



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

UNIDAD ACADEMICA DE LOS CICLOS
PROFESIONAL Y DE POSTGRADO
CENTRO DE ECOLOGIA



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA

UNAM

**CONSECUENCIAS ECOLOGICAS Y EVOLUTIVAS DEL
PATRON DE FLORACION SINCRONICO Y MASIVO
DE Erythroxylum havanense Jacq.
(ERYTHROXYLACEAE)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

DOCTOR EN ECOLOGIA

P R E S E N T A :

CESAR AUGUSTO DOMINGUEZ PEREZ TEJADA

MEXICO, D. F.

1990



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.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quisiera agradecer al Dr. Rodolfo Dirzo por haber dirigido esta tesis y por su apoyo académico y logístico durante todo el desarrollo del estudio.

Agradezco también a los otros integrantes de mi comité asesor, el Dr. Stephen H. Bullock y la Dra. Carol Horvitz, ellos aportaron gran cantidad de ideas y sugerencias durante la fase de campo y el análisis de los resultados.

El Dr. Exequiel Ezcurra y el Dr. Carlos Herrera me asesoraron en gran cantidad de problemas estadísticos e hicieron valiosas sugerencias que mejoraron mucho el trabajo.

Los miembros del jurado calificador, además de los ya mencionados, Dr. Alberto Búrquez M., Dr. Victor Jaramillo L. y el Dr. Jorge Soberón M. hicieron una revisión expedita y cuidadosa del manuscrito, a ellos muchas gracias.

Carmen Vazquez me ayudó en las largas jornadas del trabajo de campo así como en los análisis y la elaboración del manuscrito final. Sin su ayuda, la conclusión de este trabajo no hubiera sido posible.

Estoy en deuda con Ellen Gryj, Germán Avila, Luis Eguiarte, Rodolfo Dirzo y Carlos Martínez del Rio por su amistad y ayuda en el trabajo de campo, ambas fueron invaluable. Claudia Gallardo, Víctor Parra, Francisco Ornelas y Gustavo Verduco colaboraron también en el trabajo de campo, gracias a todos ellos.

Las discusiones con Juan Nuñez, Luis Eguiarte y Carlos Cordero, así como sus sugerencias, han sido de gran valor para mí y para este trabajo.

A todos los integrantes del Laboratorio de interacción planta-animal, especialmente al Biol. Alvaro Miranda, les agradezco toda la ayuda y apoyo prestados.

El M. en C. Alfredo Pérez, Eva Verduco y el resto del personal de la Estación de Biología Chamela me brindaron su apoyo durante mis estancias en la Estación. Ricardo Ayala determinó los himenópteros colectados en este trabajo.

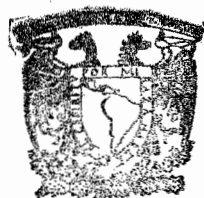
Quisiera hacer un reconocimiento especial a Elena Delgado por el apoyo brindado durante mi estancia en el Doctorado en Ecología.

El Centro de Ecología de la UNAM me brindó un sinúmero de facilidades durante la realización del estudio, un reconocimiento especial al Dr. Daniel Piñero y al Dr. Jorge Soberón.

El apoyo económico para el desarrollo de este trabajo fue obtenido de las siguientes fuentes: Beca para estudios de postgrado otorgada por el CONACYT (noviembre 1985 - noviembre 1988); Beca otorgada por la DGAPA de la UNAM (noviembre 1989 - abril 1990); Subsidios del Centro de Ecología y del CONACYT otorgados a Rodolfo Dirzo.

INDICE

CONTENIDO	Página
CAPITULO I INTRODUCCION GENERAL.....	1
CAPITULO II SITIO DE ESTUDIO.....	17
CAPITULO III HISTORIA NATURAL DE <u>Erythroxyllum havanense</u> Jacq. (ERYTHROXYLACEAE).....	21
CAPITULO IV SELECCION NATURAL FENOTIPICA SOBRE EL PATRON DE FLORACION DE <u>Erythroxyllum havanense</u> Jacq. (ERYTHROXYLACEAE).....	45
CAPITULO V EL PATRON DE FLORACION SINCRONICO Y MASIVO EN <u>Erythroxyllum havanense</u> Jacq. (ERYTHROXYLACEAE): EFECTOS SOBRE LA ACTIVIDAD DE LOS POLINIZADORES. DEPREDAACION DE SEMILLAS Y FECUNDIDAD.....	74
CAPITULO VI EFECTO DE LA DEFOLIACION ARTIFICIAL SOBRE LA ADECUACION DE <u>Erythroxyllum havanense</u> Jacq. (ERYTHROXYLACEAE).....	119
BIBLIOGRAFIA.....	153



CAPITULO I

INTRODUCCION GENERAL

CONTENIDO	Página
INTRODUCCION.....	2
ANTECEDENTES.....	6
Atracción de Polinizadores.....	6
Escape a la Depredación.....	9
Folívoros y Reproducción.....	11

INTRODUCCION

A lo largo de su ciclo de vida las plantas experimentan una gran cantidad de interacciones con animales que varían desde mutualismos hasta relaciones antagónicas. La interacción entre las plantas y los animales está mediada por características morfológicas, fisiológicas (p.ej. metabolitos tóxicos, enzimas detoxificadoras, etc.) y conductuales de cada una de las partes interactuantes. Muchas de estas características pueden considerarse componentes de la historia de vida de las plantas y por lo tanto resultado de la selección natural (pero ver Gould y Lewontin 1979). En este sentido, podemos considerar que las interacciones entre poblaciones son un componente importante de las presiones selectivas que ejerce el ambiente sobre los organismos. En particular, las interacciones con animales han influido la evolución de las características reproductivas de las angiospermas (Baker 1959, Janzen 1976a, Regal 1977, Willson 1983). Los ejemplos más notables de este fenómeno pueden encontrarse en las interacciones mutualistas, como la polinización de Yucca por palomillas del género Tegeticula (Galil 1973, en Baker 1983), o antagonismos, como la presencia de compuestos secundarios, supuestamente de defensa, en la interacción entre Danaus plexipus y varios géneros de Asclepiadaceae (Brower et.al. 1967, Brower y Brower 1964).

Es durante la etapa reproductiva de las plantas cuando las interacciones con los animales son más conspicuas, ya que en la

mayoría de las plantas superiores la transferencia de gametos, así como la dispersión de propágulos, están mediadas por animales (Faegri y van der Pijl 1971, Howe y Smallwood 1982). Además, durante la producción y maduración de frutos y semillas, la planta es una fuente de recursos para muchos tipos de herbívoros (Janzen 1970).

De acuerdo con lo anterior y tomando en cuenta las restricciones morfológicas, fisiológicas o filogenéticas, el sistema reproductivo de una planta puede ser considerado como un componente de la historia de vida que ha sido moldeado por selección natural. De entre los agentes selectivos, uno de los más importantes es la presión ejercida por los animales que interactúan con las plantas. En este contexto, las características del sistema reproductivo de una planta podrían interpretarse como el resultado de la interacción entre la intensidad de la selección ejercida por los polinizadores, depredadores de semillas, dispersores, herbívoros, etc., y las correlaciones genéticas entre los atributos sobre los cuales dichos animales actúan (Lande y Arnold 1983, Arnold y Wade 1984a, 1984b). Por lo tanto, la influencia de cada interacción sólo puede ser evaluada cuando comparamos el impacto de los otros procesos en conjunto (Heithaus *et al.* 1982, Herrera 1986, Horvitz y Schemske 1984, Schemske y Horvitz 1988).

Un atributo del sistema reproductivo de las plantas, que obviamente puede ser sujeto de la selección natural, es el patrón de floración. En las poblaciones de plantas con fecundación

cruzada, la adecuación de un individuo está fuertemente influenciada por la fenología de la reproducción de los individuos coespecíficos. Se han descrito varios patrones de floración como la "floración en masa" ("big bang", sensu Gentry 1974) de Hybanthus prunifolius (Augsburger 1979, 1981); la floración durante períodos extendidos ("steady state", Gentry op cit.) como en el caso de Jacaratia dolichaula (Bullock y Bawa 1981); la floración intermitente, como el caso de Astrocarium mexicanum (Búrquez et al. 1987, Pedroza 1982) y la floración "episódica" con varios eventos de floración en un año como en Guarea rhopalocarpa (Bullock, Beach y Bawa 1983).

Las hipótesis para explicar la evolución de estos patrones son diversas, pero en la mayoría de ellas se destaca el papel de las interacciones con animales (Augsburger 1979, 1980, Bawa y Beach 1981, Beattie 1971, Gentry 1974, Heinrich y Raven 1972, Janzen 1969, 1970; véase Borchert 1983 para explicaciones alternativas). Por ejemplo Gentry (op cit.), propuso que la diversidad de patrones de floración en bignoniáceas tropicales es el resultado de su evolución con polinizadores con diferentes patrones de forrajeo.

Sin embargo, aunque existe gran cantidad de literatura que describe los patrones de floración y biología reproductiva de muchas especies, son pocos los estudios en los que se haya evaluado de manera fehaciente el papel de las interacciones con animales sobre la evolución de los sistemas reproductivos de las plantas (Augsburger 1979, 1980, 1981, Heithaus 1982, Schemske y

Horvitz 1988). Además, en su mayoría, estos trabajos se han enfocado a sólo una interacción, de entre todas las que se desarrollan durante la reproducción, por lo que la interpretación evolutiva de un atributo dado es parcial (cf. Herrera 1986).

En este contexto, el patrón de floración o fenología de la floración, es un sistema conveniente para estudiar el efecto de las interacciones con animales en la evolución de los sistemas reproductivos de las plantas. Este patrón tiene una influencia directa en la dinámica temporal de presentación de las flores, frutos y semillas, y por lo tanto sobre la actividad de polinizadores, depredadores de frutos y semillas, dispersores y herbívoros. Dichos grupos de animales, a través de sus actividades, pueden afectar el destino evolutivo del patrón de floración.

El patrón de floración en "big-bang" o floración sincrónica y masiva, es un sistema apropiado para estudiar las consecuencias ecológicas y evolutivas de las interacciones con animales. Esta se caracteriza por una alta sincronía en la floración dentro y entre individuos, lo que genera un marcado efecto de masividad durante un período muy corto. Esta sincronía se logra, entre otras cosas, gracias a que los individuos responden a señales ambientales no ambiguas (e.g. la lluvia) para florecer. Por lo tanto, si el patrón de floración tiene valor adaptativo, el atributo bajo selección sería el umbral de respuesta que dispara la floración.

La existencia de especies con patrones de floración

sincrónicos y masivos (que responden a una señal o gatillo ambiental para florecer y que son fácilmente manipulables), ofrece la posibilidad de explorar a fondo cuál es el papel selectivo de las interacciones con animales en la evolución de los atributos del sistema reproductivo de las plantas.

En este trabajo se evalúa el papel relativo de las diferentes interacciones con animales en el mantenimiento del patrón de floración sincrónico y masivo de Erythroxylum havanense Jacq., en un Bosque Tropical Caducifolio del oeste de México. Dicho patrón de floración puede considerarse como un atributo con valor adaptativo y por lo tanto moldeado por selección natural.

ANTECEDENTES

En las siguientes secciones de este capítulo se discuten las hipótesis que han sido propuestas para explicar el patrón de floración sincrónico y masivo. En éstas se resalta el papel preponderante de las interacciones con animales.

Atracción de polinizadores

La mayoría de las hipótesis propuestas se relaciona directamente con la conducta de los polinizadores y sus consecuencias sobre la planta. Darwin (1876, 1877) fue el primero en sugerir que la evolución de las características sexuales de plantas y animales es el resultado de los efectos benéficos de la fecundación cruzada. Esta hipótesis se conoce actualmente como Darwin-Knight (Thompson y Barrett 1981, Wyatt 1983). Posterior-

mente, Baker (1959) y Whitehead (1969), sugieren que el patrón de floración sincrónico y masivo incrementa la probabilidad de fecundación cruzada, ya que al aumentar el número de individuos que florecen en un momento dado, aumenta el de consortes potenciales. Se ha propuesto que las interacciones antagónicas, así como la interferencia entre los visitantes, aumentan el movimiento de los polinizadores entre los árboles favoreciendo el intercambio de polen entre individuos (Gentry 1978, Mori y Pipoly 1984). Las evidencias que apoyan estas hipótesis sólo son circunstanciales, ya que la existencia de un mayor número de consortes no asegura por sí sola un incremento en la fecundación cruzada. En este problema es necesario considerar los patrones de forrajeo de los polinizadores, la expresión sexual, las relaciones de compatibilidad entre los individuos, la distribución espacial de los adultos reproductivos, el tipo de dispersión de los propágulos y las relaciones de parentesco entre los vecinos. Las diferencias en estas características seguramente conducen a diferencias en la adecuación y calidad genética de la progenie. Por ejemplo, Hamrick y Loveless (1986) discuten cómo los síndromes de dispersión influyen la estructura genética de las poblaciones a través de diferencias en el movimiento de semillas entre poblaciones.

Otros autores (Faegri y van der Pijl 1971, Gentry 1974, Opler *et al.* 1976) han propuesto que la floración en masa atrae a un gremio de polinizadores oportunistas que actúan de manera denso dependiente. Esta conducta genera que aquellos individuos

que florecen asincrónicamente no alcancen el número umbral de flores necesario para atraer a los polinizadores. Por lo tanto, la fecundidad de estos individuos sería comparativamente menor que la de individuos que florecen en sincronía con la población. Augspurger (1981) demostró experimentalmente que individuos de Hybanthus grunifolius que florecieron fuera de sincronía con la población, fueron menos visitados y tuvieron una menor producción de semillas que los individuos sincrónicos. Por otra parte, en Prockia crucis, una especie con floración masiva de Chamela, se demostró que los polinizadores discriminan entre parches con distinto número de flores (Bullock et al 1989) y que no son un factor que limite la fecundidad en esta especie (Bullock y Domínguez 1986).

Heinrich y Raven (1972) proponen que las relaciones entre los costos y los beneficios durante el forrajeo de los polinizadores, son la causa de que éstos sean atraídos a poblaciones que florecen sincrónicamente. Esto es, el aumento en la densidad de flores producido por la masividad y la sincronía minimiza el tiempo y energía gastados al volar de flor en flor. Esta última hipótesis predice un incremento en la intensidad de la polinización y poco movimiento de polen entre individuos, por lo tanto no habría razón para esperar incrementos en la tasa de fecundación cruzada.

Estas hipótesis no son mutuamente excluyentes; es muy probable que más de una esté involucrada en este patrón fenológico. Además la existencia de plantas con patrones de

floración sincrónicas y masivos, pero polinizadas por vectores abióticos (p.ej. Croton alamosanus, S.H. Bullock com. pers.), o con sistemas de polinización atípicos (p.ej. Plumeria rubra, Haber 1984), sugieren la necesidad de explorar más a fondo estas hipótesis.

Escape a la depredación

Janzen (1971a) considera que la sincronía reproductiva en poblaciones de plantas es una adaptación contra la depredación de semillas, de manera que si la fructificación es sincrónica se produce una cosecha que sacia a los depredadores y permite que un porcentaje importante de las semillas escape a la depredación, ya sea por dispersión o por germinación. Esta hipótesis fue usada para explicar el comportamiento reproductivo de varias especies monocárpicas de bambúes (Janzen 1976a).

Existen tres elementos interdependientes en la estrategia "defensiva" de la reproducción en masa. El primer elemento involucra la producción masiva de semillas (sincronía dentro de individuos), de tal magnitud, que sea suficiente para saciar a los depredadores y asegurar que algunas escapen a la depredación. El segundo se refiere al intervalo entre eventos de fructificación; éste debe ser de una longitud tal que las poblaciones de depredadores siempre estén en bajas densidades. El tercero es la producción sincrónica de semillas entre los individuos de una población, lo cual incrementa el fenómeno de masividad. Teóricamente los tres elementos actúan juntos generando una

cosecha de gran magnitud en un período muy corto y a intervalos relativamente amplios. Janzen (1969) encontró que las leguminosas cuyas semillas son atacadas por brúquidos en Centro América, tienen semillas más pequeñas, y el peso y el número de semillas por unidad de follaje es mayor que en las leguminosas que no son atacadas y que están supuestamente protegidas por compuestos químicos. Esto sugiere que hay dos estrategias extremas para enfrentar la pérdida de semillas por depredación. La primera es producir pocas semillas de gran tamaño, con alta capacidad competitiva y protegidas químicamente; la segunda es producir semillas pequeñas susceptibles a la depredación, pero en tal cantidad que los depredadores no son capaces de consumirlas en su totalidad. En este caso la dispersión y/o la germinación deben ocurrir en un plazo que no permita la "respuesta numérica" de los depredadores (Begon et al. 1986). En un trabajo de revisión sobre especies con fructificación masiva, Silvertown (1980) encontró que existe un incremento en el número de semillas sobrevivientes durante el período predisposición conforme aumenta el tamaño de la cosecha. Sin embargo, no encontró ninguna evidencia de la importancia del intervalo entre la producción de semillas. Al parecer, éste depende solamente del tiempo requerido por los individuos para almacenar los recursos necesarios para la producción de una cosecha de gran tamaño.

Con respecto al tercer elemento, Augspurger (1979) demostró que los individuos de Hybanthus prunifolius que florecieron en sincronía con la población aumentaron su adecuación con respecto

a los que lo hicieron asincrónicamente. Los individuos inducidos a florecer fuera de sincronía tuvieron una producción de semillas muy pobre, principalmente porque fallaron en atraer polinizadores o porque fueron más atacados por depredadores de semillas. Por lo tanto, en este sistema ambas interacciones actuaron como fuerzas aditivas favoreciendo a los individuos que florecieron en sincronía con la población. Sin embargo, el éxito de la reproducción en masa también depende de la capacidad de respuesta de los dispersores y de la relación entre el número de semillas y su probabilidad de establecimiento. Son pocos los trabajos que hayan evaluado las consecuencias demográficas de la dispersión (Augspurger 1983, Dirzo y Domínguez 1986, Horvitz y Schemske 1986, Howe *et. al.* 1985). Es probable que la fructificación masiva no tenga ningún valor selectivo si las semillas mueren por fenómenos denso dependientes o si saturan la capacidad de los dispersores (Dirzo y Domínguez 1986, Harper 1977).

Folívoros y reproducción

En las secciones anteriores he discutido el papel que tienen las interacciones entre plantas y animales cuando éstas se desarrollan durante la floración y la producción de frutos y semillas, es decir interacciones con aquellos animales que actúan directamente sobre las estructuras reproductivas. Otro gremio de animales que puede afectar los fenómenos de reproducción de las plantas y por lo tanto su evolución, es el de los consumidores de tejidos vegetativos, específicamente los folívoros. Existe gran

cantidad de literatura que describe el efecto de los herbívoros sobre la adecuación de las plantas y las consecuencias evolutivas de esta interacción (ver Drawley 1983). Sin embargo existen muy pocos trabajos donde se hayan documentado los efectos de estos animales sobre los sistemas reproductivos de las plantas (véase Domínguez et al. 1989, Hendrix 1984, Hendrix y Trapp 1981).

Los árboles de hábitos caducifolios podrían constituir un sistema de estudio apropiado para explorar estos problemas, en particular, aquellos que presentan floración proléptica (i.e. E. havanense). Estas se caracterizan porque están sujetas a fuertes variaciones estacionales (inviernos o sequías) y florecen cuando carecen de hojas (Borchert 1983). En dichas especies, la inducción de la floración y la antesis están separadas en el tiempo ya que cada fenómeno está controlado por diferentes factores. En especies prolépticas tropicales el factor que dispara la antesis es la lluvia (Augsburger 1979, Borchert 1983, Bullock 1986b, Reich y Borchert 1982, 1984). En lo que respecta a los factores que inducen la floración en especies prolépticas se sabe poco, al parecer la inducción depende de factores endógenos como el estado hormonal y/o nutrimental de la planta (Borchert 1983).

En las especies prolépticas tropicales que florecen con las primeras lluvias después de una temporada de sequía, los botones florales se encuentran en un estado de dormancia inducida por la sequía. Cuando las primeras lluvias alcanzan el umbral de rehidratación de las plantas, éstas elevan su presión de turgencia provocando la antesis de las flores. Si el umbral de respuesta

entre los individuos es muy homogéneo (respuesta de floración), se produce la floración sincrónica en la población (Reich y Borchert 1982).

