultados. Una de ellas podría estar relacionada con la Hipótesis de la Siciencia propuesta por Janzen en 1971 (Crawley 1997a). Podría esperarse que las plantas más grandes, al presentar una oferta de follaje mucho mayor, tuvieran la posibilidad de saciar a la población de herbívoros, permitiendo por tanto el escape al ataque de una proporción importante de hojas. Las plantas pequeñas, al tener una oferta de follaje más reducida, tenderían a presentar una mayor proporción de hojas con signos de ataque por herbívoros. Como se

puede observar, esta hipótesis descansa en el supuesto de que el tamaño poblacional de los herbívoros de *Costus* no es directamente proporcional a la disponibilidad de follaje.

Una segunda posibilidad parte del supuesto de que los enemigos naturales de los herbívoros controlan su tamaño poblacional por lo que, a pesar de que los herbívoros tuvieran una preferencia por las plantas grandes, sus enemigos naturales podrían localizarlos más fácilmente en éstas y por lo tanto darles menos oportunidad de que consumieran su follaje. En este caso los herbívoros tendrían menos riesgo de ser atacados por sus depredadores en las plantas chicas por lo que el daño acumulado en éstas sería mayor.

Una tercera alternativa es que para las plantas pequeñas puede ser más costoso que para las plantas grandes el perder hojas. En el caso de las plantas pequeñas la pérdida de unas cuantas hojas puede tener un alto costo relativo en términos de reducción de área foliar. En este sentido es posible que las plantas grandes recambien hojas y/o tallos de manera comparativamente más rápida que las pequeñas. Se sabe que las hojas de las especies pioneras reciben aproximadamente el 47% del daño que recibirán a lo largo de su vida en el periodo de expansión que es de 1 a 3 semanas (Coley y Barone 1996). Si esto se aplica a las hojas de las dos especies de *Costus*, probablemente el daño que observé en las hojas de las plantas pequeñas fue el daño producido en sus primeras etapas de vida, más el daño acumulado durante el resto del tiempo que han vivido. El tiempo de exposición en estas hojas ha sido comparativamente mayor que el de las plantas grandes en donde es posible que el daño observado corresponda al de las primeras etapas de vida de las hojas más otro porcentaje no mayor al acumulado en las hojas de las plantas pequeñas dado que éstas tienen una tasa de recambio menor.

Metabolitos secundarios

Se sabe que los fenoles y en particular los taninos condensados están ampliamente distribuidos en la mayoría de las plantas y que su efectividad como compuestos defensivos es alta (Bazzaz *et al.* 1987, Harbone 1997). En este estudio encontré una mayor concentración de fenoles y taninos condensados en los individuos de *C. scaber* que en los

de *C. dirzoi*. Esto se correlacionó negativamente con los niveles de herbivoría observados en ambas especies, pero no con la disponibilidad lumínica como se esperaría según la Hipótesis de Disponibilidad de Recursos (Coley *et al.* 1985). Además, la especie menos defendida (*C. dirzoi*) tuvo una ligera reducción en el crecimiento (altura), mientras que la especie más defendida (*C. scaber*) tuvo un crecimiento mayor.

Estos resultados no necesariamente implican que existan compromisos entre crecimiento y defensa de estas especies. En algunas especies se ha encontrado que el crecimiento y la defensa pueden llevarse a cabo simultáneamente (Briggs y Schultz 1990, Simens *et al.* 2002). Según Herms y Mattson (1992) las plantas pueden crecer y defenderse sin que esto represente un compromiso, debido a la doble función que poseen algunos metabolitos secundarios en la defensa contra herbívoros y en las interacciones alelopáticas entre las plantas. Por otro lado se ha demostrado que, por ejemplo, altos niveles de metabolitos secundarios inhibidores de proteinasas pueden tener funciones defensivas pero también de almacenamiento de proteínas y por lo tanto tener un papel importante tanto en los mecanismos de tolerancia (expresada como crecimiento compensatorio), como en la resistencia (defensas anti-herbívoro) (Strauss y Agrawal 1999). Lo anterior sugiere que las plantas que crecen en sitios con una buena cantidad de recursos podrían ser altamente tolerantes y resistentes al mismo tiempo, lo que indicaría que no necesariamente existiría una correlación negativa entre estas dos estrategias (Crawley 1997a).

Dado que no evalué el crecimiento y la producción de defensas en las mismas plantas, no es posible asegurar la existencia de conflictos en *C. dirzoi* y *C. scaber* en la asignación de recursos a estas funciones, y si estén relacionados con la disponibilidad de recursos, en caso de existir. Para determinar inequívocamente la presencia de conflictos entre el crecimiento y la defensa, sería necesario implementar experimentos en donde se pusieran a crecer ambas especies tanto en ambientes ricos y pobres en recursos, y correlacionar estas variables.

Por otra parte, evaluar el efecto que la variación natural en atributos como la concentración de fenoles y taninos condensados tiene sobre los niveles de herbivoría,

permitiría explorar en mayor detalle el rol defensivo de estos compuestos. Un análisis fino podría realizarse a través de un enfoque experimental donde se extrajeran y purificaran los taninos condensados y otros tipos de fenoles presentes en estas plantas. Una vez obtenidos los extractos, estos se podrían adicionar en concentraciones conocidas a algún tipo de follaje característico por su alta aceptabilidad para herbívoros generalistas. La efectividad de los fenoles y taninos se podría determinar midiendo la cantidad de follaje consumido por los herbívoros y su desempeño en función de las concentraciones de estos metabolitos en las hojas.

La Hipótesis de Disponibilidad de Recursos como un marco conceptual para explicar las diferencias en la herbivoría entre *C. dirzoi* y *C. scaber*

La HDR establece que el tipo y cantidad de defensas químicas están determinadas por la disponibilidad de recursos en un ambiente particular y por las tasas intrínsecas de crecimiento de las plantas. Estos dos factores han moldeado a lo largo de la historia evolutiva de las plantas las características defensivas que definen la interacción con sus herbívoros (Coley *et al.* 1985).

Los supuestos y predicciones de la HDR, y los resultados de este estudio se reportan en la siguiente Tabla.

Variable	Predicciones		Resultados	
	<i>C. dirzoi</i>	<i>C. scaber</i>	<i>C. dirzoi</i>	<i>C. scaber</i>
Disponibilidad de luz	+	-	=	=
Tasa de crecimiento	+	-	- ?	+ ?
Herbivoría	+	-	+	-
Defensas químicas	-	+	-	+

El primer elemento que resalta en los resultados es que los niveles de daño son sumamente contrastantes entre dos especies con historias evolutivas muy parecidas. Aunque es cierto que la variación temporal y espacial en el daño es común (Dirzo 1984, Marquis 1992, Coley y Barone 1996) y que estos resultados podrían modificarse en otros

años, el patrón que encontré en los niveles de herbivoría en *C. dirzoi* y *C. scaber* fue robusto y consistente los dos años siguientes a los que realicé las estimaciones de herbivoría (L. Sevillano, obs. pers.).