De acuerdo con lo anterior, las hojas producidas durante una temporada de crecimiento, son las responsables de la producción de los fotosintatos que se requieren para la maduración de las semillas y frutos de esa temporada, así como de cubrir los costos de la inducción y el desarrollo de los botones florales de la siguiente temporada. Por lo tanto, podría esperarse que un evento de folivoría (i.e. remoción de fotosintatos) tuviera consecuencias negativas sobre la reproducción de por lo menos dos temporadas, aunque esto dependería de los patrones de asignación y almacenamiento de recursos de la especie en cuestión. Aunado a esto, la actividad de los herbívoros en especies prolépticas tiene el potencial de afectar la dinámica de producción y presentación de flores en la siguiente temporada de floración. Se ha demostrado que los herbívoros pueden disminuir el presupuesto fotosintético (Crawley 1985, Jameson 1963, Kinsman y Platt 1984, Kulman 1971, Louda 1984, Mills 1984) y por lo tanto la fracción de los recursos destinada para la producción de flores, o bien generar retrasos en la floración (Marquis 1987). Cualquiera de estos que sea el efecto, la consecuencia neta será una disminución en el tamaño del despliegue floral y la modificación de los patrones de presentación de las flores, que a su vez pueden afectar la conducta de los polinizadores y por lo tanto el éxito en la reproducción.

La presente tesis está organizada en capítulos relativamente independientes, pero que en conjunto abarcan diversos aspectos de la interacción entre E. havanense y los animales que la visitan. Otros aspectos como la biología de la dispersión y fenómenos de selección sexual han sido explorados en otros trabajos (Gryj y Domínguez datos sin publicar, y Avila y Domínguez datos sin publicar). El primer capítulo reseña los antecedentes teóricos en los que se basa este trabajo así como sus objetivos. El segundo describe brevemente las características más relevantes del sitio de estudio. En el capítulo III se tocan varios aspectos de la historia natural de E. havanense, y se describe de manera general el patrón de floración sincrónica y masiva. También se incluye un apartado sobre biología floral así como la lista de los visitantes florales. En otra sección del mismo capítulo se describen los resultados de una serie de experimentos de polinización controlada, cuyo objetivo fue determinar la naturaleza del sistema de compatibilidad de esta especie. En general, la información contenida en este capítulo es la base sobre la que se sustenta el resto del trabajo, y resalta la importancia de la historia natural como un componente básico de cualquier trabajo ecológico. El capítulo IV tiene como objetivo demostrar que la selección natural actúa sobre la respuesta de floración de E. havanense. En primer lugar se describe la variación natural de la respuesta de floración dentro y entre años y sus consecuencias sobre la adecuación de los individuos. Posteriormente, se aplican las técnicas propuestas

por Lande y Arnold (1983) para estimar los parámetros relevantes en la medición de la selección natural. Una vez analizada la existencia de selección natural, el siguiente paso fue evaluar las hipótesis más relevantes con respecto a la floración en "big-bang". En el capítulo V se investiga experimentalmente el papel de los polinizadores y depredadores de semillas como agentes de selección sobre la respuesta de floración de E. havanense. El diseño consistió en la inducción experimental de la floración en grupos de plantas compuestos por diferente número de individuos. De esta manera se estableció un gradiente de abundancia de flores que simula diferentes niveles de asincronía. La respuesta de los polinizadores y depredadores de semillas, así como las consecuencias sobre la reproducción de las plantas, fueron evaluadas en cada nivel de masividad. Por otra parte, en este capítulo se discute la evolución del sistema reproductivo de E. havanense en el contexto de las diferencias entre los morfos florales y su interacción con los polinizadores y depredadores de semillas. En el capítulo VI, se documenta el efecto disruptivo que tienen los herbívoros sobre el patrón de floración de E. havanense. Además, se describen los efectos de estos animales sobre varios componentes de la adecuación de las plantas. La evaluación se realizó a través de un enfoque experimental basado en diferentes niveles de defoliación artificial. Las plantas fueron censadas a lo largo de dos años, lo que permitió estimar los efectos inmediatos (dentro de la temporada) y a largo plazo (entre temporadas) de la herbivoría.

En resumen, este trabajo es un estudio de las relaciones que se establecen entre una planta y los animales con los que interactúa. El punto focal de la investigación es una hipótesis nula sobre la evolución del sistema reproductivo de E. havanense, considerándolo como un sistema que ha sido moldeado por selección natural y, por lo tanto, el resultado de un balance impuesto por la interacción con diferentes gremios de animales.

CAPITULO II

SITIO DE ESTUDIO

CONTENIDO	Página
DESCRIPCION DEL SITIO DE ESTUDIO.....	18

DESCRIPCION DEL SITIO DE ESTUDIO

Este estudio se realizó en la Estación de Biología Chamela, una reserva del Instituto de Biología de la UNAM, que comprende un área de 1600 ha y se localiza en la costa del Estado de Jalisco, México (19° 30' N, 105° 03' W; Fig. 2.1). El relieve de la región se caracteriza por lomeríos de baja elevación (< 150 m). El clima pertenece a los cálidos-húmedos (A) y su característica más importante es la precipitación estival de las lluvias, concentrándose el 80% de éstas entre los meses de julio y octubre (Bullock 1986a). La precipitación promedio es de 748 mm (1977-1984), aunque tres años de sequías extremas han disminuido este promedio a sólo 699 mm (Bullock y Magallanes, en prensa). La estación de sequía se extiende de noviembre a mayo, aunque hay lluvias de intensidad variable en diciembre y enero. La temperatura promedio anual es de 24.9°C y la del mes más frío de 18°C. Las características climáticas de la región han sido discutidas en detalle por Bullock (1986a). En la figura 2.2 se presentan los patrones de precipitación y temperatura de la región de Chamela. La vegetación de los lomeríos y los arroyos dentro de la estación ha sido descrita por Lott *et al.* (1987), y corresponde al Bosque Tropical Caducifolio y Bosque Tropical Subcaducifolio de la clasificación de Rzedowski (1978). Ambos sitios son muy distintos florística y estructuralmente (Lott *et al.* 1987), así como en su fenología (Bullock y Magallanes, en prensa).

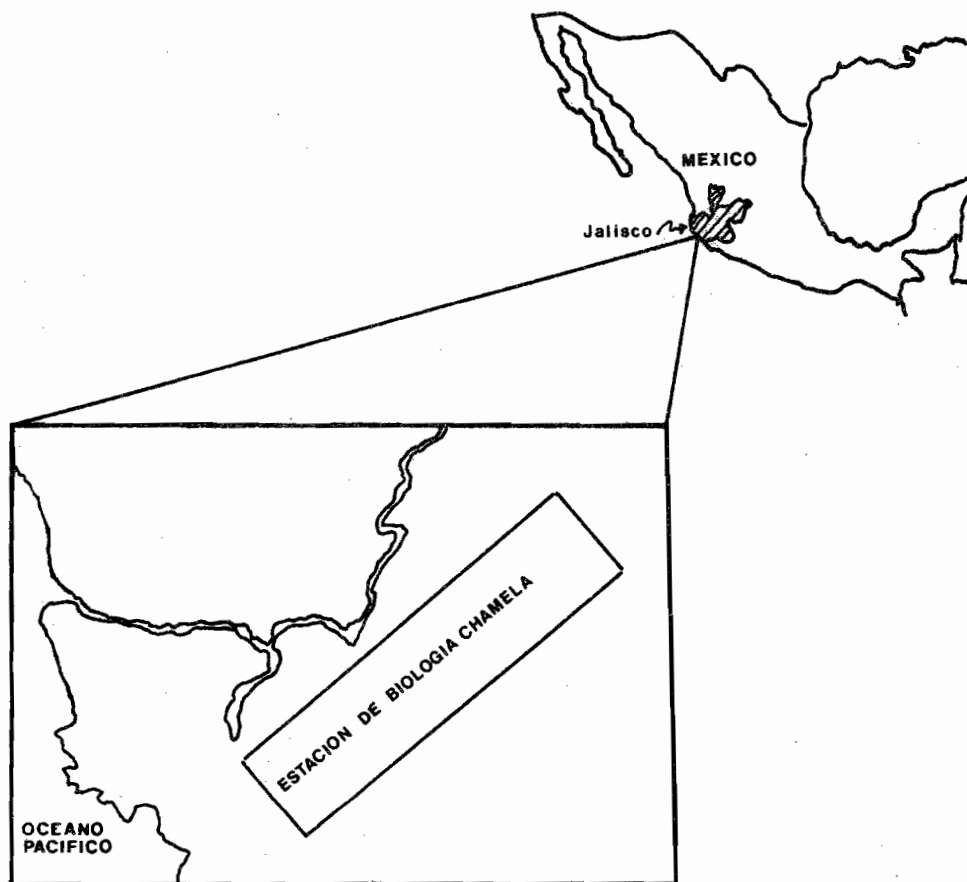


Figura 2.1. Localización de la Estación de Biología Chamela ($19^{\circ} 30' N$, $105^{\circ} 03' W$).

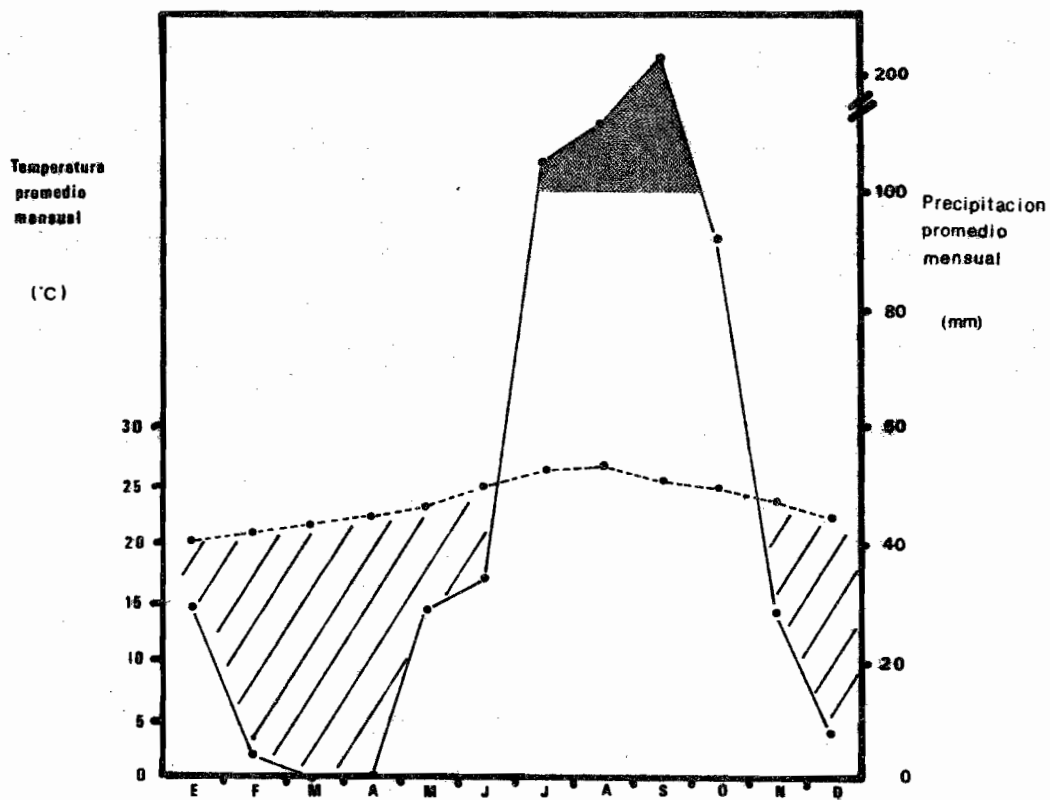


Figura 2.2. Climograma ombrotérmico de la Estación de Biología Chamela (19° 30' N, 105° 03' W).

CAPITULO III

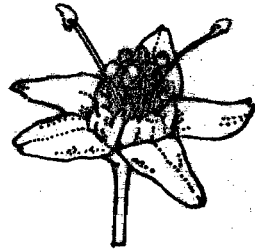
HISTORIA NATURAL DE Erythroxylum havanense (ERYTHROXYLACEAE)

CONTENIDO	Página
GENERALIDADES.....	22
FENOLOGIA Y FLORACION.....	28
BIOLOGIA FLORAL.....	29
Producción de Néctar.....	30
Dehiscencia de las Anteras.....	34
Visitantes Florales.....	37
Sistema de Compatibilidad.....	39
FRUCTIFICACION Y DISPERSION.....	42

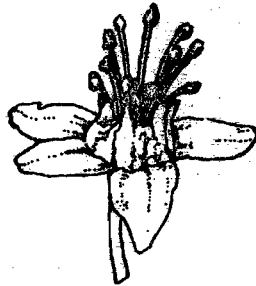
GENERALIDADES

La especie estudiada fue Erythroxyllum havanense Jacq. un arbusto perenne caducifolio abundante en la zona de Chamela. Erythroxyllum es un género pantropical de aproximadamente 250 especies, muchas de ellas heterostilicas (Ganders 1979a). La heterostilia y en particular la distilia, se caracteriza por un dimorfismo en las longitudes relativas de los estambres y estilos entre las flores. Si bien, todos los individuos presentan flores hermafroditas, es posible distinguir dos tipos con base en la morfología de sus flores: a) plantas con flores Pin, en las cuales el estilo es más largo que los estambres; y b) individuos con flores Thrum, donde los estambres son más largos que el estilo. En las especies distílicas, la longitud de los estambres de un tipo de flor coincide con la del estigma del otro tipo y viceversa (Fig. 3.1). El dimorfismo floral está determinado por un locus con dos alelos: las plantas con el genotipo homócigo recesivo (ss) tienen flores Pin, mientras que el genotipo heterócigo (Ss) produce flores Thrum (Ganders 1979); sin embargo, hay casos donde esto ocurre al revés (Wyatt 1983).

En Chamela, E. havanense pierde las hojas durante la temporada de sequía (diciembre-mayo). Su crecimiento y reproducción se restringe a los meses de la época de lluvias de cada año. En el sitio de estudio, la altura máxima que alcanza esta especie es de tres metros; el área basal promedio es de 5.17 cm² (n=90), con una amplitud de variación de 0.74 cm² a 16.48 cm²



A



B

Figura 3.1. Flores de E. havanense. A) flores Pin y B) flores Thrum.

(el área basal fue estimada como la suma del área basal a tres cm de la ramificación, de todas las ramas vivas de un individuo). El área basal no difiere entre los morfos florales.

El tamaño, medido como el área basal (AB), es un buen predictor del área foliar, y por lo tanto de la capacidad fotosintética de los individuos. Un análisis de regresión mostró que el área basal explicó el 71.8 % de la varianza en el peso seco del follaje (Peso seco (gr) = $8.61*AB+2.71$, $P=0.00007$; Fig. 3.2).

Las plantas Pin producen en promedio 1065 flores, mientras que las Thrum producen 861 flores, esta diferencia no es estadísticamente significativa ($F=1.129$, $P=0.29$). En conjunto, los individuos reproductivos producen 958 ± 96 flores ($n=90$; promedio \pm error estandar en todos los casos de aquí en adelante). Sin embargo, la variación en esta característica es muy grande (4 a 6093 flores). La variación en el número de flores no está relacionada con el "vigor" o masividad de los individuos: un análisis de regresión mostró que el área basal sólo explicó 13 % de la variación en el número de flores ($No\ flores = 100.6 * AB + 438$, $F=13.3$, $P=0.00045$; Fig. 3.3a). Por lo tanto, el tamaño de la planta no es el único factor involucrado en la cantidad de flores que produce un individuo.

La eficiencia en la maduración de frutos (No frutos/No flores) es muy baja y sólo el 0.141 % (± 0.022) produce semillas ($n=120$, datos acumulados de 1987 y 1988). Este valor es bajo comparado con otras especies del género. Por ejemplo, *E. coca* y *E. novogranatense* tienen eficiencias de 0.84 y 0.39 respectiva-

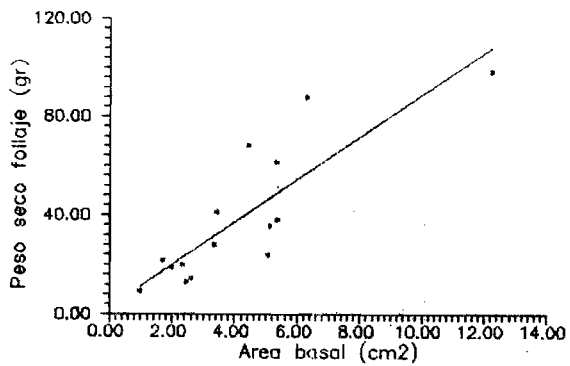


Figura 3.2. Análisis de regresión entre el área basal y el peso seco del follaje en individuos de E. havanense.

mente (Ganders 1979a). La eficiencia de E. havanense también es considerablemente menor al promedio de 187 spp. hermafroditas autoincompatibles: 0.22 ± 0.14 (Sutherland y Delph 1984).

Se han propuesto al menos cinco hipótesis, no mutuamente excluyentes, para explicar la diferencia entre el número de flores y el número de frutos: limitación de polinizadores (Bierzychudeck 1981, Schemske 1980, Willson y Schemske 1980); atracción de polinizadores (Schaffer y Schaffer 1979, Stephenson 1980, Willson y Rathcke 1974, Willson y Price 1977); compensación por variaciones en recursos o nivel de polinización ("bet hedging") (Bawa y Webb 1984, Stephenson 1980); y dos más que están relacionadas con la selección sexual, aborción selectiva y donación de polen (Bawa y Webb 1984, Janzen 1977, Stephenson 1981, Sutherland 1986a, 1986b, 1987, Sutherland y Delph 1984, Willson y Rathcke 1974, Willson y Price 1977). Cualquiera que sea la razón que explique este fenómeno en E. havanense, ésta parece estar actuando de manera más severa que en muchas otras especies.

Aunque el número de flores por individuo no difiere entre las plantas Pin y Thrum, la producción de frutos maduros es mayor en las plantas Thrum. Las plantas Pin producen en promedio 75 ± 14 frutos maduros, en cambio en las plantas Thrum este valor es de 140 ± 24 ($F=5.7$, $P=0.018$). Como en el caso de las flores, el modelo de regresión entre el área basal y el número de frutos maduros es significativo ($F=10.6$, $P=0.001$, Frutos maduros = $16.4*AB + 35.1$; Fig. 3.3b), sin embargo la proporción de la varianza explicada es muy pequeña ($r^2=0.062$). El tamaño de la

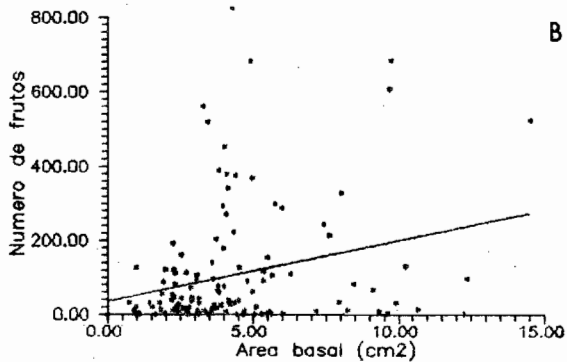
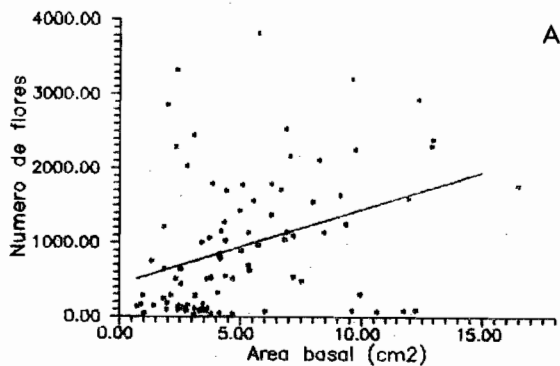


Figura 3.3. Análisis de regresión entre el área basal y el número de flores por planta (a) y el número de frutos maduros (b) en individuos de *E. havanense*.

planta tiene una influencia mínima sobre el número de flores y frutos maduros que se producen, y otros factores como la interacción con polinizadores, el herbivorismo, la disponibilidad de recursos y la historia de la planta podrían ser los principales determinantes de la fecundidad en esta especie.

FENOLOGIA Y FLORACION

E. hayanense florece de manera sincrónica y masiva como respuesta a las primeras lluvias del año. La respuesta es tan rápida y el periodo de floración tan corto, que el traslape con la floración de otras especies no es muy acentuado (Bullock 1986b, en prensa y obs. pers.). Los botones florales se forman durante la temporada de lluvias, sin embargo la floración ocurre hasta el principio de la siguiente temporada húmeda, como respuesta a las primeras lluvias del año. La floración ocurre entre una semana y 15 días después de las primeras lluvias de verano. La floración a nivel individual es efímera: cada planta tiene flores sólo durante 2.8 días (± 0.1). Del total de flores de un individuo, 70.8 % (± 1.9 ; $n=120$) son producidas en un sólo día. Las plantas están distribuidas de manera agregada (Pescador en prep. y obs. pers.) y entre las plantas de un parche hay una gran sincronía en el día de iniciación de la floración. Un sitio dado tiene flores durante un periodo de 5.7 días (± 0.9 ; $n=3$) y el 61.3% de todas las flores se concentra en el segundo día de la floración. Si se consideran los dos primeros días, el porcentaje sube a 83.8%, remarcando la alta sincronía y masividad de este

patrón. A nivel de la población (i.e. todos los parches analizados en este trabajo) la respuesta no es tan marcada; esto se debe probablemente a variaciones en la humedad entre los sitios. Otra fuente de variación en el despliegue floral es el patrón de lluvias. El régimen de precipitación en los años de 1987 y 1988 fue muy diferente, y esto a su vez provocó diferencias marcadas en la floración de E. havanense entre los dos años. Este punto será desarrollado más ampliamente en el siguiente capítulo.

BIOLOGIA FLORAL

Las flores de E. havanense son de color blanco cremoso, con cinco sépalos, cinco pétalos y dos grupos de cinco estambres. Uno de los grupos de estambres es opuesto a los pétalos y el otro, frecuentemente de estambres más cortos, opuesto a los sépalos. El ovario es súpero con tres cámaras, cada una con un óvulo, de los cuales normalmente sólo uno llega a producir semilla. El pistilo tiene tres estilos, cada uno con un estigma capitoso (cf. Fig. 3.1).

Las flores duran sólo un día y si no son polinizadas caen de la planta al día siguiente. La antesis ocurre en las primeras horas de la madrugada (0000 - 0200 h) y está acompañada de un fuerte aroma dulzón; poco tiempo después comienza la producción de néctar (≈ 0300 h).

Producción de néctar

Con el objeto de caracterizar y describir la dinámica de la producción de néctar, se embolsaron ramas con botones florales para evitar el acceso de los visitantes. El volumen de néctar fue medido con micropipetas de 1 μ l; la concentración del néctar, en equivalentes de sacarosa, fue estimada con un refractómetro de campo con compensación térmica (American Optical) y los miligramos de azúcar por flor se estimaron de acuerdo a la metodología propuesta por Bolten *et al.* (1979). El muestreo se realizó cada hora desde las 0230 hasta las 1400 h, cuando la producción de néctar había cesado y las flores tenían una apariencia marchita. La muestra consistió en 6 plantas, 3 de cada morfo. En cada hora se usaron aproximadamente 10 flores por planta, haciendo un total de 579 flores revisadas. Las flores de esta especie son muy frágiles y la medición del néctar daña mucho la flor, por lo tanto cada flor fue usada sólo una vez y los resultados se presentan como néctar acumulado a lo largo del tiempo.

En la figura 3.4 se muestran las curvas promedio de néctar acumulado para las plantas Pin y Thrum. Las curvas son muy parecidas y puede apreciarse que el néctar comienza a acumularse desde muy temprano, alcanzando un máximo de 0.63 (\pm 0.09) y 0.66 (\pm 0.21) μ l/flor en las plantas Pin y Thrum, respectivamente ($t=0.506$, $P>0.62$, N.S.), alrededor de las 0700-0730 h. Después, hay una caída drástica en el volumen de néctar acumulado, hasta que cesa la producción alrededor de las 1400 h.

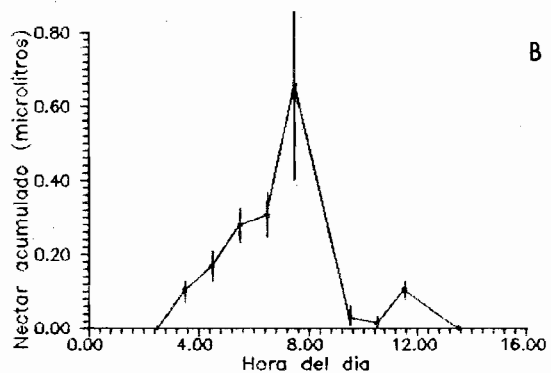
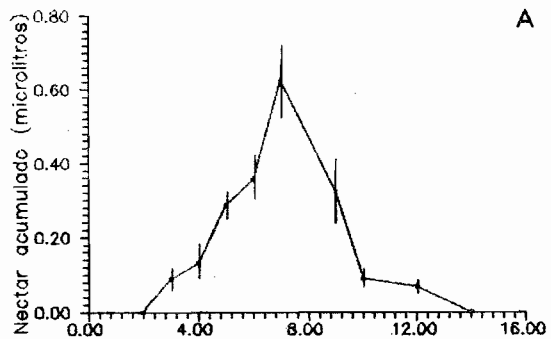


Figura 3.4. Curvas de acumulación de néctar para individuos de E. nayanense. La figura a) corresponde al promedio por flor para plantas con flores Thrum y b) con flores Fin.

Esta disminución podría obedecer a dos razones: 1) conforme transcurre el día la temperatura incrementa y el néctar se evapora. De ser esto cierto, deberíamos esperar que la concentración aumentara a lo largo del día; y 2) el néctar, al no ser consumido, es reabsorbido por la flor con lo que la concentración tendería a mantenerse constante. Las estimaciones de la variación en la concentración de néctar se ajustan a la segunda de estas alternativas: un análisis de regresión, con los datos acumulados para las seis plantas, mostró que la concentración del néctar es independiente de la hora ($F=1.23$, $P>0.50$) y la concentración promedio a lo largo del día es de 32.96 % (± 0.94 ; $n=27$).

La posibilidad de secreción adicional de néctar como respuesta al consumo por visitantes (cf. Gill 1988) no puede ser descartada, ya que el diseño empleado no permitió evaluar este fenómeno.

En la estimación de la cantidad de azúcar producida por flor, sólo se incluyeron los datos de las horas donde la acumulación de néctar fue máxima. En promedio las flores producen 0.22 mg (± 0.03) de azúcar por flor ($n=53$).

Una comparación entre el néctar de plantas polinizadas por abejas y el de E. havanense (Cuadro 3.1), muestra que los valores promedio de cantidad de azúcar, volumen y concentración caen dentro de un intervalo de confianza (al 90%) del promedio de 7 especies polinizadas por abejas. Esto concuerda con el hecho de que las flores de E. havanense son polinizadas por abejas.

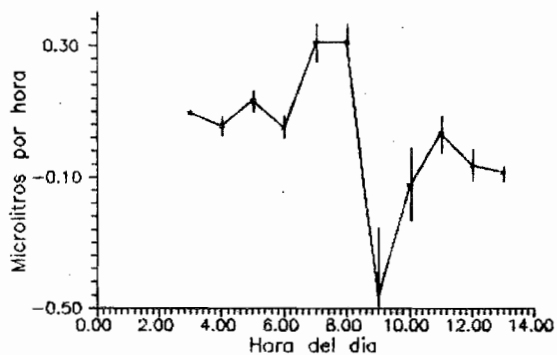


Figura 3.5. Tasa promedio de producción de néctar por flores de E. havanense. Los datos son los promedios por flor para seis individuos (tres Pin y tres Thrum).

Cuadro 3.1. Comparación del volumen del néctar y cantidad y porcentaje de azúcar en flores típicamente polinizadas por abejas y E. havanense. Los valores de la columna de abejas son los promedios para 7 especies cuya distribución altitudinal no rebasa los 2400 msnm (Cruden et al. 1983a). Los valores son promedio \pm un intervalo de confianza al 90%

	ABEJAS	<u>E. havanense</u>
mg/flor	1.04 \pm 2.67	0.22 \pm 0.41
μ l/flor	2.51 \pm 5.71	0.64 \pm 1.35
% de azúcar	34.90 \pm 14.39	32.96 \pm 8.33

La producción total de néctar por flor de E. havanense es baja, aún para una especie polinizada por abejas, por lo que podría pensarse que estas flores son poco atractivas para un polinizador. Sin embargo, la concentración de azúcar y la floración sincrónica y masiva podrían compensar la limitada producción de néctar por flor.

El momento en que se inicia la secreción del néctar, así como la tasa a la que se secreta, han sido interpretados como un mecanismo relacionado con la protección del néctar contra ladrones y con los períodos de actividad de los polinizadores (Búrquez y Corbet ms., Cruden et al. 1983b, Eguiarte y Búrquez 1987, Martínez del Río y Búrquez 1986). De acuerdo con lo anterior, se esperaría que en plantas donde el néctar no está protegido, la tasa de secreción fuera muy alta justo antes del principio de la actividad de los polinizadores. En E. havanense la producción de néctar comienza entre 5 y 6 horas antes de la iniciación de la actividad de los polinizadores. Durante este período la planta es visitada por gran cantidad de palomillas que

actúan como ladrones de néctar. Sin embargo, en estas horas (0200-0600 h), la tasa de secreción es muy baja por lo que la disponibilidad de néctar es reducida (Fig. 3.5). A partir de las 0600 h, la secreción se incrementa drásticamente, de tal manera que la máxima acumulación de néctar ocurre entre las 0700 y las 0800 h, justo antes del inicio de la actividad de los polinizadores (0800-0830 h). Si el néctar no es colectado, éste es reabsorbido a una tasa muy alta que después disminuye a lo largo del día (Fig. 3.5). Este patrón podría funcionar como un mecanismo que previene el consumo de néctar por ladrones y asegura una recompensa considerable cuando los visitantes legítimos principian a forrajear o bien, la reutilización de los recursos cuando éstos no han sido gastados.

Dehiscencia de las anteras

En *E. havanense* la exposición del polen, a través de la apertura de las anteras de una flor, es un proceso gradual que requiere de varias horas para completarse. Un censo del número de anteras abiertas por flor realizado en 13 plantas (6 Thrum y 7 Pin, \approx 20 flores por planta cada hora), mostró que una flor tarda, en promedio, 3.5 horas en abrir todas sus anteras. La dehiscencia de las anteras comienza aproximadamente a las 0630 h y para las 1000 h todo el polen de una flor ha sido expuesto (Fig. 3.6). El proceso es similar entre los individuos Pin y Thrum. Este resultado permite asegurar que la transferencia de polen y la fecundación ocurren durante las primeras horas de la

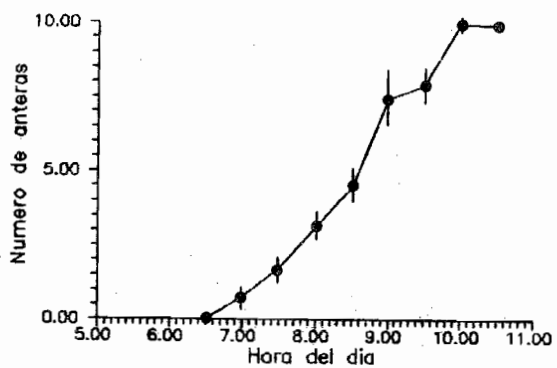


Figura 3.6. Patrón de apertura de anteras en E. havanense. Los datos son los promedios por flor de 13 plantas (seis Thrum y siete Pín).

mañana. Antes de las 0630 h no hay polen disponible y después de las 1400-1500 h las flores se han marchitado, por lo tanto podría pensarse que los polinizadores de esta especie son los visitantes diurnos (principalmente abejas). Sin embargo, si el polen se mantiene viable durante más de un día y los estigmas son receptivos desde la antesis, cabría aun la posibilidad de que las palomillas tuvieran algún papel en la fecundación antes de las 0630 h.

Visitantes florales

La lista de visitantes a las flores de E. havanense fue establecida a partir de censos diurnos realizados en 14 plantas durante las horas de mayor actividad de los polinizadores (0830-1430 h), en la floración natural de 1988. Los censos se efectuaron cada 15 minutos en una sección, previamente establecida, de la planta bajo observación. El número de flores en cada sección de muestreo se conocía de antemano. En total se completaron 84 h de observación. Se registraron todos los visitantes al inicio del censo y los que llegaron en un período de 5 minutos; en cada caso se anotó la especie o se hicieron colectas de especímenes para su identificación posterior. También se anotó el morfo y el número total de flores de la planta. Además, se hicieron censos similares en 24 plantas inducidas a florecer (mediante el riego artificial) antes del período de lluvias de 1988, con un total de 144 h de observación. Por último, se completaron 60 h de observación nocturna en 5 plantas más.

Cuadro 3.2. Visitantes a las flores de E. havanense (N=8745).

APIDAE

Trigona hellwegeri
Trigona frontalis
Trigona buyssoni
Trigona nigra
Trigona fulviventris
Trigona orizabaensis
Euglossa viridisima

ANTHOPHORIDAE

Xylocopa mexicanorum
Xylocopa muscaria
Xylocopa fimbriata
Centris eisenii
Ceratina capitosa
Ceratina sp. 1
Ceratina sp. 2

MEGACHILIDAE

Megachile frugalis
Megachile sp.

HALICTIDAE

Augochloropsis pallitarsis

EUMENIDAE

Eumenes sp

VESPIDAE

Polybia occidentalis

SYRPHYDAE

sp 1

sp 2

ARCTIIDAE

sp 1

LYCAENIDAE

sp 1

sp 2

En el Cuadro 3.2 se muestra la lista de los visitantes a las flores de E. havanense. En total se registraron 8745 visitas en los censos diurnos; de éstas 94% correspondieron a himenópteros, y el 6% restante se repartió entre mariposas y dípteros principalmente. En las observaciones nocturnas sólo se registraron visitas de palomillas, principalmente de la familia Arctiidae.

Por su tamaño y comportamiento de forrajeo, la mayoría de los visitantes pueden ser considerados polinizadores. De esta categoría deben ser excluidas Trigona buyssoni, una de las especies de Syrphidae y las palomillas nocturnas, ya que por su reducido tamaño y poca movilidad, o bien por la ausencia de polen en las flores durante sus horas de visita, difícilmente podrían haber actuado como polinizadores.

En términos numéricos, las trigonas fueron el grupo más importante; estas abejas contribuyeron con el 86% de las visitas y una sola especie, I. hellwegeri, con el 55% del total. Si el número relativo de visitas es un buen indicador de la cantidad de polen removido, entonces los vectores de polen más importantes son el grupo de las trigonas, principalmente I. hellwegeri. Otro grupo que puede ser muy importante es el de las Anthophoridae. Estas abejas se mueven mucho entre las plantas de un parche y tienen la capacidad de volar entre parches, por lo que su papel en el movimiento de polen entre individuos no emparentados podría ser crucial.

Sistema de compatibilidad

En la mayoría de las plantas heterostilicas el dimorfismo floral está acompañado de un sistema gametofítico de incompatibilidad (Ganders 1979b, Lewis 1979). Los loci de ambos atributos están ligados en un supergene que segrega como un factor Mendeliano simple (Maynard Smith 1989), por lo que las polinizaciones homomórficas no producen semillas. Sin embargo, existen casos derivados donde el sistema de incompatibilidad se ha perdido (Barret y Shore 1987, Ganders 1979b, Glover y Barrett 1986).

Aunque existen estudios donde se ha mencionado que en E. havanense sólo las polinizaciones heteromórficas producen semillas (Zapata y Arroyo 1978), es necesario determinar el sistema de compatibilidad en las poblaciones de Chamela, ya que otras especies heterostilicas presentan variación entre sitios

(p.ej. Turnera ulmifolia, Barret y Shore 1987; Eichhornia paniculata, Glober y Barret 1986; Palicourea fendleri, Sobrevilla et al. 1983).

El sistema de compatibilidad de E. havanense fue determinado a través de polinizaciones a mano. Los experimentos se llevaron a cabo durante la floración natural de 1988 y consistieron en la aplicación de tres tratamientos por individuo (n=13, 7 plantas Thrum y 6 plantas Pin):

Tratamiento 1: Polinizaciones entre individuos del mismo morfo (n=15 flores por individuo; 195 flores en total).

Tratamiento 2: Polinizaciones entre individuos con morfos diferentes (n=15 flores por individuo; 195 flores en total).

Tratamiento 3: Polinización natural (n=30 flores por individuo, 390 flores en total).

En los tratamientos 1 y 2 los experimentos se realizaron sobre flores que habían sido embolsadas desde la etapa de botón para prevenir las visitas de los polinizadores naturales. Una vez realizadas las polinizaciones, las flores utilizadas en los tratamientos 1 y 2 fueron embolsadas nuevamente hasta que dejaron de ser receptivas (1 día). En estos tratamientos se polinizaron 15 flores con polen xenógamo cuya identidad dependía del tratamiento respectivo. En el control las flores se dejaron expuestas a los polinizadores naturales. Las flores fueron marcadas con pequeñas tiras de aluminio y revisadas a los cinco días de efectuado el experimento y después, a intervalos de una semana hasta que los frutos maduraron.

Las variables analizadas fueron el número de frutos iniciados y el número de frutos maduros. Como frutos iniciados se consideró el número de frutos a los cinco días, ya que todas las flores que no fueron polinizadas caen de la planta en ese periodo. Se consideró a un fruto como maduro cuando su color cambió de verde a rojo intenso.

Los resultados fueron analizados como la proporción de las flores que produjeron frutos en cada tratamiento. A todos los valores se les aplicó la transformación arco-seno para corregir la distribución de las varianzas (Steel y Torrie 1980).

En el cuadro 3.3 se presentan los promedios de eficiencia en la producción de frutos iniciados y maduros. Claramente las polinizaciones entre flores del mismo morfo no producen frutos de ninguna de las dos categorías; además, en ambos casos, este tratamiento difiere significativamente de los otros dos.

Cuadro 3.3 Promedios de eficiencia en la producción de frutos iniciados y maduros para los tratamientos de polinización. Los valores son las proporciones reales (frutos/flores). Los tratamientos con la misma letra no difieren significativamente.

	TRATAMIENTO	PROMEDIO	
Frutos Iniciados	1 Mismo morfo	0.000	a
	2 Entre morfos	0.362	b
	3 Natural	0.191	b
		F=16.315, P<0.0001	
Frutos Maduros	1 Mismo morfo	0.000	a
	2 Entre morfos	0.267	b
	3 Natural	0.154	b
		F=13.756, P<0.0001	

Por lo tanto, podemos concluir que E. havanense tiene un sistema de incompatibilidad que previene la producción de frutos y semillas cuando las polinizaciones son homomórficas; este mecanismo está reforzado por el dimorfismo floral que aumenta el flujo direccional de polen (Ganders 1979b, Ornduff 1975).

FRUCTIFICACION Y DISPERSION

En esta especie la fenología del patrón de floración determina completamente la del patrón de fructificación. El tiempo que transcurre entre la floración y la fructificación es muy constante entre las plantas (21.0 ± 0.7 días, $n=45$), por lo que la fructificación es a su vez sincrónica y masiva. Una vez maduros, los frutos son pequeñas drupas de color rojo intenso, por lo que la planta presenta un síndrome típico de dispersión por aves. En el cuadro 3.4 se presentan las principales características de los frutos y semillas de E. havanense. Los principales frugívoros que visitan esta planta son Ortalis poliocephala, Myarchus tuberculifer, Trogon citreolus, Cyanocorax sanblasiana y Cyanocompsa parellina (Gryj 1990). Una descripción más detallada de la biología de la dispersión de los frutos y la dinámica de las semillas de E. havanense puede encontrarse en Gryj (1990).