Adicionalmente los patrones de daño se correlacionaron de manera negativa con la producción de fenoles y taninos condensados. Las plantas de *C. dirzoi* presentaron concentraciones de metabolitos secundarios relativamente bajas y los niveles de daño fueron altos y en el caso de *C. scaber* los niveles de herbivoría se correlacionan negativamente con las concentraciones de metabolitos secundarios. Estos resultados apoyan las predicciones de la HDR; sin embargo, en los otros componentes los resultados en primera instancia no coinciden con las predicciones de esta hipótesis.

Como discuto anteriormente, aunque no detecté diferencias en la disponibilidad lumínica de los sitios donde habitan las especies, es probable que ésta difiera entre especies en el sentido esperado durante las etapas “críticas” de las plantas, es decir su establecimiento y crecimiento, pero no durante su vida adulta. Por otra parte, las tasas de crecimiento de las plantas difirieron en el sentido opuesto: los individuos de *C. dirzoi*, que produjeron relativamente pocas defensas, presentaron una tasa de crecimiento baja; los individuos de *C. scaber* produjeron muchas defensas y su tasa de crecimiento fue alta. No obstante, aún falta descartar que el potencial de crecimiento vegetativo aéreo (tallos y hojas) de *C. dirzoi*, en ausencia en particular de los niveles altos de herbivoría que observé en algunos individuos, sea considerable/mayor. Un análisis del crecimiento con herbivoría controlada arrojaría luz en este sentido.

Partiendo de las consideraciones discutidas anteriormente acerca de la disponibilidad lumínica y el crecimiento no es posible descartar que la HDR pueda explicar las diferencias tan marcadas que observé en los niveles de daño y en la producción de metabolitos secundarios. Sería necesario evaluar de manera más detallada tanto los requerimientos lumínicos u otros factores que limitan las respuestas, así como las tasas de crecimiento de cada especie, incluyendo un análisis en ausencia de herbivoría para poder llegar a una conclusión definitiva.

Por otra parte es importante considerar que la HDR fue planteada para comparar especies con tasas intrínsecas de crecimiento distintas y con requerimientos ambientales también muy distintos. Esta hipótesis ha sido puesta a prueba comúnmente en especies leñosas demandantes de luz y tolerantes a la sombra en selvas húmedas, que contrastan marcadamente en sus requerimientos lumínicos. Además también contrasta el arrastre filogenético de las especies. En este estudio se controla la variación en las respuestas a la herbivoría que pudieran estar asociadas a las diferencias en la historia evolutiva de las plantas. Sin embargo, las preferencias lumínicas de ambas especies pueden no ser suficientemente contrastantes como para encontrar diferencias significativas en sus historias de vida. De hecho es posible que si arregláramos a varias especies de la selva que coexisten con *Costus* según sus requerimientos ecofisiológicos, en un gradiente lumínico que fuera de menos (tolerantes a la sombra) a más (demandantes de luz), ambas especies estarían relativamente cercanas al extremo derecho del gradiente (demandantes de luz), aunque es posible que *C. dirzoi* se acercara más a ese extremo que *C. scaber*. En este sentido, a pesar de la clara divergencia que *C. dirzoi* y *C. scaber* han tenido en ciertos caracteres como por ejemplo las estructuras reproductivas, posiblemente los requerimientos lumínicos (y las tasas de crecimiento) no sean tan distintos dentro de todo el gradiente, pero sí a un nivel más detallado.

EFECTOS DE LA HERBIVORIA EN LA ADECUACIÓN FEMENINA Y MASCULINA

Los resultados de este estudio señalan que los efectos directos e indirectos de la herbivoría son complejos y que pueden ser muy distintos en especies que poseen caracteres florales distintos, aún cuando estén relacionadas filogenéticamente.

En *C. dirzoi* la herbivoría no tuvo efectos sobre dos caracteres asociados a la adecuación femenina (producción de frutos y semillas), y tampoco en algunos caracteres asociados a la adecuación masculina (no. de inflorescencias, tamaño de flores), aunque encontré efectos “positivos” sobre otros caracteres (néctar y no. de visitas). En *C. scaber* la herbivoría tuvo efectos negativos sobre algunos componentes de la adecuación

femenina (no. de inflorescencias) pero no en otros (tamaño de flores, producción de frutos y semillas), y no detecté efectos sobre los caracteres asociados a la adecuación masculina.

Efectos sobre caracteres florales de atracción

Los resultados del efecto de la herbivoría sobre la probabilidad de producir inflorescencias en *C. dirzoi* indicaron que las plantas no parecen estar influidas por los niveles de daño que presentaron. La mayoría de los estudios reseñados en la Tabla 1 que han evaluado los efectos de la herbivoría sobre la producción de flores o inflorescencias reportan un efecto negativo (p. ej. Frazee y Marquis 1994, Quesada *et al.* 1995, Juenger y Bergelson 1997, Mariano 2001, invernadero), y por otro lado existe un estudio que reporta efectos positivos en la producción de flores después del daño por herbívoros en *Ipomopsis aggregata* (Gronemeyer *et al.* 1997); este caso en particular es bien conocido porque demuestra que la herbivoría puede tener efectos positivos sobre la adecuación de las plantas. Sin embargo, otros estudios reportan que no existen efectos significativos, como en el caso de este estudio.

El principal argumento para explicar que la herbivoría no afecta significativamente la producción de flores es que las plantas pueden compensar el daño. El daño al inicio de la temporada reproductiva puede reducir los recursos para producir flores y una estrategia para contrarrestar este efecto es que, conforme avanza la temporada reproductiva, las plantas recuperen los recursos para producir la misma cantidad de flores que las plantas que no han sufrido ataque por herbívoros (Karban y Strauss 1993, Strauss *et al.* 1996). En el caso de *C. dirzoi* generalmente se produce una sola inflorescencia por cada periodo reproductivo por lo que la compensación, si existiera, podría detectarse hasta el siguiente periodo reproductivo expresándose a través de la producción de una inflorescencia más grande, con más flores o bien con flores de alta calidad (alta producción de recompensas para atraer a sus visitantes). Esto aumentaría la cantidad de óvulos por planta (Allison 1990a), y el traslado de polen (Strauss *et al.* 1996).

A pesar de que mis resultados sugieren que no existen efectos de la herbivoría en la producción de inflorescencias, llama la atención que únicamente el 17% de los individuos de *C. dirzoi* se reprodujeron durante el año en el que realicé este estudio (12 de 70 individuos).

La condición clonal de esta especie sugiere que probablemente en ese año la fracción reclutada vía vegetativa (p. ej. expansión de raíces), sea más importante que por la vía sexual. Aunado a esto, como se ha discutido en las secciones anteriores, es posible que los individuos de esta población se encuentren en una etapa de vida avanzada y que su esfuerzo reproductivo esté decreciendo. Una explicación alternativa y no excluyente de la anterior es que los niveles de herbivoría que recibieron las plantas fueron muy altos, lo cual pudo limitar los recursos para producir inflorescencias. Sin embargo, la variación en los niveles de herbivoría promedio en las plantas que produjeron inflorescencias fue muy amplia (5 a 53% de daño). Esta variación sugiere que otros factores, además de la herbivoría, pudieron restringir la reproducción, como por ejemplo la limitación en algunos recursos indispensables para producir inflorescencias y una alta competencia entre plantas para obtener dichos recursos. Cuando las condiciones ambientales en las que habita una planta son estresantes y existe además estrés provocado por la herbivoría foliar, la reproducción femenina puede en el extremo suprimirse (Mariano 2001). Es probable que esto haya sucedido en *C. dirzoi* dado que parece haber limitación de recursos que, como consecuencia, no sólo limitó la reproducción sino también el crecimiento.