Las semillas dispersadas son ávidamente consumidas por depredadores y sólo una proporción muy baja logra germinar (Gryj 1990, y obs. pers.). Si las condiciones de humedad son adecuadas,

la germinación ocurre aproximadamente una semana después de que las semillas han llegado al suelo. Todas las semillas que no logran germinar mueren por desecación o son atacadas por patógenos o depredadores por lo que no hay formación de un banco de semillas (obs. pers.). Las plántulas crecen durante el resto de la temporada de lluvias y aparentemente su sobrevivencia durante la sequía depende del tamaño alcanzado durante los primeros meses de crecimiento.

Cuadro 3.4. Características morfológicas de los frutos y semillas de *E. havanense*. (Tomado de Gryj 1990.)

	PROMEDIO
FRUTOS	
Longitud	7.3 mm
Diámetro	5.1 mm
Peso	0.137 g
SEMILLAS	
Longitud	6.5 mm
Diámetro	3.1 mm
Peso	0.047 g

Podemos concluir que *E. havanense* es una especie polinizada por insectos diurnos, principalmente himenópteros. Las características y el patrón de producción del néctar, la dinámica de apertura de las anteras y los censos de visitantes apoyan esta idea. El sistema de cruce heterostílico, así como la presencia de un sistema de incompatibilidad, genera una dependencia absoluta sobre los polinizadores, ya que sólo la fecundación heteromórfica es capaz de producir semillas. Por lo tanto es fácil imaginarse que una polinización exitosa podría convertirse en una presión de

selección importante en esta especie. Asimismo, aspectos relacionados con el patrón de floración, como su comportamiento proléptico, sus altos niveles de depredación de semillas y su hábito de dispersión ornitófilo, señalan la enorme importancia del patrón de floración de E. havanense en su interacción con varios grupos de animales.

CAPITULO IV

SELECCION NATURAL FENOTIPICA SOBRE EL PATRON DE FLORACION DE Erythroxylum havanense Jacq. (ERYTHROXYLACEA).

CONTENIDO	Página
INTRODUCCION.....	46
METODOS.....	48
RESULTADOS.....	52
DISCUSION.....	65

INTRODUCCION

La mayoría de las hipótesis propuestas para explicar el patrón de floración sincrónico y masivo (floración en "big-bang") están basadas en argumentos de evolución por selección natural (Auspurger 1978, 1979, 1980, Baker 1959, Bawa y Beach 1981, Beach y Bawa 1980, Beattie 1971, Beattie et al. 1973, Borchert 1983, Gentry 1974, Heinrich y Raven 1972, Janzen 1969, 1970, Opler et al. 1976; Stern y Roche 1974; Whitehead 1969). Este patrón está caracterizado por una alta sincronía en la floración entre y dentro de los individuos de una población, lo que genera un efecto de masividad. En teoría, los individuos que florecen en sincronía con la población son más visitados por los polinizadores, incrementan sus tasas de remoción y deposición de polen, aumentan la tasa de fecundación cruzada, tienen más oportunidades de encontrar consortes, e incrementan la probabilidad de dejar semillas sanas ya que comparten los riesgos de depredación con otros individuos. Todo esto se traduce en un incremento en su adecuación. De acuerdo con lo anterior, la selección natural actuará negativamente sobre los individuos que florecen asincrónicamente a través de una reducción en su fecundidad.

El destino evolutivo de este patrón de floración depende, en teoría, de la intensidad y dirección de la selección natural que actúa sobre los individuos que florecen asincrónicamente y de la magnitud de la varianza genética aditiva de la respuesta de

floración (Endler 1986, Fisher 1930). Ya que el patrón de floración en "big-bang" se caracteriza por una reducida varianza en la respuesta de floración, se ha considerado que este patrón es el resultado de presiones de selección que actuaron en el pasado (Auspurger 1978, 1981) y que agotaron la varianza genética aditiva. Sin embargo, en la mayoría de los casos la sincronía no es perfecta y, por lo tanto, es posible que la selección natural esté actuando en el presente. Es decir, cada periodo de floración puede considerarse como un episodio de selección y se esperaría un cambio en la distribución fenotípica del atributo después del evento selectivo.

Es necesario estimar la intensidad de la selección natural que actúa sobre el patrón de floración en "big-bang" para evaluar cualquiera de las hipótesis propuestas para explicarlo y hacer predicciones sobre su destino evolutivo.

El objetivo de este trabajo es describir la variación natural fenotípica en los atributos asociados con el patrón de floración sincrónico y masivo de *E. havanense*, así como evaluar la dirección y fuerza de la selección natural fenotípica que está actuando sobre la respuesta de floración.

MÉTODOS

La variación en el día de iniciación de la floración se evaluó por medio de experimentos de inducción de la floración. En Mayo de 1987, antes de la época de lluvias, se realizaron experimentos de riego artificial en 30 individuos seleccionados al azar en siete sitios de la estación. Estos experimentos se repitieron en Mayo de 1989 en 34 plantas más. Cada individuo fue inducido a florecer por medio de un riego inicial de 20 l de agua seguido por riegos de 10 l cada tercer día hasta que la planta floreció. Este diseño permitió determinar la variación en el día de iniciación de la floración (respuesta de floración) cuando se ha removido la varianza debida a la heterogeneidad ambiental.

El patrón de floración y la variación natural en la sincronía se determinaron en plantas que florecieron como respuesta a las primeras lluvias de 1987 y 1988. Las plantas en las que se realizaron estas observaciones fueron seleccionadas de tres sitios dentro de la Estación de Biología Chamela (En las veredas Tejón, Camino Antiguo Sur y Eje Central), separados al menos por 0.5 km en línea recta. Los sitios se seleccionaron por su alta densidad de individuos de *E. havanense*, por su cercanía a la estación y por la presencia de cañadas, sitios planos y pendientes, de manera que representaran las condiciones prevalentes en las que se encuentra esta especie en la zona. En el mes de mayo de 1987 se marcaron 30 plantas en los tres sitios (10 plantas por sitio), se hizo un mapa de la localización de cada planta y se estimó su área basal por medio de un vernier. A

partir de las primeras lluvias de ambos años (julio 16 de 1987 y junio 26 de 1988), se realizaron visitas diarias a todas las plantas hasta que comenzó la floración. Se hicieron conteos del número de flores presentes por día por planta hasta que la floración concluyó. Los frutos iniciados fueron contados cinco días después de que la floración terminó. La demografía y el destino de todos los frutos inmaduros fue seguida por medio de censos diarios hasta que estos maduraron y fueron colectados de cada planta. Los registros de las lluvias utilizados en los análisis se tomaron de la estación meteorológica de Chamela.

Para evaluar la existencia de selección natural fenotípica sobre la sincronía en la floración de E. havanense, se utilizaron los métodos propuestos por Lande y Arnold (1983) y Arnold y Wade (1984a, 1984b). Estos métodos se basan en modelos de regresión entre los atributos considerados y la adecuación relativa de cada individuo. La adecuación relativa individual (w_i) se define como:

$$w_i = W_i / \bar{w}$$

donde W_i es la adecuación absoluta individual y $\bar{w} = \sum W_i / n$ la adecuación promedio (n es el número de individuos). En este trabajo se utilizó el número de frutos maduros (x) como una medida de la adecuación absoluta de los individuos. Esta variable fue transformada a $\sqrt{x+1}$ para normalizar los datos y después se calculó la adecuación relativa para cada individuo (Schemske y Horvitz 1989). El atributo considerado fue la respuesta de floración individual (z). Esta respuesta se evaluó como la diferencia absoluta (días) entre el inicio de la floración de

cada planta y el pico de floración dentro de cada sitio. Si la floración dentro de un sitio tuvo dos picos separados por un intervalo sin flores, entonces cada planta fue referida al pico más cercano a su floración. De acuerdo con este índice, las plantas que tienen un valor de uno florecieron en sincronía con la población. Mientras mayor es el valor, más asincrónica fue la planta al florecer.

A partir de un análisis univariado de selección se calcularon los parámetros relevantes en la estimación de la selección natural: a) el diferencial de selección (\bar{S}), que estima el cambio en el valor promedio del atributo antes y después de la selección; b) la intensidad de la selección (i), que describe el cambio promedio de la característica en unidades de desviación estándar fenotípica; c) el gradiente de selección direccional (β), que cuantifica la fuerza y dirección de la selección direccional; y por último, d) el gradiente de selección estabilizadora y/o diversificadora (τ), que cuantifica la fuerza y dirección de la selección estabilizadora o disruptiva. Los gradientes de selección (β , τ) pueden ser expresados en términos de desviaciones estándar fenotípicas para facilitar su interpretación (Lande y Arnold 1983). La fuerza de la selección direccional β , se estimó a partir de una regresión entre la adecuación relativa y la sincronía en la floración (z):

$$w = \beta(z) + \text{error}$$

El gradiente de selección estabilizadora/diversificadora se estimó a partir del coeficiente de regresión parcial entre la

adecuación relativa y el término cuadrático del atributo (z^2) (Lande y Arnold 1983):

$$w = \beta_2(z) + \gamma(z^2) + \text{error}$$

El diferencial de selección se obtiene de la covarianza entre la adecuación relativa y el atributo considerado:

$$S = \text{Cov}(z, w)$$

El diferencial de selección, estandarizado por la desviación estándar del carácter, es igual a la intensidad de la selección:

$$i = S/\sigma$$

Estos parámetros fueron usados para cuantificar cómo actúa la selección natural para modificar la distribución fenotípica en la respuesta de floración (sincronía).



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

RESULTADOS

La masividad del patrón de floración en "big-bang" depende de dos componentes: a) la sincronía entre los individuos de una población en el día de iniciación de la floración; y b) de la duración individual del período de floración. Mientras más sincrónica sea la iniciación de la floración en una población y menor el número de días con flores por individuo, el efecto de masividad (No flores/tiempo) será más acentuado. Los experimentos de inducción de la floración mostraron que la sincronía en la floración es muy marcada entre los individuos de *E. havanense*. Los individuos florecieron a los 7.9 ± 0.2 días después del primer riego artificial ($n=62$, datos acumulados de 1987 y 1988). En ambos años la floración se inició con una diferencia máxima de dos días entre la primera y la última planta en responder (Fig. 4.1). La poca variación en la respuesta de floración sugiere que existe un componente genético para esta característica. Sin embargo, cuando se comparó esta respuesta entre los años se observó una variación marcada (cf. Fig. 4.1), lo que podría señalar que la influencia del ambiente no es despreciable. En 1987 la floración se inició 6.5 ± 0.1 días después del riego, en cambio en 1988 este período se extendió, significativamente, a 9.3 ± 0.1 días (Prueba de Kruskal-Wallis, $H=47.24$, $P<0.0001$).

El número de días con flores también mostró variaciones marcadas entre los años. Las plantas inducidas tuvieron flores durante $2.4 (\pm 0.1)$ y 3.3 días (± 0.2) en 1987 y 1988 respectivamente (Prueba de Kruskal-Wallis, $H=19.3$, $P<0.0001$).

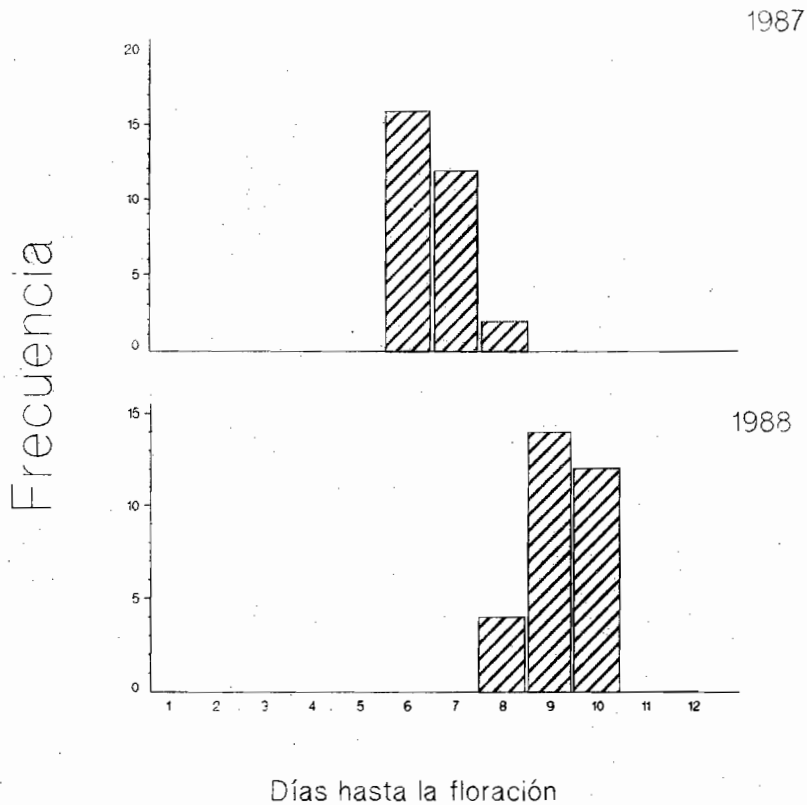


Figura 4.1. Número de días transcurridos hasta el inicio de la floración en individuos de *E. havanense* sometidos a riegos experimentales en 1987 (n=30) y 1988 (n=34). El primer riego se aplicó en el día cero.

Este resultado fue consistente con el del día de iniciación de la floración, produciendo una sincronía y masividad más laxas en 1988. Los patrones de floración en condiciones naturales siguieron la misma tendencia que en los experimentos de inducción, pues 1987 se caracterizó por ser un año con una sincronía y masividad marcadas, mientras que en 1988 el comportamiento fué más errático (Fig. 4.2).

En general, en la floración natural la sincronía no fue tan marcada. La diferencia entre la primera planta en florecer y la última fue de 6 días en 1987 y de 12 días en 1988 (cf. Fig. 4.2). Estos resultados contrastaron fuertemente con el valor de tres días, encontrado en los experimentos de inducción. Es posible que la variación dentro de cada año se deba a la heterogeneidad ambiental entre los sitios, de tal manera que las diferencias en el suelo (p.ej. textura, grado de compactación, o composición), pendiente y orientación, podrían hacer que las plantas se hidrataran diferencialmente. Sin embargo, esto no excluye la existencia de variación individual en el umbral de respuesta de la floración. Por otro lado, es muy probable que las diferencias entre los años tengan su origen en los patrones de lluvia particulares de cada año. En 1987 las primeras lluvias fueron más intensas y homogéneas, lo que provocó que el estímulo inicial para la floración fuera más fuerte. Las primeras lluvias de 1988, en cambio, fueron de menor intensidad y más erráticas, por lo que es muy probable que el suelo se fuera hidratando de manera gradual generando una respuesta menos sincrónica (Fig. 4.3).

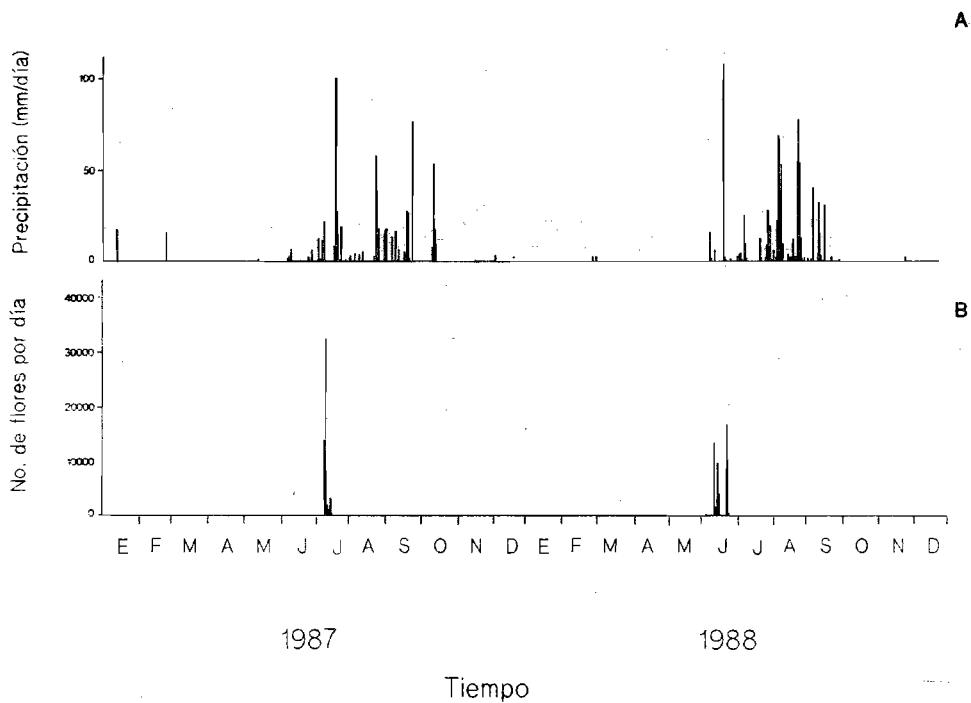


Figura 4.3. Patrones de lluvia en la Estación de Biología Chameia en 1987 y 1988 (A) y patrones de floración de E. havanense durante los mismos años (B).

Esta diferencia entre los años se reflejó también en el período de floración individual. Este período fue significativamente menor en 1987 (2.4 ± 0.01 días) comparado con 1988 (3.1 ± 0.13 ; Prueba de Kruskal-Wallis, $H=12.1$, $P<0.0001$).

La disminución en la sincronía y el aumento en el período de floración individual, tuvieron consecuencias marcadas sobre la masividad de la floración. En 1987, el año con la mayor sincronía y el menor período de floración por individuo, se observa que la masividad es muy acentuada: 86.4% de las flores se produjeron en los dos primeros días de la floración y el otro 13.6% restante se repartió en cinco días más (Fig. 4.4). En 1988, la pérdida parcial de sincronía y el aumento en el período de floración por individuo generaron una disminución marcada en el efecto de masividad. En este año la producción de flores estuvo repartida principalmente en cuatro días, cada uno con más de 16% de las flores (cf. Fig. 4.4). La comparación del número de flores producidas por día entre los tres sitios censados, mostró un patrón similar al descrito anteriormente (Fig. 4.5). Durante 1987 hubo una sincronía marcada en los tres sitios muestreados, este patrón se modificó sustancialmente en 1988, ya que hubo al menos dos eventos mayores de floración y la sincronía no fue tan clara.

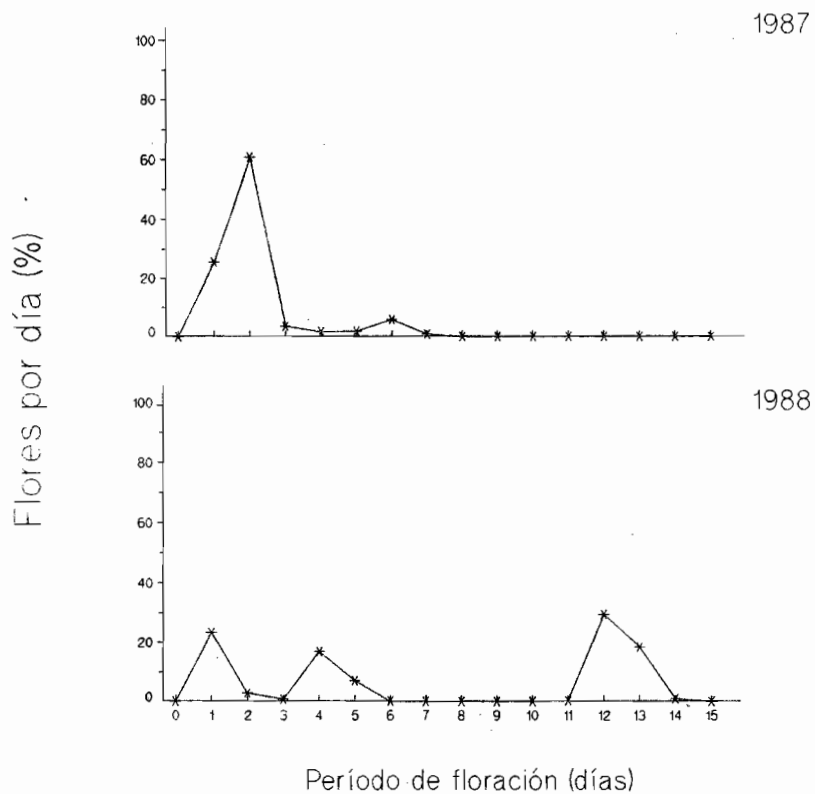


Figura 4.4. Patrones de floración natural en la población de E. havanense de Chamela durante 1987 y 1988. La población se considera como la suma de los tres sitios estudiados (n=60). En 1987 la floración ocurrió del 16 al 21 de junio, mientras que en 1988 fue del 26 de junio al 9 de julio.