En *C. scaber* los resultados apoyan a la mayoría de los estudios que han evaluado este aspecto, ya que indican que la herbivoría afectó negativamente la adecuación femenina a través de la reducción en la producción de inflorescencias. La reducción en el número de inflorescencias también representa un efecto negativo para la adecuación masculina dado que la producción total de polen por planta disminuye al reducirse la cantidad de inflorescencias y flores producidas (Mutikainen y Delph 1996, ver Fig. 1).

El tamaño de las flores de los individuos de *C. dirzoi* (largo, ancho y apertura de la corola) no varió con relación a los niveles de daño de las plantas. En *C. scaber* tampoco

encontré un efecto significativo de la herbivoría en el ancho y el largo de las flores. Es necesario considerar que el tamaño de muestra (el número de flores medidas), en particular en el caso de *C. dirzoi* es sumamente reducido; solamente doce plantas produjeron flores y para obtener un valor para cada planta medí únicamente de una a cinco flores por individuo. La escasez en el número de inflorescencias podría no ser una condición excepcional en esta especie que también se propaga vegetativamente.

Caracteres florales de recompensa

La relación positiva entre la concentración de néctar y los niveles de daño en las plantas de *C. dirzoi* es sorprendente, más aún porque también existe una relación positiva entre los niveles de daño y el número de visitas que las plantas recibieron. Muy pocos estudios han evaluado los efectos de la herbivoría sobre la producción de néctar y la mayoría no han encontrado una relación significativa entre estas variables (Aizen y Raffaele 1996, Lehtilä y Strauss 1997, 1999, pero ver Strauss *et al.* 1996). Sin embargo Mariano (2001) encontró en *Cucurbita sororia* un efecto negativo de la herbivoría sobre el volumen, la concentración y la cantidad de azúcares en el néctar. Por el contrario, en *Cucumis melo* que pertenece a la misma familia que *C. sororia*, se encontró que la herbivoría se relacionaba positivamente con la concentración de azúcar en el néctar (S. Strauss, com. pers.).

Antes de concluir que la herbivoría en *C. dirzoi* tiene efectos directos positivos sobre el néctar, es necesario hacer algunas consideraciones. En primer lugar debemos considerar que la producción de néctar (tanto la cantidad como la concentración de azúcares) varía ampliamente de manera natural entre flores de una misma planta, entre días e incluso entre distintas horas del día. (Crawley 1997b). Por lo anterior es posible que la variación observada en el volumen y particularmente en la concentración de néctar sea una variación natural en las plantas, que no necesariamente está asociada a los niveles de daño.

A pesar de que el modelo estadístico que utilicé para analizar estos datos indica que los niveles de herbivoría explican un alto porcentaje de la variación observada en la

concentración de azúcares en el néctar (47%), el tamaño de muestra es muy pequeño (nueve plantas) y únicamente pude estimar el volumen y la concentración de néctar en uno o máximo dos flores por individuo. Estos valores mostraron una gran variación incluso entre las flores de una misma planta medidas en días distintos. Cabe señalar que en estas plantas generalmente se produce únicamente una flor al día. En ninguna ocasión fue posible medir la producción de néctar en dos flores de la misma planta en un día. Es crítico descartar estos efectos del muestreo antes de llegar a conclusiones.

Una alternativa que explicaría el patrón observado, es analizar la historia natural de este sistema. Las flores de *C. dirzoi* están arregladas en inflorescencias, las cuales están formadas por brácteas y cada bráctea presenta nectarios extraflorales. En algunas especies de *Costus* se ha demostrado que estos nectarios atraen a hormigas que defienden a las inflorescencias incrementando así el seed-set (Schemske 1980, 1982). Por otra parte un estudio reciente demostró que el volumen y la concentración de néctar extrafloral puede incrementar después de que las plantas son atacadas por herbívoros; esto incrementa la efectividad de la defensa por parte de hormigas (Wäckers *et al.* 2001). Los autores sugieren que este fenómeno puede ser común en las plantas que presentan nectarios extraflorales. Si este fuera el caso en *C. dirzoi*, y si además la producción de néctar floral y extrafloral se encuentra en una zona cercana físicamente de tal forma que sea factible que se mezclen, el incremento detectado en la concentración de azúcares en el néctar podría ser consecuencia de la herbivoría en flores (florivoría).

Por su parte, *C. scaber* no mostró ninguna tendencia en el volumen o concentración del néctar en relación a los niveles de daño. Se ha argumentado que los efectos de la herbivoría sobre el néctar pueden estar estrechamente relacionados con el costo asociado a su producción. Aunque algunos autores han sugerido que la producción de néctar es costosa (Pyke 1991), otros argumentan que estos costos son más bien excepciones a la regla, en particular el néctar de flores polinizadas por abejas (Harder y Barrett 1992). Si el néctar fuera "barato", entonces el costo energético que experimentan las plantas después del daño foliar no comprometería la producción de néctar. Por otro lado se ha sugerido que el néctar puede producirse utilizando la energía

captada por las estructuras fotosintéticas en las flores (Bazzaz *et al.* 1979). También se ha argumentado que el momento en el que se lleva a cabo el daño en las plantas determina la asignación de recursos hacia los distintos caracteres y recompensas florales incluyendo al néctar; en este caso es imposible determinar el momento en el que se llevó a cabo el daño. Los niveles de daño en las plantas los determiné tres meses antes de que iniciara la temporada reproductiva de *C. scaber* y las plantas se asperjaron con insecticida durante estos meses a fin de evitar el daño por herbívoros durante ese periodo. En este sentido es posible que los efectos potenciales de daño sobre la producción de néctar y sobre el resto de los caracteres florales evaluados se hayan diluido.

Efectos indirectos sobre polinizadores

Algunos estudios que han analizado los efectos indirectos de la herbivoría sobre los polinizadores a través de los caracteres florales de atracción y recompensa han encontrado resultados negativos (Karban y Strauss 1993, Strauss *et al.* 1996, Lehtilä y Strauss 1997, Mothershead y Marquis, 2000, Hambäck 2001, Mariano 2001, Sánchez 2002), pero otros no han encontrado efectos significativos (Aizen y Raffaele 1996, Gronemeyer *et al.* 1997, Lehtilä y Strauss 1997, Strauss *et al.* 2001). Ninguno de los estudios reportados en la Tabla 1 indican que existen efectos positivos de la herbivoría sobre los polinizadores a través de los caracteres florales. Los resultados de mi estudio señalan que la concentración de azúcares en el néctar está correlacionada positivamente con los niveles de daño en *C. dirzoi* y por su parte la visita de los polinizadores también presentó una relación positiva con los niveles de daño por planta. Además este análisis mostró que las abejas no parecen visitar a las flores en función del tamaño del “parque de flores” (es decir, el número de plantas alrededor de la focal que tenían flores). Este resultado no apoya lo que se ha establecido acerca de que los polinizadores se concentran en parches de flores con suficiente néctar para obtener más recursos, sin que sean capaces de distinguir diferencias dentro de las flores de un mismo parche. Este comportamiento se presenta si los polinizadores (como los abejorros) pueden decidir

visitar o no una flor dependiendo de la calidad del néctar que encontraron en la flor anterior (Aizen y Raffaele 1996).