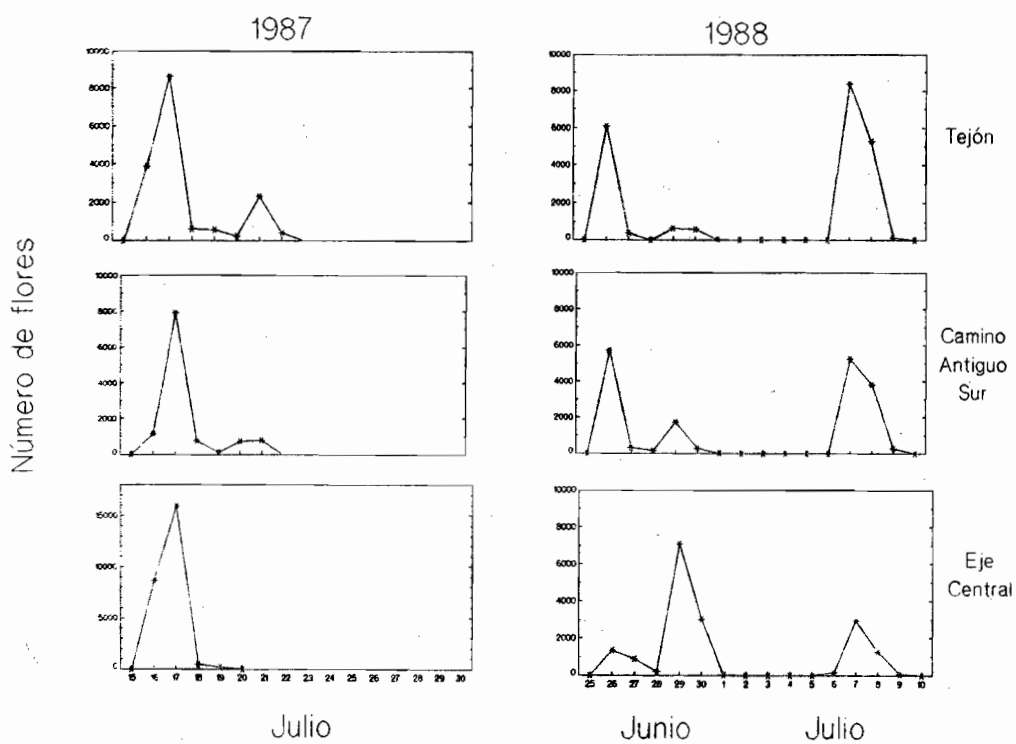


Figura 4.5. Patrones de floración natural en los tres sitios estudiados en la Estación de Biología Chamela durante 1987 y 1988 (n=60).

Supuestamente las ventajas de la floración en "big-bang" dependen de la sincronía y masividad en la presentación de las flores. De acuerdo con lo anterior, podríamos esperar que el éxito en la producción de semillas sea mayor en aquellos años en los que el patrón de floración es más sincrónico y masivo. Los datos no apoyan esta predicción: la adecuación de las plantas, medida en términos del número promedio de frutos iniciados o maduros, no difiere significativamente entre el año con sincronía y masividad marcadas (1987) y el año con patrones de floración más laxos (1988; Cuadro 4.1).

Si se analiza un indicador de la eficiencia en la producción de frutos (No frutos/No flores), ya sea iniciados o maduros, se observa que las diferencias entre los años tampoco son significativas (Cuadro 4.2). Los resultados anteriores indican que las diferencias en el patrón de floración entre los años no

Cuadro 4.1. Valores promedio y comparación del número de flores y frutos en individuos de E. havanense muestreados en 1987 y 1988.

	PROMEDIO \pm E.E.	F	P
FLORES			
1987	1020 \pm 193	0.707	0.413
1988	1321 \pm 301		
FRUTOS INICIADOS			
1987	191 \pm 50	0.251	0.623
1988	224 \pm 40		
FRUTOS MADUROS			
1987	104 \pm 29	1.851	0.179
1988	164 \pm 32		

Cuadro 4.2. Eficiencias promedio en la producción de frutos iniciados y maduros en individuos de E. havanense muestreados en 1987 y 1988 (n=30).

EFICIENCIA	PROMEDIO ± ERROR ST.	F	P
FRUTOS INICIADOS		0.538	0.473
1987	0.198 ± 0.028		
1988	0.225 ± 0.024		
FRUTOS MADUROS		1.887	0.174
1987	0.118 ± 0.019		
1988	0.156 ± 0.019		

tuvieron efectos sobre la adecuación de las plantas. Es posible que este resultado sea una consecuencia de la gran variación en el número de frutos producidos por planta en cada año, de tal manera que el promedio esconda las diferencias entre plantas que florecieron sincrónica y asincrónicamente. Este problema es considerado explícitamente por el análisis de selección natural.

El hecho de que la respuesta de floración sea distinta entre los años no permite hacer un análisis de los datos en conjunto, y cada año debe analizarse por separado. Sin embargo, en el análisis de selección sólo se incluyeron los datos de 1988, ya que en este año la variación en el día de iniciación de la floración fue muy grande. En contraste, en 1987 la variación es tan reducida que no permite utilizar los métodos de regresión ya que sólo dos plantas florecieron fuera de sincronía.

La adecuación promedio durante 1988 fue de 11.0 frutos (adecuación promedio sin transformar = 11.1). Este valor fue usado para calcular la adecuación relativa de cada individuo, de la manera indicada en los métodos. Los resultados señalan que

Cuadro 4.3. Gradientes de selección direccional (β) y estabilizadora o diversificadora (r) para el día de iniciación en la floración en individuos de *E. havanense*. También se presentan los gradientes estandarizados. Los valores entre paréntesis son los errores estándar.

GRADIENTES DE SELECCION		GRADIENTES ESTANDARIZADOS	
β	r	β^*	r^*
- 0.133 ** (0.053)	0.046 n.s. (0.031)	- 0.254 ** (0.102)	0.169 n.s. (0.112)

** = $P < 0.001$

durante 1988 hubo selección direccional sobre la respuesta de floración (Cuadro 4.3). El coeficiente β fue negativo, lo que indica que la selección está favoreciendo los valores reducidos del día de iniciación de la floración, es decir, a los individuos más sincrónicos. La selección sobre la respuesta de floración es intensa, el gradiente de selección estandarizado β^* , indica que un cambio de una desviación estándar en el día de iniciación de la floración genera un cambio de 25.4% en la adecuación.

Los gradientes de selección estabilizadora/diversificadora no fueron significativos, por lo que puede concluirse que estos tipos de selección no están actuando sobre la respuesta de floración. En el Cuadro 4.4 se muestran los valores estimados del diferencial de selección (S) y de la intensidad de la selección (i). Ambos coeficientes son negativos, lo que indica que el cambio en el valor promedio del carácter fue hacia valores más pequeños, es decir, favoreció a los individuos que florecieron en sincronía. La intensidad de la selección fue de tal magnitud que

Cuadro 4.4. Diferencial de selección e intensidad de la selección sobre el día de iniciación de la floración en individuos de *E. havanense*.

DIFERENCIAL DE SELECCION	(S)	- 0.503	**
INTENSIDAD DE LA SELECCION	(i)	- 0.258	

** = $P < 0.001$, coeficiente de Spearman

generó un cambio de - 0.258 desviaciones estandar en el valor promedio del día de iniciación de la floración (Cuadro 4.4).

Aunque los resultados indican selección direccional significativa sobre la respuesta de floración, la varianza en el día de inicio de la floración sólo explica 18% de la variación en la adecuación relativa. Por lo tanto, parece ser que, además de la sincronía, existe un conjunto de factores involucrados en el número de frutos que produce una planta.

Las plantas que florecieron en sincronía (día 1) tuvieron valores de adecuación relativa significativamente más altos que aquellas que florecieron cuatro o siete días después del pico de la población (Fig. 4.6).

En resumen, los resultados indican que hay una fuerte selección direccional que favorece a los individuos que presentan valores de día de iniciación de la floración cercanos a (o en) la moda, es decir, que florecen en sincronía.

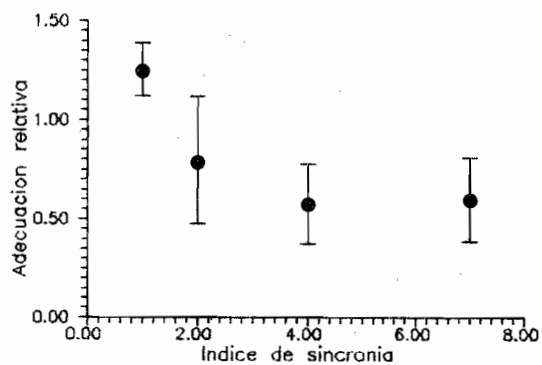


Figura 4.6. Promedios de adecuación relativa (\pm error estándar) en individuos de *E. havanense* en función del índice de sincronía. Este índice se calculó como el número de días entre el inicio de la floración de cada planta y pico de la población en 1988.

DISCUSION

En este trabajo se demostró la existencia de selección natural fenotípica sobre la respuesta de floración de E. havanense. Los individuos que florecen en sincronía con la moda de la población incrementan su adecuación con respecto a aquellos que florecen asincrónicamente. Esta ventaja se expresa como un aumento en la fecundidad, un componente muy importante de la adecuación. La interpretación evolutiva de estos resultados descansa en dos supuestos: la primera es que la variación en fecundidad está correlacionada con la adecuación total del individuo, es decir que aquellos individuos que producen más semillas tienen mayor probabilidad de dejar sus genes representados en la siguiente generación. La segunda, es que la respuesta de floración tiene una heredabilidad diferente de cero.

Con respecto a la primera suposición, existen datos para apoyar que la fecundidad de los individuos tiene impactos demográficos. Por ejemplo, Louda (1982a, b) demostró que el número de semillas sanas producidas por individuos de Haplopappus squarrosus, es el factor más importante en la dinámica poblacional de esta especie.

En el caso particular de E. havanense, Gryj (1990) demostró que los individuos que producen más frutos tienen tasas de dispersión más elevadas. El incremento en la tasa de dispersión genera que las semillas germinen y se establezcan más temprano en la temporada (E. havanense no forma banco de semillas). Esto

podría ser una ventaja en un ambiente como la selva baja caducifolia, de marcada estacionalidad, donde las plántulas tienen que enfrentar una sequía de varios meses con las reservas que hayan logrado acumular desde la germinación hasta el principio de la época desfavorable. El aumento en la fecundidad de las plantas que florecen en sincronía podría reflejarse en una dispersión temprana de sus semillas, e incrementar el tiempo durante el cuál las plántulas capturan recursos. En E. havanense el tiempo que transcurre entre la dispersión de los primeros frutos y los últimos puede ser de hasta un mes (Gryj 1990). Esta diferencia no se debe a variaciones en la maduración de los frutos, que es muy constante (21.0 ± 0.7 días), sino a las diferencias en la fecha de floración (ver capítulo III). Además, se ha demostrado que al iniciarse la sequía, las plántulas que provienen de semillas que germinaron temprano son en promedio más altas y tienen más hojas que las que germinaron tarde en la temporada (Avila y Domínguez, en prep.). Si el tamaño y el número de hojas son buenos indicadores de los recursos acumulados, entonces las plántulas grandes tendrían una mayor oportunidad de sobrevivir hasta la siguiente temporada de lluvias.

Por otra parte, la principal causa de mortalidad de semillas es la depredación por roedores (Gryj 1990). Los datos indican que este proceso ocurre al azar, ya que la depredación es independiente de la densidad de semillas, de la distancia con respecto a la madre, o cualquier otra característica aparente. Por lo tanto, si la mortalidad es al azar, la probabilidad de que

una planta dada deje representados sus genes (germinación y establecimiento de sus hijos), dependería de la frecuencia relativa con que sus semillas están representadas en la población. Por supuesto, lo anterior no garantiza que las plántulas que alcanzan el primer año de vida tengan asegurado su destino demográfico (Dirzo y Domínguez 1986), pero la estructura de tamaños de esta especie sugiere que es durante las etapas tempranas del ciclo de vida donde se concentra la mortalidad.

Con respecto al segundo supuesto, heredabilidad de la respuesta de floración existen estudios agronómicos (Stern y Roche 1974 y citas ahí) y de especies silvestres (Billington et al. 1988, Ooi 1970 en Lawrence 1982, Venable 1985), que han mostrado que el tiempo de floración es heredable. Además se ha demostrado que la selección sobre la respuesta de floración puede producir cambios dramáticos en una población en sólo pocas generaciones (McNeilly y Antonovics 1968), o incluso diferenciación entre poblaciones (Billington et al. 1988). Sin embargo, por las características propias de la respuesta de floración, no hay datos que permitan estimar este parámetro para E. havanense. Los métodos más usuales para estimar la heredabilidad están basados en la partición de la varianza entre familias genéticas o bien, en regresiones entre padres e hijos (Falconer 1981). En la práctica, estos métodos no son aplicables a la respuesta de floración de E. havanense, ya que sería necesario esperar a que la progenie alcanzara la edad a la primera reproducción para

poder evaluar la respuesta de floración. En el caso de especies perennes, como E. havanense, esto podría demorar varios años.

Otro de los estimadores del componente genético de la varianza fenotípica de un carácter es la repetibilidad (Falconer 1981). La repetibilidad expresa la proporción de la varianza fenotípica que se debe a diferencias permanentes entre los individuos, es decir la varianza genética más la varianza debida al ambiente local de cada individuo (V_{a1} ; Falconer 1981). Ya que en este índice se confunden los efectos genéticos y los del ambiente local, la estimación sólo indica la cota máxima que puede alcanzar la heredabilidad del atributo considerado (si $V_{a1}=0$). Sin embargo, Findlay y Cooke (1983) encontraron que las estimaciones de repetibilidad y heredabilidad del tamaño de la nidada de Anser caerulescens eran muy similares.

La repetibilidad de la respuesta de floración de E. havanense fue estimada a partir de la correlación intraclase entre los días de iniciación de la floración de 1987 y 1988 (Turner y Young 1969). El valor de repetibilidad estimado fue de 0.3185 ($P<0.01$). Considerando que ésta es la cota máxima que puede alcanzar la heredabilidad, podríamos considerar que la varianza genética aditiva de la respuesta de floración de E. havanense es reducida. Teóricamente, el efecto recurrente de la selección natural reduce la varianza genética aditiva del atributo, por lo tanto, se considera que los caracteres con las heredabilidades más bajas son aquellos que están más estrechamente relacionados con la adecuación (Falconer 1981,

Fisher 1958, pero véase Venable y Búrquez 1989). Esto concuerda con la predicción de que el patrón de floración de E. havanense es una característica que está estrechamente relacionada con la adecuación y por lo tanto, de valor adaptativo.

Por otra parte, los experimentos de inducción de la floración también sugieren que existe un componente genético en la respuesta de floración de E. havanense. Aunque los resultados difieren entre los años, dentro de cada año la iniciación de la floración fue muy homogénea. Es probable que las diferencias entre los años sean debidas a variaciones anuales en el ambiente físico que afectaron por igual a los individuos. Sin embargo el diseño de estos experimentos no permite descartar la posibilidad de una variación considerable en el umbral de respuesta de floración. Los riegos aplicados para inducir la floración fueron suficientes para saturar el suelo alrededor de las plantas; en condiciones naturales esto sólo ocurre cuando las primeras lluvias son muy intensas, o no tan intensas pero constantes por varios días. Esta situación podría superar el umbral de respuesta de todas las plantas y generar una floración muy sincrónica, como la provocada en 1983 por el ciclón Adolfo (Bullock 1986a), o como la floración de 1987, en la cual estuvo lloviendo durante siete días antes de la floración. En contraste, cuando las primeras lluvias de la temporada son de baja intensidad y de comportamiento más errático, el suelo se humedece gradualmente por lo que las plantas con diferente umbral de respuesta van floreciendo conforme ese umbral es alcanzado, generando un patrón

de floración asincrónico y poco masivo. Por ejemplo, fue común observar que individuos cercanos entre sí (<3m) que se encontraban en condiciones aparentemente iguales (pendiente, suelo, orientación etc.), florecieron sincrónicamente en 1987, mientras que en 1988 florecieron hasta con 8 días de diferencia (obs. pers.).

Si la interpretación anterior es correcta, podría tener consecuencias evolutivas importantes, ya que la selección natural sólo podría actuar en aquellos años en los que el patrón de precipitación permitiera que la variación en la respuesta de floración se expresara. En estos años la selección natural tendería a eliminar a los individuos que florecen fuera de sincronía, ya que producen menos semillas y estas semillas son producto de polinizaciones entre individuos asincrónicos. En contraste, en años en los que las primeras lluvias son de suficiente intensidad para provocar la respuesta de todos los individuos, no habría diferencias de adecuación y, más importante aún, habría un flujo de genes entre los individuos sincrónicos y asincrónicos que tendería a neutralizar las diferencias entre estas plantas. Este régimen de selección variable en el tiempo es muy importante, ya que podría estar actuando como un mecanismo que mantiene la variación genética de la respuesta de floración. El resultado neto de este proceso dependería de la frecuencia relativa de años "sincrónicos" y "asincrónicos".

Por otra parte, es evidente que el estimador de la adecuación usado aquí es un resumen de todas las fuerzas

selectivas que actúan desde la presentación de las flores hasta la maduración de los frutos. Dentro de estos fenómenos podemos incluir a la actividad de los polinizadores, la calidad y cantidad del polen transportado, los fenómenos de incompatibilidad, la situación fisiológica de las plantas, los fenómenos de selección de progenie, y eventos como la actividad de los herbívoros y depredadores de semillas. Dado este escenario de multicausalidad, es sorprendente que la variación en la respuesta de floración explique por sí sola el 18% de la variación en la adecuación, y sugiere que este atributo debería estar bajo presiones de selección severas. La respuesta de floración puede jugar un papel muy importante sobre la adecuación, ya que determina, al menos parcialmente, el número de consortes potenciales y por lo tanto el tamaño efectivo de la población (Augsburger 1981, Wright 1946). Un alto grado de sincronía puede incrementar las probabilidades de flujo de polen entre individuos y generar un tamaño efectivo elevado. Además, puede funcionar como un mecanismo de aislamiento reproductivo (Grant 1949), y/o evitar competencia por el servicio de los polinizadores con otras especies (Campbell 1985, Copland y Whelan 1989, Levin 1970, Waser 1983).

En el caso particular de E. havanense existe evidencia adicional para considerar que la floración en "big-bang" es una característica adaptativa. Por un lado, en este trabajo se ha demostrado la existencia de selección natural fenotípica sobre los atributos que determinan este tipo de floración, y por otro,

la presencia de diferentes patrones de floración entre las especies del género (Bullock y Magallanes en prensa, G. Ibarra com.pers., obs. pers.), sugieren que el patrón de floración no es un atributo determinado por la filogenia del grupo sino susceptible de ser moldeado por selección natural.

La respuesta a la selección de un atributo dado depende de la dirección e intensidad de la selección que actúa directamente sobre el atributo, y del efecto indirecto de la selección que actúa sobre los atributos correlacionados (Endler 1986, Herrera en prensa a,b, Lande y Arnold 1983, Mitchell-Olds y Shaw 1987, Venable y Búrquez 1989). Es muy probable que muchos de los atributos relacionados con la producción de frutos tengan distintos grados de correlación entre sí (fecha de floración; fecha de fructificación; número de flores, frutos iniciados, frutos maduros; y sus efectos sobre polinizadores, depredadores de semillas, dispersores, etc.). En el caso de E. havanense los estimadores del diferencial de selección y del gradiente de selección direccional fueron significativos y de signo negativo, indicando que la presión de selección ejercida sobre la respuesta de floración no fue contrarrestada por efectos de selección sobre otro carácter correlacionado. Este resultado podría interpretarse por lo menos de dos maneras: a) Las correlaciones entre la respuesta de floración y otros atributos de historia de vida son débiles, o bien actúan en el mismo sentido. b) La selección sobre la respuesta de floración es más intensa que la que actúa sobre los caracteres correlacionados negativamente. El hecho de que en

E. havanense la respuesta de floración explique por si sola 18% de la variación en la adecuación, apoya fuertemente la segunda opción.