Aunque los resultados sugieren que existen efectos positivos de la herbivoría sobre los polinizadores y la concentración del néctar, es difícil establecer si este mecanismo se explica a través de un efecto indirecto de la herbivoría. Dada la fragilidad de las flores, fue imposible medir para una misma flor las características del néctar y la respuesta de los polinizadores a esas características específicas. Por lo anterior, bajo mi punto de vista no es posible discernir inequívocamente si la herbivoría tiene efectos indirectos positivos en las plantas de *C. dirzoi*.

Es posible que el número de visitas que observé con relación al daño refleje únicamente el número de “probadas” que las abejas hicieron a las flores y esto no necesariamente indica la efectividad de las abejas para coleccionar y trasladar polen de una flor a otra (S. Strauss, com. pers.). Aún así, las abejas suelen ser atraídas por alguna característica externa o visible en las flores que les indique que es posible encontrar recompensas; por lo tanto para acercarse incluso únicamente a probar las flores es posible que haya habido algún indicador externo. Resulta difícil discernir si la atracción de las abejas fue consecuencia de la variación en el tamaño de las flores (p. ej. de la apertura de la corola, o de algún compuesto volátil) o de la producción de néctar.

En *C. scaber* no encontré relación entre el volumen o la concentración de néctar y los niveles de daño de las plantas. Sin embargo en este caso el análisis indicó que el número de inflorescencias por planta y el tamaño del parche (número de plantas vecinas con inflorescencias) tuvieron un efecto significativo en la tasa de visita de los colibríes. Al contrario de las abejas en *C. dirzoi*, los colibríes si parecen responder a la cantidad de recursos concentrados en un parche. Esto era predecible ya que el gasto energético que implica el traslado de un parche a otro para los colibríes es muy grande. Aunque los resultados indican que no existen efectos indirectos de la herbivoría sobre los colibríes a través del néctar, es posible que la disposición espacial de las plantas utilizadas en este estudio haya diluido el efecto de la herbivoría, dada la variación microambiental de los diferentes sitios en donde se encontraban las plantas.

Efectos sobre la adecuación masculina y femenina

En este estudio no detecté efectos de la herbivoría sobre la adecuación femenina, en términos del número de frutos y semillas, en ninguna de las dos especies de *Costus*. Comúnmente los estudios que evalúan los efectos de la herbivoría los han hecho a través del número de frutos y semillas (adecuación femenina). Los resultados han sido diversos y aunque la tendencia es que exista un efecto negativo, éstos varían enormemente, mostrando efectos negativos, neutros y positivos (Belsky 1986, Whitham *et al.* 1991, Bigger y Marvier 1998). Los estudios reportados en la Tabla 1 reflejan tal variación, aunque muchos de ellos no evalúan la adecuación por vía femenina en términos de la producción de frutos y semillas.

En *C. dirzoi* los efectos de la herbivoría sobre la producción de frutos y semillas no pudo evaluarse dado que el tamaño de muestra era muy reducido. Sin embargo es posible analizar lo sucedido para esta especie. A pesar de que los resultados indican que la herbivoría no influyó en la probabilidad de que los individuos de *C. dirzoi* produjeran inflorescencias es posible que, en aquellas que si las produjeron, exista un efecto negativo de la herbivoría sobre la maduración de frutos y semillas. Únicamente cuatro de las doce plantas que produjeron inflorescencias ese año lograron madurar para convertirse en infrutescencias. La variación de daño en estas plantas fue de 1 a 19%, y la planta que presentó el nivel más alto de daño (19%) produjo la menor cantidad de frutos en comparación a las otras tres. En el caso de las semillas los valores son muy similares para todas. Esta información sugiere que los recursos necesarios para la maduración de frutos y semillas pueden alterarse como consecuencia del daño (Allison 1990a). Otros autores, por el contrario, han sugerido que, dado que la maduración de frutos es el último evento de la época reproductiva de una planta, durante este periodo es posible que las plantas ya puedan compensar los efectos del daño, pero al principio de la temporada la capacidad de compensación sea menor y por lo tanto los caracteres florales son más afectados por herbivoría (Lehtilä y Strauss 1999).

En el caso de *C. scaber* el análisis estadístico no mostró efectos de la herbivoría sobre la adecuación femenina. El hecho de no haber encontrado una relación entre la

herbivoría y la producción de frutos y semillas puede deberse a que las plantas fueron capaces de compensar el daño por herbívoros, a pesar de haber sufrido un efecto negativo en el número de inflorescencias que produjeron. De hecho es posible que los recursos que originalmente se iban a destinar a la formación de más inflorescencias, flores y recompensas florales dentro de una planta, no fueron suficientes para producirlas pero sí para producir frutos y semillas en las inflorescencias que lograron producir.

Resulta difícil determinar la importancia relativa de los caracteres florales para uno u otro componente de la adecuación y por tanto determinar cuál de estos componentes es más afectado por la herbivoría; la evidencia disponible muestra tendencias contrastantes. Algunos estudios muestran que la adecuación masculina se ve afectada negativamente por la herbivoría mientras que la femenina se mantiene constante, independientemente del daño (Allison 1990a, 1990b, Frazee y Marquis 1994, Lehtilä y Strauss 1997, 1999). Otros sin embargo muestran que la herbivoría tiene efectos negativos sobre la adecuación femenina, pero no existen efectos sobre la adecuación masculina (Quesada *et al.* 1995, Mariano 2001, Strauss 2001).

Si consideramos que el número de flores involucra ambos componentes de la adecuación (ver Bell 1985, pero también Johnson *et al.* 1995), en *C. dirzoi* la herbivoría no tuvo efectos sobre este carácter. Es probable que la reducción en la producción de frutos y semillas indique la existencia de efectos negativos sobre la adecuación vía femenina de las plantas, a pesar de que fue imposible detectarlos. Es necesario entonces corroborar esta especulación. Por su parte los resultados muestran un efecto *positivo* sobre la concentración de néctar y la visita de polinizadores, que son componentes de la función masculina de las plantas, aunque deben considerarse los argumentos antes discutidos para llegar a esta conclusión. Por lo anterior sugiero que la herbivoría tiene el potencial de afectar directa e indirectamente ambos componentes de la adecuación de *C. dirzoi*, pero desconozco si esto se da de la misma manera para ambos componentes.

Las plantas de *C. scaber* tampoco mostraron variación en las características de las flores ni en ninguno de los componentes de la adecuación masculina (néctar y visitas de

los polinizadores). Sin embargo hubo un efecto negativo sobre la producción de inflorescencias, que sugiere que para esta especie los efectos de la herbivoría muestran una tendencia negativa para el caso de los componentes de la adecuación femenina, mientras que no parece haber ninguna tendencia para la adecuación masculina.