Aunque en este trabajo se demostró la existencia de selección natural fenotípica sobre la respuesta de floración de E. havanense, no se evaluó directamente cuál es el agente o agentes de selección. Por su propia naturaleza, el patrón de floración tiene influencia directa sobre la actividad de los polinizadores, y por lo tanto, sobre la calidad y cantidad del polen transportado, que en última instancia redonda en el número de frutos iniciados. A su vez, los frutos iniciados son el primer eslabón de una cadena de sucesos correlacionados que finalizan con la dispersión de los frutos maduros. A lo largo de esta cadena hay toda una plétora de animales que interactúan con la planta que determinan, junto con el ambiente, el número de descendientes que produce una planta. En los siguientes capítulos de este trabajo se explorará la importancia de los animales que interactúan con E. havanense, incluyendo polinizadores, depredadores de semillas y dispersores.

CAPITULO V

EL PATRON DE FLORACION SINCRONICO Y MASIVO EN Erythroxylum
havanense Jacq. (ERYTHROXYLACEAE): EFECTOS SOBRE LA ACTIVIDAD DE
LOS POLINIZADORES, DEPRDADORES DE SEMILLAS Y FECUNDIDAD.

CONTENIDO	Página
INTRODUCCION.....	75
METODOS.....	78
RESULTADOS.....	82
Atracción de Polinizadores.....	82
Limitación de la Fecundidad.....	90
Variación en la Fecundidad entre Morfos.....	97
Depredación de Semillas.....	100
DISCUSION.....	108

INTRODUCCION

Los polinizadores, o sus servicios, pueden considerarse como un recurso limitado para muchas especies de plantas con flores donde la transferencia de polen es zoófila. Hay una gran cantidad de estudios que demuestran que la producción de frutos puede incrementarse por medio de la adición experimental de polen sobre los estigmas (Bierzychudek 1981, Bullock y Domínguez 1986, Horvitz y Schemske 1988, Levin y Anderson 1970, McDade 1983, Rathcke 1983). De acuerdo con lo anterior, se ha sugerido que los patrones de floración, así como su fenología, han sido moldeados por el efecto de la competencia por polinizadores entre especies que florecen simultáneamente (Ågren y Fagerström 1980, Campbell 1985, Copland y Whelan 1989, Gentry 1974, Levin y Anderson 1970, Mosquin 1971, Waser 1971, Zimmerman 1980). Si la reducción de la fecundidad por limitación de polinizadores es severa, ésta podría postularse como una fuerza de selección sobre el sistema reproductivo de las plantas, favoreciendo aquellas características que incrementan la atracción de los polinizadores y disminuyen la competencia con otras especies por sus servicios.

Sin embargo, aunque los polinizadores son los animales que más obviamente están relacionados con la evolución de los patrones de floración, no hay ninguna razón a priori para pensar que la influencia de otros organismos que interactúan con las plantas es despreciable. El patrón de floración no es un evento independiente dentro del ciclo de vida de las plantas y puede

considerarse como una parte de su estrategia de historia de vida (Solbrig 1980, Stearns 1976, 1980, Wilbur et. al. 1974). Según Stearns (1976), las estrategias de historia de vida son un conjunto de características coadaptadas, "diseñadas" por selección natural, que resuelven problemas ecológicos particulares. De acuerdo con esto, se puede proponer que las interacciones que se desarrollan en una fase particular del ciclo de vida, tienen el potencial de afectar la evolución de características de otras fases que están relacionadas. Es decir, cualquier interacción biótica particular, no se desarrolla en un "vacío ecológico" (Herrera 1986). Desde este punto de vista, el estudio de cualquier característica de historia de vida de una planta (e.g. el patrón de floración), ya sea desde el punto de vista ecológico o evolutivo, debería contemplar las interacciones múltiples que enfrenta cualquier organismo a través de su ciclo de vida.

En particular, el comportamiento de floración sincrónica y masiva ha sido interpretado en términos de varias hipótesis, entre las que destacan aquellas donde se involucra el papel de los polinizadores en la transferencia de polen (Augspurger 1978, 1980, 1981, 1982; Baker 1959; Beattie et al. 1973; Faegri y van der Pijl 1971; Gentry 1974, 1974b; Heinrich y Raven 1972; Opler et al. 1976; Stern y Roche 1974; Whitehead 1969). Sin embargo, los animales que consumen semillas (Augspurger 1981, Beattie et al. 1973), los que dispersan frutos y los que consumen hojas y estructuras reproductivas (Herrera 1986), podrían constituir

presiones de selección operativas sobre las características del sistema reproductivo de una planta.

En este capítulo se analiza el papel de la floración sincrónica y masiva sobre la producción de semillas a través de su efecto en la actividad de los polinizadores y los depredadores de semillas. El estudio sobre el efecto de los herbívoros (i.e. folívoros) se presenta en el capítulo VI.

El hecho de que la lluvia sea el factor ambiental que dispara la floración en esta especie (Bullock 1986b), permite la manipulación de la floración a través de riegos experimentales. Por lo tanto, es posible generar un gradiente de abundancia de flores que permita evaluar el efecto de la sincronía y masividad sobre los patrones de visita de los polinizadores, la intensidad del ataque de los depredadores de semillas y la fecundidad.

Las preguntas a responder en este trabajo son:

- a) ¿Cuál es el efecto de la variación en el tamaño del despliegue floral sobre la atracción de los polinizadores?
- b) ¿Qué consecuencias tiene la magnitud del despliegue floral, así como la proporción entre los morfos florales dentro de un parche, sobre la fecundidad de las plantas?
- c) ¿Cómo es la variación en la fecundidad entre los individuos Pin y Thrum (estilos largos y estambres cortos y viceversa, respectivamente)?

- d) ¿Cómo varía el impacto de los depredadores de semillas en función de la masividad del despliegue floral y por lo tanto de la fructificación?

MÉTODOS

Este trabajo se realizó a finales de la época de sequía (mayo-junio) de 1988. El diseño experimental consistió en la inducción de la floración en varios grupos de plantas, cada grupo integrado por un número diferente de individuos, generando así un gradiente de abundancia de flores. La inducción de la floración se realizó por medio de riegos artificiales. Cada planta seleccionada se regó con un volumen inicial de entre 15 y 20 l de agua, y después cada tercer día hasta que los frutos maduraron. Las plantas sometidas a este tratamiento florecieron normalmente; la expansión de las hojas y la maduración de los frutos fue similar, en términos de tiempo, al de las plantas que florecieron naturalmente durante la temporada de lluvias. Los grupos y los individuos dentro de cada grupo fueron seleccionados por la facilidad para proporcionarles agua y por la cercanía de los individuos dentro de cada grupo. En total se indujo la floración en 13 grupos de plantas, de tal manera que la floración fue sincrónica dentro de cada grupo pero asincrónica entre los grupos. Del total de grupos, 7 se usaron para medir la respuesta de los polinizadores a la variación en la abundancia de flores (Cuadro 5.1). Esto se realizó por medio de censos de los visitantes de las flores. En todos los casos se contaron los

visitantes presentes al inicio del censo más los que llegaron en un periodo de 5 min. El intervalo entre censos fue de 10 min, comenzando a las 0830 h y finalizando a las 1430 h. Se colectaron especímenes para su identificación posterior.

Cuadro 5.1. Composición final de los grupos de plantas inducidos a florecer y utilizados para los censos de visitantes florales.

GRUPO	No PLANTAS THRUM	No PLANTAS PIN	No FLORES
I	0	1	1031
II	1	1	632
III	0	2	658
IV	1	2	724
V	2	1	1542
VI	3	1	4760
VII	4	0	8396

En los 6 grupos restantes se realizaron experimentos para evaluar el efecto de la actividad de los polinizadores sobre la fecundidad cuando hay variaciones en la abundancia de las recompensas (flores). En el Cuadro 5.2 se muestra la composición final de los grupos de plantas que fueron inducidas a florecer y destinados a los experimentos de evaluación de la limitación de la fecundidad por restricciones en el servicio de los polinizadores. En este experimento cada individuo dentro de un grupo fue sometido a un tratamiento experimental que consistió en la polinización manual de 30 flores con polen de morfo diferente al del individuo polinizado. Este polen fue obtenido del mismo grupo de plantas. Las flores fueron embolsadas antes de su anthesis para excluir a los polinizadores. El día del experimento

las flores seleccionadas se polinizaron manualmente. Esto se hizo frotando los estigmas con las anteras de flores colectadas con anterioridad. Una vez polinizadas, las flores se dejaron descubiertas. A manera de control, se estudiaron 30 flores más

Cuadro 5.2. Composición de los grupos de plantas inducidas a florecer que se usaron para los experimentos de limitación de la fecundidad por polinizadores.

GRUPO	No PLANTAS THRUM	No PLANTAS PIN	No FLORES
VIII	3	6	3388
IX	1	1	576
X	2	0	1045
XI	1	1	659
XII	3	0	2645
XIII	2	1	404

por planta, dejándose expuestas a la polinización natural. Las flores de ambos tratamientos se marcaron con pequeñas tiras de aluminio para su localización posterior. Todas las plantas fueron revisadas cinco días después del experimento, anotándose el número de frutos iniciados. Este registro continuó durante el desarrollo de los frutos hasta su maduración, con una periodicidad de 3 ó 4 días. Con el objeto de tener un punto de referencia con respecto a la floración natural, en 13 plantas que florecieron naturalmente (7 Thrum y 6 Pin) se realizaron polinizaciones controladas con el mismo diseño al descrito anteriormente. Estos experimentos permitieron, además, evaluar las diferencias en fecundidad entre los morfos.

Los patrones de respuesta de los polinizadores, así como los

de fecundidad de las plantas, fueron analizados por medio de modelos lineales generalizados (MLG; Baker y Nelder 1978). Estos modelos estadísticos se caracterizan por hacer una generalización de los modelos lineales clásicos, al incluir modelos log lineales (conteos), modelos probit y logit (proporciones) y modelos para datos continuos. Un aspecto importante de la generalización es la presencia de un predictor lineal basado en la combinación lineal de las variables independientes (McCullagh y Nelder 1983). Los MLG obtenidos se usaron para ajustar superficies de respuesta de las variables dependientes en función de los parámetros de interés.

El efecto de los depredadores de semillas se midió como la proporción de la cosecha dañada por planta. Para esto, se utilizaron todas las semillas producidas por las plantas inducidas a florecer y que fueron usadas para los censos de visitantes florales durante 1988 (Grupos I-VII, n=20). Además, se incluyeron los datos de un experimento similar de inducción de la floración realizado durante finales de la sequía de 1987 (n=19). Por último, y como punto de referencia, se analizaron los niveles de depredación (i.e. porcentaje) de semillas de individuos de E. havanense que fructificaron naturalmente durante los años de 1987 y 1988 (n=56 y n=74 en 1987 y 1988, respectivamente).



RESULTADOS

Atracción de polinizadores

BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

Teóricamente, el patrón de floración en "big-bang" (Gentry 1974) confiere ventajas a los individuos que florecen masiva y sincrónicamente con la población. Supuestamente este patrón genera un incremento desproporcionado en la cantidad de polinizadores que son atraídos a la planta y redonda en un incremento en su fecundidad. Existen por lo menos dos condiciones que deben cumplirse para que este fenómeno se lleve a cabo: a) Los polinizadores deben mostrar respuestas densamente dependientes y funcionales a variaciones en la abundancia de sus recursos (flores), y b) los polinizadores deberán ser un recurso limitado para las plantas, de tal manera que un servicio deficiente de los visitantes florales repercutirá negativamente sobre su adecuación.

Para evaluar la existencia de la primera condición, es necesario contar con información sobre la naturaleza de los visitantes florales de E. havanense y su abundancia bajo condiciones variables de abundancia de recursos. En el capítulo de historia natural de este trabajo se presenta una lista de los visitantes florales de E. havanense. Los principales visitantes y presumiblemente polinizadores, son abejas sociales de distintas especies del género Trigona, y una sola especie, I. hellwegeri, contribuye con ca. 56% del total de las visitas. Este hallazgo es muy importante, ya que las abejas sociales se caracterizan por ser organismos altamente oportunistas que explotan recursos

efímeros en el tiempo y el espacio (Johnson 1982). En Trigona fulviventris, otro de los visitantes florales de E. havanense, se ha demostrado una respuesta de reclutamiento (denso dependiente) cuando un explorador encuentra una fuente de recursos de alta calidad (Hubbell y Johnson 1978, Johnson 1975). Este comportamiento parece ser común entre las abejas eusociales.

La abundancia de los visitantes florales de E. havanense, se describió en función de la variación en la abundancia de recursos por medio de modelos lineales generalizados. El procedimiento seguido fue similar al de un análisis de regresión múltiple por adición de pasos (forward step-wise), que consiste en agregar variables al modelo hasta que se logra el mejor ajuste. En este modelo, la adición de cada variable puede evaluarse mediante una Chi cuadrada sobre el cambio en la devianza (la devianza es un estimador de la dispersión o error de los datos con respecto al modelo, que depende del tipo de variable considerada) debido al parámetro y con tantos grados de libertad como parámetros se agregan al modelo en un paso dado. La r^2 del modelo se calcula como el cociente entre la reducción en la devianza debida al modelo sobre la devianza total. Se declaró una función de ligamiento (parámetro que vincula el componente lineal con los valores calculados) de tipo logarítmico, ya que los datos consisten de conteos de individuos. La función error se declaró como tipo Poisson, pues se supone que la distribución de los conteos sigue esta distribución.

La variable de respuesta fue el número de polinizadores por

planta, por lo que sólo se incluyeron los taxa cuyas visitas se consideran legítimas. El criterio para separar estos dos grupos, es decir, polinizadores y no polinizadores, se basó en el tamaño del visitante con respecto al de las flores y por su forma de manipular las flores. Los taxa muy raros también fueron excluidos del análisis. Como variables independientes se usaron el número de flores de una planta y el número de flores en el parche, es decir la suma de las flores de todos los individuos que florecieron simultáneamente.

Los resultados de los ajustes log-lineales se muestran en el Cuadro 5.3. En este Cuadro se puede observar que el modelo ajustado es altamente significativo y explica 84.5% de la devianza en el número de visitas por planta. El factor más importante en determinar el número de polinizadores que visitan una planta fue el número de flores por planta, sin embargo, tanto el número de flores por parche como la interacción entre las dos variables tuvieron un efecto significativo (Cuadro 5.4). Los valores de todos los coeficientes estimados son positivos con excepción del término de interacción (Cuadro 5.4). Por lo tanto,

Cuadro 5.3. Análisis de Chi cuadrada del modelo lineal generalizado que describe el número de polinizadores que visitan una planta en función del número de flores por planta y por parche.

MODELO	DEVIANZA	G.L.
NULO	51429.00	21
FINAL	7976.70	18
CAMBIO	43452.00	3
		$\chi^2=43452, P<0.00001$

Cuadro 5.4. Coeficientes ajustados por el modelo log-lineal para describir la abundancia de visitantes florales de *E. havanense*. Las iniciales FPLA*FPAR representan el término de interacción entre las dos variables.

VARIABLE	COEFICIENTE	ERROR ESTANDAR	t	P
CONSTANTE	5.180000	0.020480	252.930	<0.0001
FLORES POR PLANTA	0.001825	0.000019	95.750	<0.0001
FLORES POR PARCHES	0.000107	3.66e-06	29.535	<0.0001
FPLA*FPAR	-1.52e-07	2.18e-09	69.794	<0.0001

el número de visitantes se incrementa monótonamente conforme aumenta el número de flores en una planta o en el parche. Sin embargo, el término negativo de la interacción señala que el efecto del tamaño de la planta es menos importante conforme aumenta el tamaño del parche. Es decir, una planta grande en un parche pequeño tiene muchas más visitas que la misma planta en un parche grande. Por lo tanto, los polinizadores son más rigurosos al elegir una planta para forrajear cuando el parche es pequeño. Esta aseveración se aprecia claramente en la Figura 5.1: puede observarse que plantas ubicadas en parches grandes, independientemente de su tamaño, tienen pocas visitas. Esto se debe, probablemente, a un efecto de dilución creado por el gran número de flores. En cambio, plantas grandes en parches de tamaño pequeño a intermedio (< 5000 flores), tienen una ventaja evidente en cuanto a número de visitas se refiere (cf. Fig. 5.1).

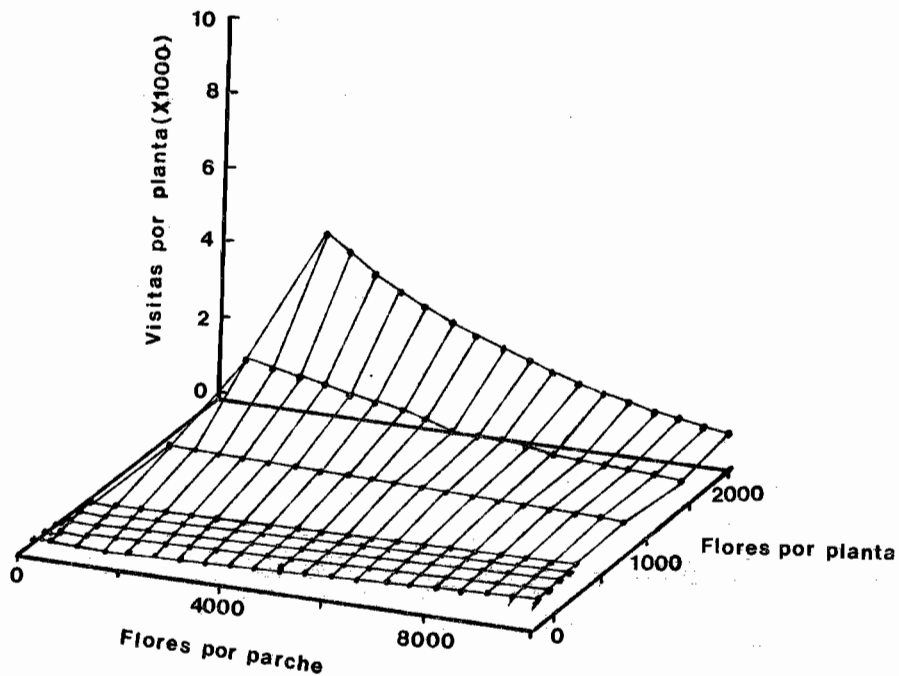


Figura 5.1. Superficie de respuesta de la abundancia de visitantes florales en función del número de flores por planta y del número de flores en el parche.

Otra variable que podría estar involucrada en la atracción de los polinizadores es el morfo floral de la planta. Es posible que los polinizadores forrajeen preferencialmente sobre las plantas Pin o Thrum. Esto podría ocurrir si los polinizadores son sensibles a las diferencias en las recompensas florales asociadas con la heterostilia (por ejemplo la cantidad de granos de polen y su tamaño) (Ganders 1979b, Ornduff 1975, 1979, Schow 1983, Weller 1981). En promedio las plantas Pin reciben 1022.7 visitas en un periodo de aproximadamente seis horas, mientras que en las plantas Thrum, el promedio fue de 1501.5 visitantes. Un análisis de varianza mostró (Cuadro 5.5) que el número promedio de visitas no difiere significativamente entre las plantas de los dos morfos. En el análisis se incluyó el número de flores de la planta como covariable, y es ésta la que explica casi toda la varianza en el número de visitas por planta. De acuerdo con esto, los polinizadores son sensibles al tamaño de la planta, en términos de su número de flores, y esto ocurre independientemente del morfo floral.

Cuadro 5.5. Resultados del análisis de varianza para el número de visitas por planta entre los morfos florales de *E. havanense*.