Generalmente los estudios que han analizado los efectos de la herbivoría sobre la adecuación femenina y masculina de las plantas lo han hecho en plantas con niveles de daño conocido, hecho ya sea artificialmente o utilizando herbívoros, lo que puede generar una respuesta diferente de la planta (Mariano 2001). Además también se controla la zona en donde se lleva a cabo el daño y el momento en el que se realiza (p. ej. Strauss *et al.* 1996, Aizen y Raffaele 1998). Este tipo de controles experimentales son convenientes si el objetivo es conocer la variedad de respuestas que una planta tiene a distintos niveles de daño, incluso extremos (Mariano 2001). Por su parte, analizar las consecuencias del daño en plantas dañadas naturalmente tiene algunas ventajas y desventajas. Estos tipos de metodologías para evaluar los efectos de la herbivoría pueden generar respuestas distintas en las plantas y por lo tanto en su adecuación. Por ejemplo, la herbivoría artificial y la natural evocan distintas respuestas de las plantas (en términos de la inducción de metabolitos secundarios), en la adecuación (Agrawal 1998).

El daño natural, por definición, no es asignado al azar ya que los herbívoros tienen la capacidad de elegir plantas (Strauss 1988). Por su parte las plantas con daño natural pueden tener, por diversas razones, zonas en las que el daño se concentre más que en otras, y se ha demostrado que esto repercute en las respuestas de las plantas y en particular de los caracteres flores al daño dependiendo de la distancia entre las hojas dañadas y los meristemas florales (p. ej. Aizen y Raffaele 1998). Lo anterior indica que analizar los efectos de la herbivoría sobre un grupo de plantas con daño natural tiene asociada cierta variación ambiental que puede enmascarar los efectos de la herbivoría ya sea diluyéndolos o bien intensificándolos. Es posible entonces que la variación ambiental asociada a los individuos de *C. dirzoi* y *C. scaber* en los que analicé los efectos de la herbivoría sea responsable de un porcentaje considerable de las respuestas observadas en ambas especies. Por lo anterior sería de sumo interés evaluar los efectos

de la herbivoría controlando en la medida de lo posible la variación asociada a factores como por ejemplo la disponibilidad de recursos, o concentración del daño en algunas zonas de las plantas. No obstante, los estudios que analizan los efectos de la herbivoría en condiciones naturales permiten caracterizar y conocer las respuestas que las plantas tienen a la herbivoría bajo condiciones probablemente estresantes también en otros aspectos (*ie.* recursos, competencia, etc.).

Por último es indispensable considerar que los resultados de este estudio muestran la dinámica de la interacción herbívoro-planta-polinizador solamente a lo largo de un año. La variación espacio temporal de la abundancia de herbívoros y polinizadores que interactúan con *C. dirzoi* y *C. scaber*, además del hecho de que sean perennes, hace evidente la necesidad de registrar no sólo un periodo reproductivo de las plantas para determinar la magnitud de los efectos directos e indirectos de la herbivoría.

La implementación de experimentos a largo plazo en los que se controlaran, entre otros factores, los niveles de daño y la cantidad de nutrientes indispensables para que las plantas tengan un buen desempeño, permitiría determinar de manera clara la magnitud de estos efectos directos e indirectos de la herbivoría sobre los caracteres florales, los polinizadores, y la adecuación femenina y masculina de las plantas (Karban y Strauss 1993).

Existe aún una gran cantidad de mecanismos hasta el momento poco investigados que moldean las características ecológicas y evolutivas de las plantas, en los que tanto los herbívoros como los polinizadores están involucrados. El interés por determinar los efectos potenciales de los herbívoros en la evolución planta-polinizador está creciendo paulatinamente y todavía es un campo de investigación muy fértil. De la misma manera algunos autores recientemente han tratado de evaluar si, en el otro sentido, los polinizadores también pudieran tener efectos sobre la evolución de la interacción planta-herbívoro. En particular ha surgido el interés por determinar en qué grado la evolución de mecanismos defensivos en los tejidos de las hojas y flores de las plantas pueden estar restringidos, en los casos en que fueran antagónicos con las preferencias de los polinizadores.

LITERATURA CITADA

- Agrawal, A. 1998.** Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science* 279: 2100-2112.
- Aizen, M. A. y E. Raffaele. 1996.** Nectar production and pollination in *Alstroemeria aurea*: responses to level and pattern of flowering shoot defoliation. *Oikos* 76: 312-322.
- Aizen, M. y E. Raffaele. 1998.** Flowering-shoot defoliation affects pollen grain size and postpollination pollen performance in *Alstroemeria aurea*. *Ecology* 79: 2133-2142.
- Allison, T. D. 1990a.** The influence of deer browsing on the reproductive biology of Canada yew (*Taxus canadensis* marsh). I. Direct effect on pollen, ovule, and seed production. *Oecologia*: 83: 523-529.
- Allison, T. D. 1990b.** The influence of deer browsing on the reproductive biology of Canada yew (*Taxus canadensis* marsh). II. Pollen limitation: an indirect effect. *Oecologia*: 83: 530-534.
- Armbruster, W. S. 1997.** Exaptations link evolution of plant-herbivore and plant-pollinator interactions: a phylogenetic inquiry. *Ecology* 78: 1661-1672.
- Bawa, K, S. 1990.** Plant-pollinator interactions in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.
- Bazzaz, F. A., N. R. Chiariello, P. D. Coley y L. F. Pitelka. 1987.** Allocating Resources to reproduction and defense. *BioScience* 37: 58-67.
- Becerra, J.X.** Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science* 276: 253-256.
- Bell, G. 1985.** On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 224: 223-265.
- Bell, G., L. Lefebvre, L-A. Giraldeau y D. Weary. 1984.** Partial preference of insects for male flowers of an annual herb. *Oecologia* 64: 287- 294.
- Belsky, A.J. 1986.** Does herbivory benefit plants? A review of evidence. *American Naturalist* 127: 870-892.

- Bigger, D. S. y M.A. Marvier. 1998.** How different would a world without herbivory be? A search for generality in ecology. *Intergrative Ecology* 1: 60-67.
- Briggs, M.A. y J.C. Schultz 1990.** Chemical defense production in *Lotus corniculatus* L. II. Trade-offs among growth, reproduction and defense. *Oecología* 83: 32-37.
- Boege, K. 1999.** Influencia de la heterogeneidad edáfica en la asignación de recursos y en la herbivoría de *Dialium guianense* (Caesalpinaceae): Consecuencias ecológicas y evolutivas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. Pp. 71
- Bryant, J.P., F.S. Chapin y D.R. Klein. 1983.** Carbon nutrient balance of boreal plants in relation of vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.
- Buchmann S. L. y G. P. Nabhan 1996.** The forgotten pollinators. Island Press. Washington D. C., USA. Pp. 292.
- Burnett, W., S.B. Jones, y T.J. Mabry. 1978.** The role of sesquiterpene lactones in plant-animal coevolution. En: J.B. Harborne (Ed.). *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution*. Academic Press, London.
- Campbell, D. R. 1989.** Measurements of selection in a hermaphroditic plant: variation in male and female pollination success. *Evolution* 43: 318-334.
- Cariveau, D., R. E. Irwin, A.K. Brody, L. Sevillano, A. von der Ohe.** Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant floral traits. *Oikos*, en revisión.
- Carroll, C.R. y C.A. Hoffman. 1980.** Chemical feeding deterrent mobilized in response to insect herbivory and counteradaptation by *Epilachna tredecimnotata*. *Science* 209: 414-416.
- Coley, P.D. 1983.** Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology* 64: 426-433.
- Coley, P. D., J. P. Bryant y F.S. Chapin III. 1985.** Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Coley, P.D. y J.A. Barone 1996.** Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.