FUENTE VARIACION	G.L.	F	P
COVARIABLE: FLORES POR PLANTA	1	230.642	<0.0001
VARIABLE: MORFO	1	0.927	0.3580

Los resultados anteriores demuestran que el número de polinizadores que visitan una planta es una función del número de flores de la planta y de la interacción entre éste y el tamaño del parche de floración. Desde el punto de vista de la transferencia de polen sin embargo, la variable más importante es la tasa de visita por flor. Teóricamente, el número de visitas por flor debería aumentar conforme aumenta el tamaño del despliegue floral, ya que sólo así se lograría un incremento en el número de granos de polen depositados sobre los estigmas. Si la tasa de visita por flor es constante e independiente del número de flores de la planta o del parche, entonces es muy probable que las tasas promedio de remoción y deposición de polen sean a su vez constantes. En la Figura 5.2 se puede observar la relación entre el número de visitas por flor y el número de flores de la planta y del parche. Un análisis de regresión múltiple mostró que ninguna de las dos variables tuvo un efecto significativo sobre la tasa de visita por flor. Las pendientes para ambas variables no difieren significativamente de cero ($t=1.08$, $P>0.30$ y $t=0.44$, $P=0.66$ para el número de flores por planta y por parche, respectivamente) y el análisis de varianza del modelo no fue estadísticamente significativo ($F=1.22$, $P>0.318$). Por lo tanto, la tasa de visita por flor es independiente del número de flores de la planta y/o del parche.

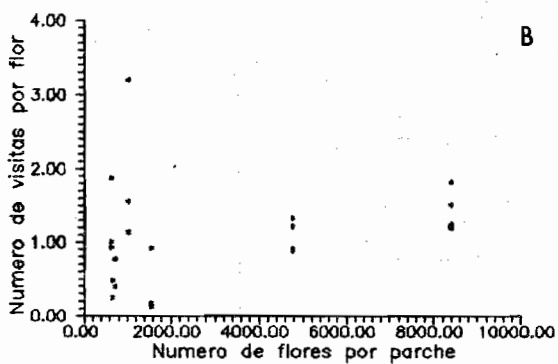
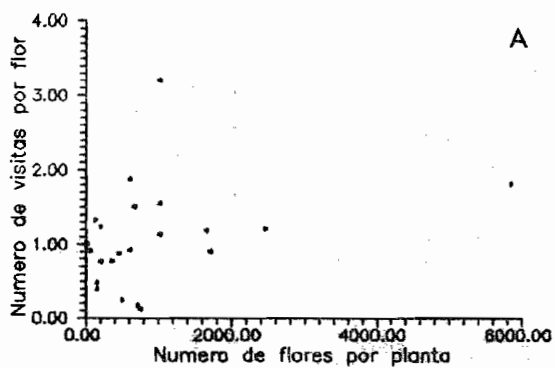


Figura 5.2. Número de visitantes por flor en función del número de flores de la planta (A) y número de flores por parche (B) en individuos de E. havanense.

Limitación de la fecundidad

Los resultados presentados hasta este punto están relacionados con las variaciones en el número de visitantes como respuesta a los cambios en la masividad del patrón de floración de E. havanense. Ahora se analizará el efecto sobre las plantas, es decir, cómo varía la fecundidad de los individuos en función de la masividad de la floración. En particular, el objetivo es discernir el papel que podrían jugar los polinizadores como un factor limitante de la fecundidad. En este contexto me hice dos preguntas:

- a) ¿Existen diferencias en la fecundidad entre las plantas inducidas a florecer y las que florecen naturalmente?
- b) ¿Cómo afecta el gradiente de abundancia de flores la fecundidad entre los tratamientos de polinización dentro de cada parche?

Para responder a la primera pregunta se realizaron pruebas de t pareadas, las cuales evalúan las diferencias promedio en la producción de frutos entre los dos tratamientos de polinización (natural y artificial). Este análisis se aplicó en las poblaciones inducidas a florecer así como en la población que floreció naturalmente. Los resultados se presentan en el Cuadro 5.6. En las poblaciones inducidas a florecer, así como en las que lo hicieron naturalmente, las diferencias promedio son positivas, esto indica que la producción de frutos fue mayor en los tratamientos de polinización artificial. Sin embargo, esta diferencia difiere significativamente de cero sólo en las poblaciones

Cuadro 5.6. Resultados globales de los experimentos de limitación de la fecundidad por polinizadores. Los datos son las diferencias promedio entre el número de frutos producidos por polinización experimental menos el número producido por polinización natural.

	DIFERENCIA PROMEDIO	t	NIVEL SIG.
FLORACION INDUCIDA			
Frutos Iniciados	2.6195	2.51	0.020
Frutos Maduros	2.7142	3.14	0.005
FLORACION NATURAL			
Frutos Iniciados	0.1709	2.00	0.070
Frutos Maduros	0.1128	1.65	0.124

inducidas a florecer (Cuadro 5.6), por lo que estas plantas tuvieron una menor producción de semillas que las plantas que florecieron naturalmente. El diseño del experimento permite afirmar que este resultado es consecuencia de una polinización deficiente generada por la disminución en la sincronía y masividad de la floración.

Con respecto a la segunda pregunta, es necesario analizar cuáles son las variables ecológicas más relevantes que están involucradas en la producción de semillas de una planta. Además, dentro del análisis deben incluirse los efectos producidos por la variación en la abundancia de flores dentro de cada parche y por los tratamientos de polinización. En primer lugar se incluyó una variable cualitativa para introducir el efecto de los dos tratamientos de polinización (POL), natural y artificial. También se incluyeron el número de flores por planta (NFL) y el tamaño del parche, éste último en términos del número total de flores en el

parche (FLP). Otra variable importante es el número potencial de consortes que tiene una planta en el momento de la floración. Ya que en esta especie, las polinizaciones entre flores del mismo morfo son incompatibles (ver capítulo III, de Historia Natural), podemos proponer que el número de flores de morfo diferente en el momento de la floración (FLMD) es un indicador del número de consortes potenciales. Sin embargo, este índice (FLMD) por sí sólo no es suficiente para dar una descripción total del fenómeno. En una especie heterostilica como E. havanense no sólo importa cuantas flores de morfo diferente hay en un momento dado, sino cuál es la relación numérica entre las flores de un morfo con respecto al otro. Dicho de otra manera, no es lo mismo que haya 100 flores Pin por una Thrum, a que haya las mismas 100 flores Pin por 100 Thrum. Por lo tanto, en el análisis se incluyeron la proporción entre flores Pin/Thrum (PRFL) y el morfo floral (TIFL) de cada planta. Además se incluyeron términos cuadráticos para NOFL, FLMD y PRFL.

Los ajustes se realizaron por medio de modelos lineales generalizados, ya que permiten el análisis combinado de variables cuantitativas y cualitativas. El procedimiento fue similar al descrito anteriormente. La función de ligamiento fue logarítmica y el error fue declarado como Poisson.

En el análisis no se incluyó el número de frutos maduros como variable de respuesta por dos razones: a) El objetivo principal es evaluar los fenómenos relacionados con la polinización y no tanto con los componentes maternos que

determinan cuáles frutos completan su desarrollo. b) El número de frutos iniciados determina en gran medida el de frutos maduros, ya que estas dos variables están fuertemente correlacionadas ($r^2=0.84$, $F=72.25$, $P<0.0001$).

El análisis tuvo como objetivo discriminar cuáles son las variables relevantes en determinar el número de frutos que inicia una planta. El modelo final resultó altamente significativo y explica 71.0% de la devianza en la iniciación de frutos (Cuadro 5.7). Las únicas variables que tuvieron un efecto significativo fueron el tratamiento de polinización, la proporción entre las flores de ambos morfos y el término cuadrático de esta proporción ($FRI=CONST+POL+PRFL+PRFL^2$).

Los parámetros estimados por el modelo se presentan en el Cuadro 5.8. El valor de la ordenada en el origen es positivo; esto puede ser un reflejo de los parches donde sólo hubo flores Thrum y aún así se produjo un reducido número de frutos.

Cuadro 5.7. Análisis global del modelo lineal generalizado para la iniciación de frutos en el experimento de inducción de la floración.

MODELO	DEVIANZA	G.L.
NULO	226.54	41
FINAL	66.02	38
CAMBIO	160.52	3
		$\chi^2=160.52$, $P<0.0001$

Cuadro 5.8. Estimaciones de los parámetros del modelo lineal generalizado para la producción de frutos iniciados en el experimento de inducción de la floración. Los valores de la probabilidad son para una prueba de dos colas.

VARIABLE	COEFICIENTE	ERROR ESTANDAR	t	P
CONST	1.29500	0.1299000	9.96	<0.0001
PDL	0.22930	0.0893200	2.56	<0.0500
PRFL	0.03718	0.0036170	10.27	<0.0001
PRFL ²	-0.00017	0.0000197	8.79	<0.0001

Además del tratamiento de polinización, la PRFL es la única variable involucrada en determinar el número de frutos que inicia una planta. Esto no es tan sorprendente si consideramos que esta variable es una combinación lineal de otras variables que obviamente están involucradas en la producción de frutos y semillas (No de flores y número de flores de morfo diferente). Lo más relevante es que, además, señala la importancia de la presencia de un número "óptimo" de consortes, tal como lo muestra el signo negativo del término cuadrático. Además la proporción entre los morfos florales en el óptimo está sesgada hacia las flores Pin, lo que podría ser evidencia de un proceso de especialización funcional entre los morfos florales: las plantas con flores Pin en la función masculina y las Thrum en la femenina. Por otra parte, el coeficiente estimado para el efecto del tratamiento de polinización supera a los otros por varios ordenes de magnitud (cf. Cuadro 5.8), de tal manera que éste es el componente más importante en la iniciación de los frutos. En la Figura 5.3 se pueden observar los ajustes del modelo para los dos

tratamientos de polinización. Se puede apreciar que las dos curvas corren aproximadamente paralelas. Esto indicaría que no hay componentes de interacción entre la proporción entre flores de morfo diferente y los tratamientos de polinización. Este resultado puede deberse a que las flores polinizadas experimentalmente no fueron embolsadas nuevamente y recibieron visitas adicionales por los polinizadores naturales. Por lo tanto, la única diferencia entre los dos tratamientos es una carga adicional de polen en las flores bajo tratamiento. De acuerdo con lo anterior, el tratamiento de polinización artificial simplemente incrementa los frutos que inicia una planta, independientemente de la proporción entre las flores Pin y Thrum.

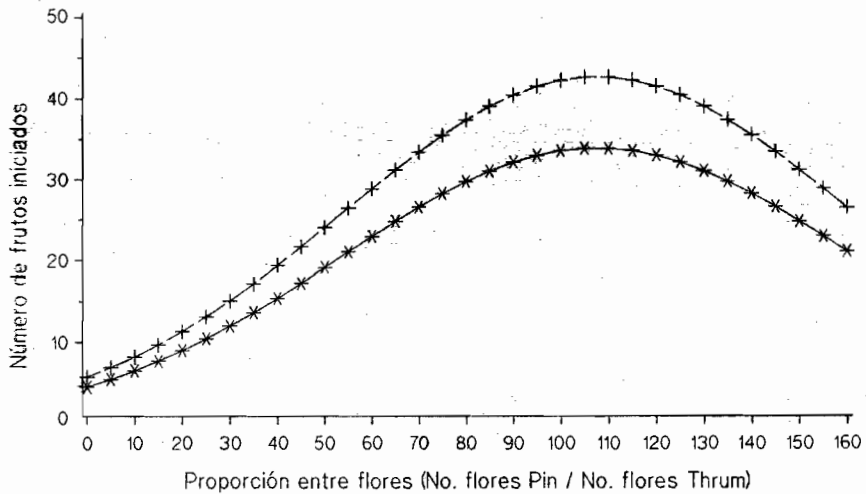


Figura 5.3. Superficie de respuesta, según un modelo log-lineal, para el número de frutos iniciados por planta en función de la proporción flores Pin:Thrum en individuos de E. havanense, bajo dos tratamientos de polinización, natural (*) y artificial (+).

Variación en la fecundidad entre morfos

Otra posible fuente de variación en la producción y maduración de frutos es el dimorfismo sexual que existe entre los individuos de E. havanense. Los datos de la eficiencia en la iniciación de frutos (No frutos iniciados/No flores) en condiciones naturales han mostrado que los individuos Thrum son casi dos veces más fecundos que los individuos Pin, siendo este resultado consistente a lo largo de dos años (Cuadro 5.9). Esto podría deberse a dos razones no mutuamente excluyentes: a) Flujo de polen no simétrico entre los morfos florales ocasionado por el propio dimorfismo floral, la naturaleza de los polinizadores y sus patrones de forrajeo; y b) Diferenciación incipiente de las funciones sexuales entre los morfos florales. Esta diferenciación podría basarse en la esterilidad parcial o total de una de las funciones sexuales en un morfo, mientras que en el otro morfo ocurriría lo contrario.

Los experimentos de polinización manual permiten probar estas hipótesis, ya que es posible controlar el movimiento de polen entre los morfos. Por lo tanto, comparando la producción de frutos en condiciones experimentales es posible poner a prueba la hipótesis de diferencias fisiológicas entre los morfos florales, ya que en estos experimentos no hay una razón a priori para pensar que existen diferencias en la cantidad de polen que se deposita sobre los estigmas de cada morfo.

Cuadro 5.9. Eficiencia en la iniciación de frutos entre morfos florales de *E. havanense*. Los datos provienen de la floración natural de 1987 y 1988 (n=120).

AÑO	PIN	THRUM	F	P
1987	0.1123	0.2415	15.408	0.0002
1988	0.1850	0.2723	6.299	0.0149

En el Cuadro 5.10 se muestran los valores de eficiencia en la iniciación y maduración de frutos (No frutos maduros/No frutos iniciados) entre los morfos florales sometidos a polinización heteromórfica experimental. Es claro que los datos tienen la misma tendencia que los de las floraciones naturales de 1987 y 1988 (cf. Cuadro 5.9). Para evaluar si las diferencias en producción de frutos son significativas se aplicaron pruebas de χ^2 sobre el número total de frutos iniciados o maduros por morfo. En el Cuadro 5.11 se puede observar que las plantas Thrum inician significativamente más frutos que las plantas Pin ($\chi^2=8.838$, $P<0.005$). Las plantas Pin inician menos frutos que lo esperado, mientras que en las Thrum esto es al revés. Además, una vez que los frutos se han iniciado, las plantas Thrum abortan menos

Cuadro 5.10. Eficiencia promedio en la iniciación y maduración de frutos entre plantas de los dos morfos florales de *E. havanense* polinizadas experimentalmente.

FRUTOS	MORFO	EFICIENCIA PROMEDIO
INICIADOS	PIN	0.283
	THRUM	0.429
MADUROS	PIN	0.392
	THRUM	0.683

frutos que las plantas Pin ($X^2=5.760$, $P<0.025$; Cuadro 5.12). Los resultados anteriores demuestran que bajo condiciones de simetría en el flujo de polen, la producción de frutos difiere entre los dos morfos florales. Esto sugiere que la diferencia observada en condiciones naturales es el resultado de un fenómeno de especialización, probablemente incipiente, en las funciones sexuales: las plantas Pin como donadores de polen y las Thrum como receptoras. Lo anterior no descarta la posibilidad de que también esté ocurriendo un flujo asimétrico de polen entre los morfos florales.

Cuadro 5.11. Análisis de X^2 para la producción de frutos iniciados entre plantas de los dos morfos florales de E. havanense polinizadas experimentalmente. Los números entre paréntesis indican los valores esperados si la iniciación de frutos fuese independiente del morfo floral.

MORFO	PIN	THRUM	TOTAL
FRUTOS INICIADOS	28 (38.5)	49 (38.5)	77
FRUTOS NO INICIADOS	77 (66.5)	56 (66.5)	133
POLINIZACIONES	105	105	210

Cuadro 5.12. Análisis de X^2 para la producción de frutos maduros entre plantas de los dos morfos florales de E. havanense polinizadas experimentalmente. Los números entre paréntesis indican los valores esperados si la producción de frutos maduros fuese independiente del morfo floral.

MORFO	PIN	THRUM	TOTAL
FRUTOS MADUROS	15 (19.6)	39 (34.3)	54
FRUTOS NO MADURARON	13 (8.3)	10 (14.6)	23
FRUTOS INICIADOS	28	49	77

Depredación de semillas

El principal depredador de las semillas de E. havanense es una larva de curculiónido no identificada. Los adultos de este depredador de semillas (sensu Janzen 1971a) ovipositan poco tiempo después (dos o tres días, obs. pers.) de que las flores han sido fecundadas. Lo más probable es que los adultos sólo depositen un huevo por fruto, ya que nunca se ha observado más de una larva por semilla. Las larvas se alimentan solamente de la semilla y dejan intacta la pulpa. Poco tiempo después de que los frutos maduran (aproximadamente dos semanas), la larva hace un agujero a través de la testa de la semilla y pupa en el suelo. Un aspecto importante de la interacción entre E. havanense y el depredador de sus semillas, es que aparentemente la planta no "distingue" entre los frutos parasitados y los sanos de tal manera que los dos tipos de fruto maduran. Este fenómeno podría tener consecuencias severas sobre la adecuación de las plantas, ya que sumada a la pérdida de progenie, hay una pérdida en términos de recursos asociada al mantenimiento de los frutos parasitados. Este hecho puede tener repercusiones más allá de la pérdida de las semillas, ya que dependiendo de la identidad y abundancia relativa de los dispersores de semillas, el resultado de la interacción puede ser muy diferente. Por ejemplo, cuando el frugívoro es un animal que destruye las semillas (e.g. Vireo olivaceus flavoviridis, Gryj 1990), éste destruye además las larvas que se encuentran dentro de ellas. Aunque a corto plazo puede existir una disminución drástica del número de semillas

dispersadas, a largo plazo el resultado podría ser la regulación de la población de curculiónidos (cf. Herrera 1989a). Por otra parte, si el frugívoro no destruye las semillas durante su forrajeo (e.g. Ortalis poliocephala, Myarchus tuberculifer, Trogon citreolus, Cyanocorax sanblasiana y Cyanocompsa parvella, Gryj 1990), entonces aumenta el número de semillas dispersadas, pero también el de curculiónidos producidos y dispersados a otros sitios. Es probable que el número de semillas dispersadas, así como el aumento o disminución de las poblaciones de depredadores de semillas, dependan de la interacción múltiple entre la planta, los depredadores de semillas y los frugívoros. El análisis de las respuestas numéricas de los depredadores (curculiónidos) y los frugívoros a variaciones en la abundancia de sus presas i.e. frutos de E. havanense podría ser de gran relevancia para este problema.

En esta sección se explora la relación entre la intensidad del ataque por depredadores de semillas y el patrón de fructificación sincrónico y masivo de E. havanense. En esta especie el patrón de fructificación está determinado completamente por el patrón de floración. El tiempo promedio en que maduran los frutos después de la floración es muy constante (21 ± 0.7 días, $n=90$), lo que genera que la fructificación sea a su vez sincrónica y masiva. Además, si se compara el tiempo transcurrido entre la maduración de los primeros frutos y la remoción de los últimos, E. havanense queda en el extremo izquierdo de la distribución de una muestra de 107 especies (E. havanense=37 días; $\bar{X}_{107\text{ spp}}=108.6$

días; Bryj y Domínguez en prep.), lo que resalta la naturaleza sincrónica y masiva de este fenómeno.

En teoría, la fructificación masiva genera un proceso de saciación de los depredadores de semillas, de tal manera que sólo una pequeña proporción de la cosecha total es consumida y el resto escapa por dispersión (Auguspurger 1979, Janzen 1969, 1971, 1976, Silvertown 1980). Una forma de probar esta hipótesis es comparando la intensidad del ataque por depredadores de semillas, entre plantas que fructifican sincrónicamente, y plantas que fructifiquen asincrónicamente. Las fructificaciones experimentales de 1987 y 1988 pueden ser consideradas como asincrónicas con respecto a la fructificación natural de cada año. El número total de frutos producidos por las plantas inducidas a florecer es muy inferior al número producido por todas las plantas que fructificaron de manera natural. Por lo tanto, podemos considerar que en cada uno de los dos años de estudio hay dos niveles de masividad y sincronía en la fructificación: a) fructificación masiva y sincrónica (natural); y b) fructificación no masiva y asincrónica (inducida). La hipótesis nula, es que no hay diferencias en la proporción de semillas dañadas por individuo, ni entre años, ni entre las plantas que fructificaron naturalmente y plantas que fructificaron como respuesta a la inducción experimental de la floración.