- Crawley, M. J. 1983.** Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. Studies in ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford. Pp. 290-331.
- Crawley, M. J. 1997a.** Plant-herbivore dynamics. En: Crawley M. J. (ed) Plant Ecology. Blackwell Science, Oxford. Pp. 401-475.
- Crawley, M. J. 1997b.** Sex. En: Crawley M. J. (Ed.) Plant Ecology. Blackwell Science, Oxford. Pp. 401-475.
- Chapin, F. S. 1991.** Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. En: Mooney, H.A., W.E. Winner e I.J. Pell (Eds). Response of plants to multiple stresses. Academic Press, New York. Pp. 67-89.
- Chapin, F.S., A.J. Bloom, C.B. Field y R.H. Waring. 1987.** Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience* 37: 49-57.
- Da Silva, B.P., R.R. Bernardo y J.P. Parente. 2000.** Flavonol glycosides from *Costus spicatus*. *Phytochemistry* 53: 87-92.
- Del Val, E. y R. Dirzo 2003.** Does ontogeny cause changes in the defensive strategies of the myrmecohyete *Cecropia peltata*? *Plant Ecology*. En prensa.
- Delph, L.F., M.H. Johannsson y A.G. Stephenson 1997.** How environmental factors affect pollen performance: ecological and evolutionary perspective. *Ecology* 78: 1632-1639.
- Dirzo, R. 1984.** Herbivory: a phytocentric overview. En: Dirzo, R. y Sarukhán, J. Perspectives on plant population ecology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. Pp. 141-165.
- Dirzo, R. 1987.** Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en Los Tuxtlas, Veracruz. *Revista de Biología Tropical*, 35 Suppl. 1: 119-131.
- Dirzo 1994.** Diversidad de Flora Mexicana. CEMEX. Pp. 191.
- Dirzo, R. y J. Harper. 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. y A. Miranda. 1991.** El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano. Contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16: 240-247.
- Dirzo, R. y M.C. García. 1992.** Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in Southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.
- Dirzo, R., C.C. Horvitz, H. Quevedo, M. A. López. 1992.** The effects of gap size and age on the understory herb community of a tropical mexican rain forest. *Journal of ecology* 80: 809-822.
- Dirzo, R y C.A. Domínguez. 1995.** Plant-herbivory interactions in mesoamerican tropical dry forest. En: Bullock, S., H. A. Mooney y E. Medina (Eds.) Seasonally dry tropical forest. Cambridge University Press, New York. Pp. 305-325.
- Dirzo, R., E. González y R.C. Vogt. 1997.** Introducción General. En: E. González, R. Dirzo y R.C. Vogt. (Eds.). 1997. Historia Natural de Los Tuxtlas. Pp. 3-6
- Dirzo, R., A. Whipple, H. Cobb, y T.C. Whitham. 2003.** Long-term effects of herbivory on male and female reproductive performance of pinyon pines. *Oecologia*, en revisión.
- Ehrlich, P. R. y P. H. Raven. 1964.** Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Faegri, K. y L. van der Pijil. 1979.** The principles of pollination ecology. 3rd Edition. Pergamon Press, New York.
- Feeney, P. 1976.** Plant apparency and chemical defense. *Recent advances in phytochemistry* 10:1-40.
- Frazer, J.E. y R.J. Marquis 1994.** Environmental contribution to floral trait variation in *Chamaecrisra fasciculata* (Fabaceae: Caesalpinioideae). *American Journal of Botany* 81: 206-215.
- Futuyma, D. G. y M. Slatkin. 1983.** Introduction. En: Futuyma, D. G. y M. Slatkin. 1983. Coevolution Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts. Pp. 1-13.

- García-Mendoza, A. y G. Ibarra Manríquez. 1991.** A new species of *Costus* (Costoideae, Zingiberaceae) from Veracruz, Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78: 1081-1084.
- Geber, M. A. 1985.** The relationship of plant size of self pollination in *Mertensia ciliata*. *Ecology* 66: 762-772.
- Gómez, M. 1999.** Costaceae. En: Bioclimatología de Flora de Veracruz. Fascículo 17. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz.
- Gómez, J.M. Y R. Zamora. 2002.** Disruption of pollinator-mediated selection by conflicting pressures can constrain specialization in pollination systems. Ecological Society of America, 87th Annual Meeting. Abstracts. Pp. 21.
- Gronemeyer, P. A., B. J. Dilger, J. L. Bouzat y K. N. Paige. 1997.** The effects of herbivory on paternal fitness in scarlet gilia: better moms also make better pops. *The American Naturalist* 150: 592-602.
- Habsah, M., M. Amran, M.M. Mackeen, N.H. Lajis, H. Kikuzaki, N. Nakatani, A.A. Rahman, Ghafar y M. Ali. 2000.** Screening of Zingiberaceae extracts for antimicrobial and antioxidant activities. *Journal of Ethnopharmacology* 72: 403-410.
- Hairston, N. G., F. E. Smith y L. B. Slobodkin. 1960.** Community structure, population control and competition. *The American Naturalist* 94: 421-425. Citado en: Herrera, C. M. y O. Pellmyr. Plant-Animal Interactions. Blackwell Science. Pp 77-106.
- Hambäck, P.A. 2001.** Direct and indirect effects of herbivory: feeding by spittlebugs affects pollinator visitation rates and seedset of *Rudbeckia hirta*. *Ecoscience* 8: 45-50.
- Hamilton, J.G., A.R. Zangerl, E.H. DeLucia y M.R. Berenbaum. 2000.** The carbon-nutrient hypothesis: its rise and fall. *Ecology Letters* 4: 86-95.
- Harbone, J.B. 1997.** Plant secondary metabolism. En: Crawley M. J. (Ed.) Plant Ecology. Blackwell Science, Oxford. Pp 132-155.
- Harder, L.D. y S.C.H. Barrett. 1992.** The energy cost of bee pollination for *Pontederia cordata* (Pontederiaceae). *Functional Ecology* 6: 226-233.
- Harper, J.L. 1977.** Population Biology of plants. Academic Press, New York. Pp. 892.

- Hartley, S.E. y C.G. Jones. 1997.** Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. En: Crawley, M. J. (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Science, Oxford. EU. Pp. 284-324.
- Hermes, D. A. y W. J. Mattson. 1992.** The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.
- Herrera, C., y Pellmyr, O. (Eds.) 2002.** Plant-Animal Interactions. An evolutionary approach. Blackwell Publishing. Pp. 313.
- Howe, H. F., y Smallwood, J. 1982.** Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Howe, H.F. y Westley, L.C. 1988.** Ecological Relationships of Plants and Animals. Oxford University Press Pp. 273.
- Howe, H.F. y Westley, L.C. 1997.** Ecology of pollination and seed dispersal. En: Crawley M. J. (ed) *Plant Ecology*. Blackwell Science, Oxford. Pp. 262-283.
- Ibarra-Manríquez, G. y R. Dirzo. 1990.** Plantas mirmecófilas arbóreas de la Estación de Biología "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 38: 79-82.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo, J. Nuñez-Farfan. 1997.** La vegetación. En: E. González, R. Dirzo y R.C. Vogt. (Eds.). 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Pp. 61-85.
- Ibarra Manríquez, G. y S. Sinaca. 1987.** Listados florísticos de México VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Ingrouille, M. 1992.** Diversity and evolution of land plants. Chapman & Hall. Londres, Gran Bretaña. Pp. 340
- Janzen, D.H. 1966.** Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275.
- Janzen, D.H. (Ed.) 1983.** Costa Rican Natural History. University of Chicago Press, Chicago.
- Jing, S.W. y Coley, P.D. 1990.** Dioecy and herbivory: the effects of growth rate on plant defense in *Acer negundo*. *Oikos* 58: 369-377.

- Johnson S.G., L.F. Delph y C.L. Elderkin. 1995. The effects of petal-size manipulation on pollen removal, seed set, and insect-visitor behavior in *Campanula americana*. *Oecologia* 102: 174-179.
- Johnson, S.D. y K.E. Steiner 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 140-143.
- Juenger, T. y J. Bergelson 1997. Pollen and resources limitation of compensation to herbivory in scarlet gilia, *Ipomopsis aggregata*. *Ecology* 78: 1684-1695.
- Karban R. y J.H. Myers. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematic* 20: 331-348.
- Karban, R. y S. Strauss. 1993. Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host, *Erigeron glaucus*. *Ecology* 74: 30-46.
- Labandeira, C. C. 2002. The history of associations between plants and animals. En: Herrera, C. M. y O. Pellmyr. *Plant-Animal Interactions*. Blackwell Science. Pp 26-74.
- Lehtilä, K. y S. Y. Strauss. 1997. Leaf damage by herbivores affects attractiveness to pollinators in wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 111: 396-403.
- Lehtilä, K. y S. Y. Strauss. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80: 116-124.
- Lloyd, D.G. y M.A. Yates. 1980. Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Whalenbergia albomarginata* (Campanulaceae). *Evolution* 36: 903-913.
- Maas, P.J.M. 1972. Costoideae (Zingiberaceae). *Flora Neotropica*, Monograph number 18. Hafner Publishing, New York, New York, EUA.
- Maas P.J.M. y L.Y.Th. Westra 1998. Familias de Plantas Neotropicales. A.R.G. Gantner Verlag. Pp. 316.
- Mariano, N.A. 2001. Efecto de la herbivoría sobre la adecuación masculina y femenina de *Cucurbita argyrosperma* spp. *sororia*. Tesis doctoral. Instituto de Ecología, UNAM.

- Marquis, R.J. 1984.** Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.
- Marquis, R.J. 1988.** Phenological variation in the Neotropical understory shrub *Piper arieanum*: causes and consequences. *Ecology* 69: 1552-1565.
- Marquis, R. J. 1991.** Evolution of resistance in plants to herbivores. *Evolutionary Trends in Plants* 5: 23-29.
- Marquis, R. J. 1992.** Selective impacts of herbivores. En: Fritz y E. Simms. (Eds.) Plant resistance to herbivores and pathogens. Chicago Press, Chicago. Pp. 301-322.
- Mauricio, R., M.D. Bowers Y F.A. Bazzaz. 1993.** Pattern of leaf damage effects fitness of the annual plant *Raphanus sativus* (Brassicaceae) *Ecology* 74: 2066-2071.
- McKey, D. 1979.** The distribution of secondary compounds within plants. En: Rosenthal GA, Janzen DH (Eds.) Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, New York. Pp 4-54.
- Mothershead, K. y R.J. Marquis. 2002.** Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81: 30-40.
- Mutikainen, P. y L. F. Delph 1996.** Effects of herbivory on male reproductive success in plants. *Oikos* 75: 353-358.
- Ollerton, J., S. Johnson y A. Hingston. 2002.** Patterns of specialization and generalization in pollination systems across ecosystems. Ecological Society of America, 87th Annual Meeting. Abstracts. Pp. 40.
- Otero, R., V. Nuñez, S.L. Jimenez, R. Fonnegra, R.G. Osorio, M.E. Garcia, A. Diaz. 2000.** Snakebites and ethnobotany in the northwest region of Colombia. Part II: Neutralization of lethal and enzymatic effects of *Bothrops atrox* venom. *Journal of Ethnopharmacology* 71: 505-511.
- Pellmyr, O. 2002.** Pollination by animals. En: Herrera, C. M. y O. Pellmyr. Plant-Animal Interactions. Blackwell Science. Pp 157-184.
- Pemberton, R.W., 1998.** The occurrence and abundance of plants with extrafloral nectaries, the basis for antiherbivore defensive mutualisms, along a latitudinal gradient in East Asia. *Journal of Biogeography* 25: 661-668.

- Price, P.W. 1997. Insect Ecology. 3ª Edición. New York, Wiley.
- Price, P.W. 2002. Species interactions and the evolution of biodiversity. En: Herrera, C. M. y O. Pellmyr. Plant-Animal Interactions. Blackwell Science. Pp 3-25.
- Pyke, G. H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature* 350: 58-59.
- Quesada, M., K. Bollman y A. G. Stephenson 1995. Leaf damage decreases pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*. *Ecology* 76: 437-443.
- Real, L. (Ed.) 1983. Pollination Biology. Academic Press. Orlando.
- Real, L y B.J. Rathcke. 1988. Patterns of individual variability in floral resources. *Ecology* 69: 728-735.
- Rhoades, D.F. 1979. Evolution of plant chemical defenses against herbivores. En: Rosenthal GA, Janzen DH (Eds.) Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, New York. Pp 1-48.
- Rhoades, D.F. y R.G. Cates 1976. Toward a general theory of plant anti-herbivore chemistry. En: Wallance, J.C., E.L. Mansell. (Eds.) Biochemical interaction between plants and insects. Plenum Press, Nueva York. Pp. 1-48.
- Rosenthal y Kotanen 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 145-148.
- Rich, P. M. 1989. A manual for Analysis of hemispherical Canopy Photography. Los Alamos. Pp. 80.
- Sánchez-Montoya, G. 2002. Variación intraespecífica en la herbivoría y su impacto en algunos componentes del éxito reproductivo masculino y femenino de *Ipomoea pauciflora* en una selva baja caducifolia. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Schemske, D.W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. *Journal of Ecology* 68: 959-967.
- Schemske 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two-bee pollinated tropical herbs. *Ecology* 62: 946-954.

- Schemske, D.W. 1982.** Ecological correlates in a Neotropical mutualism: ant assemblages at *Costus* extrafloral nectaries. *Ecology* 63: 932-941.
- Schemske, D.W. 1983.** Breeding system and habitat effects on fitness components in three Neotropical *Costus* (Zingiberaceae). *Evolution* 37: 523-539.
- Schemske, D.W. y H.D. Bradshaw Jr. 1999.** Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 11910-11915.
- Schupp, E.W. 1986.** Azteca protection of *Cecropia*: benefits to juvenile trees. *Oecologia* 70: 379-385.
- Simens, D.H. S.H. Garner, T. Mitchell-Olds y R.M. Callaway. 2002.** Cost of defense in the context of plant competition: *Brassica rapa* may grow and defend. *Ecology* 83: 505-517.
- Simms, E. L. 1992.** Cost of plant resistance to herbivory. En: Fritz, R. S. Y Simms, E. L. (Eds). Plant resistance to herbivores and pathogens. Ecology, evolution and genetics. University of Chicago Press. Pp. 392-425.
- Soto, M. y L. Gama. 1997.** Climas. En: E. González, R. Dirzo y R.C. Vogt. (Eds.). 1997. Historia Natural de Los Tuxtlas. Pp. 7-23.
- Stahl 1988.** En: Strauss S. Y. y A. R. Zangerl 2002. Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems.
- Stanton, M. L., A. A. Snow y S. N. Handel 1986.** Floral evolution: Attractiveness to pollinators increases male fitness, *Science* 232: 1625-1627.
- Stearns, S.C. 1992.** The evolution of life histories. Oxford University Press. New York, USA.
- Strauss, S. Y. 1988.** Determining the effects of herbivory using natural-damaged plants. *Ecology* 69: 1628-1630.
- Strauss, S.Y. 1997.** Floral characters link herbivores, pollinators and plant fitness. *Ecology* 78: 1640-1645.

- Strauss, S., J., K. Conner y S. L. Rush 1996.** Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plants fitness. *The American Naturalist* 147: 1098-1107.
- Strauss, S.Y. y A. Agrawal. 1999.** The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 179-185.
- Strauss, S. Y., J. K. Conner y K. P. Lehtilä. 2001.** Effects of foliar herbivory by insects on fitness of *Rhaphanus raphanistrum*: damage can increase male fitness. *The American Naturalist* 158: 496-504.
- Strauss S. Y. y A. R. Zangerl 2002.** Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems. En: Herrera, C. M. y O. Pellmyr. Plant-Animal Interactions. Blackwell Science. Pp 77-106.
- Strong, D.R., J.H. Lawton y R. Sputhwood. 1984.** Insects on plants. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Sytsma, K.J. y R.W. Pippen. 1985.** Morphology and pollination biology of an intersecional hybrid of *Costus* (Costaceae). *Systematical Botany* 10: 353-362.
- van der Pijl, L.. 1961.** Ecological aspects of flower evolution II. Zoophilous flower classes. *Evolution* 15: 44-59.
- Wäckers, F. L., D. L. Zuber, R. Wunderlin y F. Keller. 2001.** The effects of herbivory on temporal and spatial dynamics of foliar nectar production in cotton and castor. *Annals of Botany* 87: 365-370.
- Waddington, K.D. 1983.** Foraging behavior on pollinators. En: Real, L. (Ed.) Pollination Biology. Pp. 213-239.
- Waser, N.M. 1983.** The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. En: Real, L. (Ed.) Pollination Biology. Pp. 241-285.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M., Ollerton, J. 1996.** Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Waser, N. 2002.** Why study specialization and generalization in plants and pollinators? Ecological Society of America. 87th Annual Meeting. Abstracts. Pp. 53-54.

- Waterman y Mole 1994.** Analysis of phenolics plant metabolites. Blackwell Scientific Publications, Oxford. Pp. 237.
- Watson, L., y M. J. Dallwitz. 1992 (onwards).** The Families of Flowering Plants: Descriptions, Illustrations, Identification, and Information Retrieval. Version: 19th August 1999. <http://biodiversity.uno.edu/delta/>.
- Whitham, T.G., K. L. Maschinski y K. Paige. 1991.** Plant responses to herbivory: the continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms. En: Price, P.W., T.M. Lewinsohn, G.H. Fernandes y W.W. Benson (Eds.). Plant-animal interaction: evolutionary ecology in tropics and temperate regions. Wiley Interscience Publications.
- Wilson, E. O. 1996. Prólogo.** En: Buchmann S. L. y G. P. Nabhan 1996. The forgotten pollinators. Island Press. Washington D. C., USA. Pp. 292.
- Yampolsky, E. y H. Yampolsky 1922.** Distribution of sex forms in the phanaerogamic flora. *Bibliogr. Genet* 3: 1-62.
- Young, H. J. y M. L. Stanon. 1990.** Influences of floral visitation on pollen removal and seed production in wild radish. *Ecology* 71: 536-547.
- Zangerl, A.R. y F.A. Bazzaz. 1992.** Theory and pattern in plant defense allocation. En: Fritz, R. S. Y E. L. Simms (Eds.) Plant resistance to herbivores and pathogens. Ecology, evolution and genetics. Chicago Press, Chicago, EU. Pp. 363-391.
- Zolmefer, W.B. 1994.** Guide to Flowering plant Families. University of North Carolina Press. Chapel Hill & London. Pp. 430.

APENDICE Ia. Perfil climático obtenido con base en los sitios de colecta de *Costus dirzoi*¹

PARÁMETRO	INTERVALO GENERAL CLIMÁTICO	INTERVALO MÁS FRECUENTE
*Climas	Af(m), Am, Am(f), (A)C(fm)	Am(f)
*Altitud	1 a 1500 m	0 a 200 m
*Promedio anual de temperatura media	18 a 26° C	25 a 26° C
*Promedio anual de temperatura máxima extrema	29 a >35° C	>35° C
*Promedio anual de temperatura mínima extrema	9 a >17° C	16 a 17° C
Promedio anual de temperatura mínima extrema media	4 a 12° C	10 a 12° C
*Precipitación total anual	1400 a >3800 mm	3600 a 3800 mm
Promedio anual de lluvia máxima en 24 hrs.	30 a 90 mm	70 a 80 mm
Lluvia máxima en 24 hrs. (maximum maximorum)	100 a >400 mm	300 a 400 mm
Número de días con precipitación apreciable	100 a >150	>150
*Número de días con precipitación inapreciable	<10 a >120	80 a 120
Número de días con tempestad	<10 a 40	20 a 40
*Número de días con helada	1 en 10 años 1 ó más en 10 años	1 en 10 años
Número de días con granizo	0 a 1	Sin granizo
*Número de días nublados	100 a 200	100 a 150

APENDICE Ib. Perfil climático obtenido con base en los sitios de colecta de *Costus scaber*¹

PARÁMETRO	INTERVALO GENERAL CLIMÁTICO	INTERVALO MÁS FRECUENTE
	Aw1, Aw2, Aw2(x'), Af(m), Am(f), (A)C(fm), (A)Cm, (A)Cm(f)	Am(f)
*Climas		
*Altitud	1 a 1500 m	1 a 200 m
*Promedio anual de temperatura media	18 a 26° C	25 a 26° C
*Promedio anual de Temperatura máxima extrema	28 a >35° C	>35° C
*Promedio anual de temperatura mínima extrema	9 a >17° C	16 a 17° C
Promedio anual de temperatura mínima extrema media	2 a 12° C	10 a 12° C
*Precipitación total anual	1200 a >4400 mm	3600 a 3800 mm
Promedio anual de lluvia máxima en 24 hrs.	30 a 90 mm	70 a 80 mm
Lluvia máxima en 24 hrs. (<i>maximum maximorum</i>)	100 a 400 mm	300 a 400 mm
Número de días con precipitación apreciable	80 a >150	>150
*Número de días con precipitación inapreciable	<10 a >120	80 a 120
Número de días con tempestad	<10 a 40	20 a 40
*Número de días con helada	1 en 10 años 1 ó más en 10 años	1 en 10 años
Número de días con granizo	0 a 1	Sin granizo
*Número de días nublados	50 a >200	100 a 150

*Datos considerados para la distribución potencial.

¹ Tomado de Gómez (1999).