Un análisis de varianza de dos vías, donde se usaron como factores los años y el tipo de fructificación, mostró que la diferencia más importante en la proporción de semillas dañadas

por individuo (datos transformados arco seno \sqrt{x}), fue debida a la variación entre los años ($F=26.45$, $P<0.0001$; Cuadro 5.13). En 1987 la proporción de semillas dañadas fue 3.7 veces más grande que en 1988. Esto podría ser un reflejo de la fluctuación natural en las poblaciones de curculiónidos. A nivel global no hubo diferencias en la proporción de semillas dañadas entre las plantas que florecieron naturalmente o por inducción experimental ($F=0.567$, $P=0.46$; Cuadro 5.13). Las tendencias fueron diferentes cada año (Fig 5.4), por lo que el efecto global no fue significativo. En cambio la interacción entre los dos factores sí lo fue ($F=9.542$, $P=0.0024$; Cuadro 5.13). En este contexto es importante analizar las diferencias entre los tratamientos dentro de cada año. En 1987, el año con la mayor incidencia de curculiónidos, las plantas que fructificaron asincrónicamente fueron significativamente más afectadas por los depredadores de semillas (Cuadro 5.13). En cambio, en 1988, las diferencias entre las plantas que fructificaron sincrónica y asincrónicamente no fueron significativas. De acuerdo con lo anterior, en años con gran incidencia en la depredación de las semillas, hay una ventaja asociada a la fructificación sincrónica, ya que fructificar en sincronía tiene como consecuencia una disminución en la proporción de la cosecha que es dañada por depredadores. Cuando las poblaciones de depredadores son bajas, la ventaja de fructificar sincrónicamente se pierde y no hay diferencias entre poblaciones sincrónicas y asincrónicas.

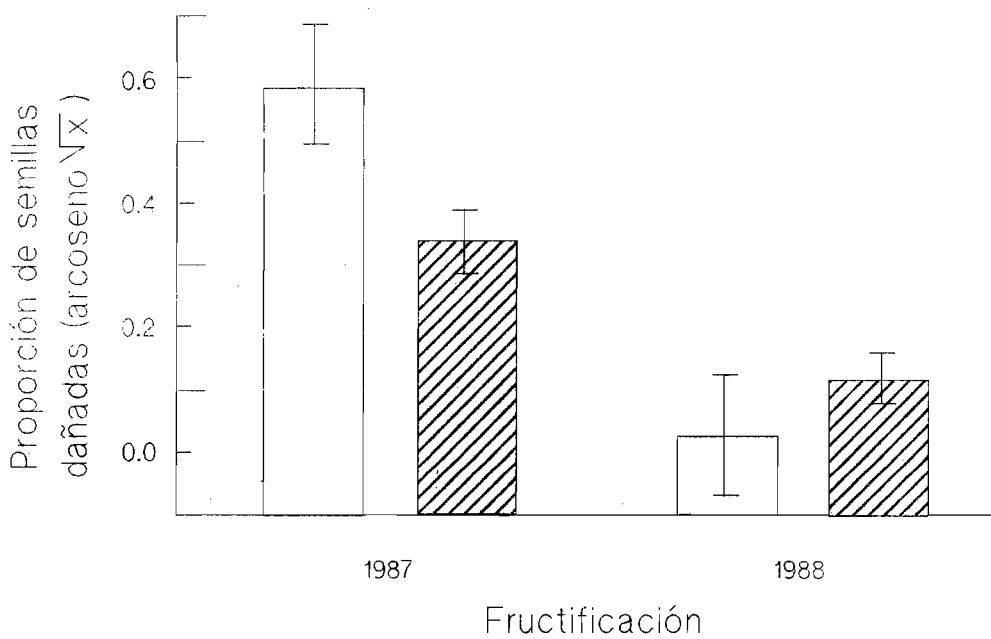


Figura 5.4. Proporción promedio de la cosecha dañada por depredadores de semillas. Se muestran los datos para 1987 y 1988, y dentro de cada año, para plantas que fructificaron sincrónica (sombreado) y asincrónicamente (blanco). Los valores son las transformaciones arco-seno.

Cuadro 5.13. Proporción promedio de la cosecha dañada en individuos de E. havanense que fructificaron naturalmente y como consecuencia de la inducción experimental de la floración en 1987 y 1988. Los datos son las proporciones reales. Los tratamientos con la misma letra no difieren significativamente.

VARIABLE	N	PROMEDIO	GRUPOS HOMOGENEOS
AÑO			
1987	75	0.243	a
1988	94	0.065	b
FLORACION			
Inducida	39	0.179	a
Natural	130	0.133	a
INTERACCION			
1987*Inducida	19	0.364	a
1987*Natural	56	0.202	b
1988*Inducida	20	0.004	c
1988*Natural	74	0.081	c

Los resultados anteriores sugieren que los depredadores de semillas de E. havanense son sensibles a los cambios en la masividad de la fructificación a nivel de población.

El efecto de masividad en la fructificación está generado por la sincronía en la maduración de los frutos, tanto dentro como entre individuos. Esta masividad es reforzada por el patrón de distribución agregado que presenta E. havanense en Chamela. Sin embargo, hay otro nivel de masividad, que está dado por el tamaño de la cosecha de cada individuo y que podría influir en la respuesta funcional de los depredadores de semillas. Este problema se exploró por medio de regresiones entre el tamaño de la cosecha y el número de semillas sanas y dañadas por depredadores. En el análisis se incluyeron sólo las plantas que

fructificaron naturalmente, tanto en 1987 como en 1988. De esta manera, se mantiene constante el efecto generado por la población y se analiza la variación en el tamaño de la cosecha individual. Los resultados son consistentes con las diferencias encontradas en los niveles de depredación entre los años. En ambos años, el número de semillas sanas aumentó conforme se incrementó el tamaño de la cosecha ($r^2=0.969$, $F=1108.41$, $P<0.0001$ y $r^2=0.996$, $F=19539.3$, $P<0.00001$ para 1987 y 1988 respectivamente). Sin embargo, en 1987 hubo una tendencia a que las cosechas grandes tuvieran un mayor porcentaje de semillas depredadas que en 1988 (Fig. 5.5 A,B). En lo que respecta a la proporción de semillas dañadas, durante 1987 el número de semillas parasitadas aumentó desproporcionadamente al incrementarse el tamaño de la cosecha ($r^2=0.947$, $F=640.2$, $P<0.0001$). La comparación de las curvas para semillas sanas y dañadas durante el año de 1987, sugiere que hay tamaños de cosecha óptimos. En contraste los niveles de daño en 1988 fueron muy pequeños y el tamaño de la cosecha sólo explica 22.3% de la varianza en el número de semillas dañadas ($F=20.66$, $P=0.00002$) (Fig. 5.5D).

Por lo tanto, en aquellos años en que los depredadores de semillas constituyen una presión de selección intensa (i.e. 1987), los individuos que fructifican en sincronía con la población y aquellos que producen tamaños de cosecha intermedios, tienen una ventaja que se expresa como una mayor producción de semillas libres de la depredación.

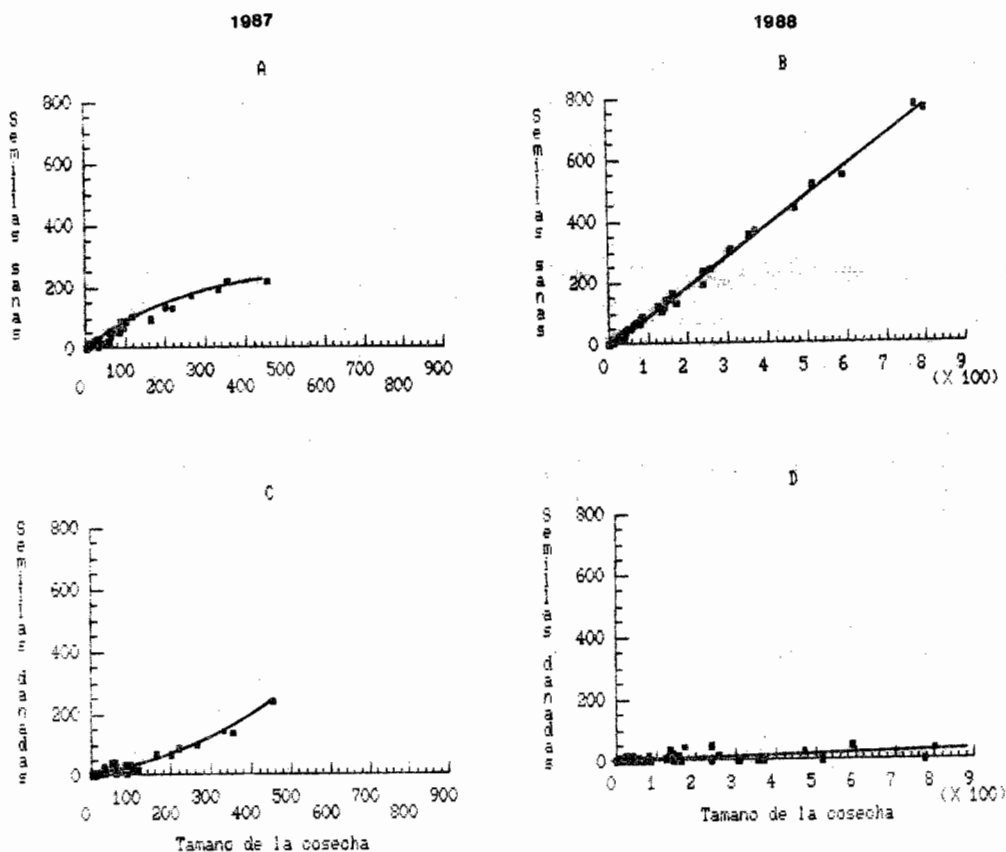


Figura 5.5. Análisis de regresión entre el tamaño de la cosecha y el número de semillas sanas (A, B) y dañadas (C, D) por individuo, en 1987 (A,C) y 1988 (B,D).

A: Semillas sanas = $-0.645 + X*0.764 - X^2*0.001$

B: Semillas sanas = $-1.909 + X*0.968$

C: Semillas dañadas = $1.644 + X*0.236 + X^2*0.001$

D: Semillas dañadas = $1.909 + X*0.0314$



DISCUSION

BIBLIOTECA

La mayoría de las hipótesis propuestas para explicar la evolución del patrón de floración sincrónica y masiva están relacionadas con el comportamiento de los polinizadores. Estas hipótesis pueden separarse en dos grupos: a) aquellas que argumentan que la floración sincrónica y masiva incrementa las visitas de los polinizadores y supuestamente el número de granos de polen que alcanzan un estigma dado (Auguspurger 1978, 1980, 1981, 1982; Beattie et al. 1973; Faegri y van der Pijl 1966; Heinrich y Raven 1972; Opler et al. 1976); o bien, b) aquellas que sugieren que el fenómeno importante no es el número de granos de polen, sino su calidad. Es decir, la floración en "big-bang" favorece el movimiento de polen entre individuos y por lo tanto un incremento en la tasa de entrecruzamiento (Baker 1959, Stern y Roche 1974, Whitehead 1969).

En el caso de E. havanense los polinizadores mostraron una respuesta denso dependiente, de manera que cumplen con lo esperado para polinizadores "oportunistas" (Beach 1981, Hubbell y Johnson 1978, Johnson 1982, Johnson y Hubbell 1975, Kendall y Smith 1975): la variación en la intensidad del despliegue floral fue el componente más importante en determinar la respuesta numérica de los visitantes. En esta especie, la masividad del despliegue floral depende del número de flores de cada planta, del número de plantas en floración dentro de un parche (tamaño del parche) y de la interacción entre estas dos variables. Aunque los polinizadores actúan de manera denso dependiente con respecto

al tamaño de la planta, el tamaño del parche genera un efecto de dilución; es decir, una planta dada recibe menos visitas cuando está dentro de un parche grande. En condiciones naturales el tamaño de un parche de floración depende de la sincronía entre las plantas que componen el parche. Por lo tanto, conforme aumenta la sincronía en la floración hay una disminución en el número de visitas por planta. Basados en esta evidencia debemos descartar la hipótesis de que la floración masiva y sincrónica de E. havanense incrementa desproporcionadamente el número de polinizadores que visitan una planta. Aunado a lo anterior, la respuesta funcional de los polinizadores (número de visitas por flor) no varía con el tamaño del despliegue floral. Esto sugiere que la cantidad de polen removido y/o depositado por flor es constante e independiente del tamaño de la planta o del parche. Es probable que en esta especie, la floración sincrónica y masiva no aumente el número de granos de polen que alcanzan un estigma o que son removidos de las anteras, sino que incrementa el número de genotipos "muestreados" por un estigma dado. La consecuencia directa de este fenómeno sería un incremento en la probabilidad de fecundación entre individuos compatibles o no emparentados. Por lo tanto, la evidencia obtenida en este estudio sugiere que la evolución del patrón de floración sincrónico y masivo de E. havanense, es más compatible con la segunda que con la primera de las dos hipótesis arriba mencionadas.

Los experimentos donde se evaluó el efecto de la limitación de polinizadores sobre la reducción de la fecundidad señalan en

la misma dirección. En las poblaciones inducidas a florecer se encontró una reducción en la fecundidad, en cambio las plantas que florecieron naturalmente no padecieron este problema. Esta reducción podría atribuirse, en primera instancia, a un servicio deficiente de los polinizadores en las poblaciones inducidas a florecer. Sin embargo, aunque las plantas y parches con mayor número de flores fueron las que atrajeron mayor cantidad de polinizadores, ésto no se refleja en un incremento en la tasa de visita por flor ni en la fecundidad. De hecho, el mejor predictor del número de frutos iniciados en condiciones experimentales, es la relación entre donadores y receptores potenciales de polen (proporción entre flores Pin:Thrum). Además, el sistema de compatibilidad de esta especie genera fuertes restricciones sobre la transferencia de gametos entre individuos, de tal manera que la sincronía en la floración incrementa la probabilidad de polinización y fecundación con genotipos compatibles, y por lo tanto, de la producción de semillas.

Los resultados sugieren que la reducción en la fecundidad en las poblaciones inducidas no es una consecuencia de limitación de polinizadores, sino del número de consortes potenciales que tiene una planta en el momento de la floración. La reducción de la fecundidad de las plantas que florecen asincrónicamente no ocurre en el sentido convencional, es decir en términos de la cantidad de polen transportado, sino de la calidad de ese polen. Un fenómeno similar ha sido sugerido para varias especies del género Inga en Costa Rica (Koptur 1984).

Por otra parte es interesante notar que la producción de frutos en condiciones experimentales alcanzó un máximo cuando la proporción de flores estuvo muy sesgada hacia las flores Pin. En condiciones naturales las proporciones entre plantas, así como entre flores Pin/Thrum, son muy cercanas a uno (i.e. proporción P/T en plantas = 0.93, proporción P/T en flores = 1.4) y la eficiencia promedio en la producción de frutos está muy por abajo del óptimo encontrado en las condiciones experimentales (eficiencia en condiciones naturales = 0.233 ± 0.022 , eficiencia máxima encontrada en condiciones experimentales = 0.633 ± 0.045 , aunque el modelo predice eficiencias mayores). Los resultados de este trabajo sugieren que la discrepancia entre el óptimo posible y lo observado en condiciones naturales, podría deberse a que el sistema heterostílico de E. havanense se encuentra en una fase incipiente de especialización de las funciones sexuales. A continuación se discute una hipótesis sobre la evolución del sistema reproductivo de E. havanense y el posible papel de los polinizadores.

En el caso de E. havanense los polinizadores no están limitando la fecundidad, sin embargo aún podrían estar jugando un papel muy importante en la transferencia no simétrica de gametos entre los morfos florales (Beach 1981, Crepet 1983, Wyatt 1983). En un artículo ya clásico, Bawa y Beach (1981) discuten el papel preponderante de los polinizadores en la evolución de los sistemas reproductivos de las plantas con flores. En particular,

señalan la importancia de la interacción entre el tipo de polinización, el sistema sexual y la morfología de la flor en la eficiencia y evolución de la heterostilia. Teóricamente la eficiencia y la donación del polen deberían ser similares entre las flores Pin y Thrum para que el sistema heterostilico se mantenga en equilibrio. Sin embargo, éste no parece ser el caso general: en trece especies heterostilicas en las que se evaluó el flujo de polen entre los morfos florales, se encontró que en cinco de ellas más del 50% del polen sobre los estigmas era del mismo morfo de la flor, mientras que en las ocho especies restantes más del 50% del polen era Pin (Ganders 1979b, Ornduff 1975a). Este fenómeno es general en la literatura y sólo se han encontrado pocas excepciones donde haya predominancia de polen Thrum sobre los estigmas: Jepsonia heterandra (Ornduff 1971) y Anchusa officinalis (Philipp y Schou 1981). Independientemente del tipo de polen, los estigmas Pin capturan más granos de polen que los Thrum y este fenómeno es general para la mayoría de los estudios realizados (véase Ganders op.cit.). Se ha sugerido que este fenómeno es producido por la mayor accesibilidad de los estigmas Pin para los polinizadores (Levin 1968, Ganders 1976, Weller 1980). Levin (1968) propuso que los granos de polen son transportados en grandes cantidades sobre la cabeza y el tórax de los polinizadores, siendo éstas las partes que entran en contacto con los estigmas Pin. En comparación, las partes de los polinizadores que hacen contacto con los estigmas Thrum (*i.e.* la proboscis) los hacen vectores ineficientes de este tipo de polen,

por lo que se esperaría una polinización deficiente de las flores Thrum. Este argumento requiere de una sintonía perfecta entre los tamaños relativos de las flores y sus polinizadores, sintonía que raramente se cumple. En E. havanense los polinizadores cubren una gama muy amplia de tamaños, que va desde las especies más pequeñas de Trigona (≈3 mm long.) hasta abejas muy grandes como Xylocopa (≈27 mm long.). Si la variación en el tamaño de los polinizadores es un fenómeno general entre las especies heterostilicas, podría proponerse que la transferencia de polen de cada morfo es realizada de manera preferencial por diferentes polinizadores. De tal manera que el sentido de la transferencia de polen entre los morfos florales, dependería de la gama de visitantes, de sus tamaños con respecto al de las anteras y estigmas de ambos tipos de flor y de la abundancia relativa de cada especie de polinizador. Por ejemplo, en Primula vulgaris se ha sugerido que cambios en la composición específica de los visitantes conducen a cambios en los patrones de transferencia de polen entre los morfos florales (Ornduff 1979), y en Jepsonia heterandra (Ornduff 1975b) se demostró que la polinización de las flores Pin se efectúa por moscas de la familia Syrphidae, mientras que las Thrum son polinizadas por abejas de la familia Halictidae. Los resultados de las pruebas de polinización controlada mostraron que la producción de frutos difiere entre los morfos florales de E. havanense. Esto indica que hay una especialización parcial de las funciones sexuales dentro de las flores, las Pin como donadoras de polen y las Thrum como

receptoras. El origen y mantenimiento de esta diferencia podría deberse a la composición faunística de los polinizadores si éstos favorecen el flujo de polen de las flores Pin a las Thrum. La gran variación en los tamaños del gremio de visitantes florales de E. havanense, así como la morfología de la flor, apoyan esta hipótesis: Las flores de E. havanense no presentan un tubo profundo como el de otras especies heterostilicas (e.g. el género Psychotria), por lo que la presencia de partes bucales largas no es un requisito para la polinización y la remoción de polen de los estigmas y anteras cortos; además los polinizadores más abundantes son las abejas del género Trigona, las cuales por su tamaño tienen mayor probabilidad de transportar polen Pin y hacer contacto con los estigmas Thrum de E. havanense.

Aunque sólo hay datos cuantitativos para la floración inducida y natural de 1988, las observaciones de campo realizadas durante la floración inducida y natural de 1987 y 1989, señalan que la predominancia de abejas del género Trigona como visitantes florales de E. havanense ha sido un patrón consistente a lo largo de tres años.

Si la composición faunística de los polinizadores de E. havanense se mantiene por períodos extensos, el proceso de diferenciación de las funciones sexuales entre los morfos florales podría acentuarse. Lo más interesante, es que este proceso estaría dirigido por la interacción con los polinizadores (Schemske y Horvitz 1984) y podría ser una etapa previa a la esterilización parcial de las funciones sexuales. Por lo tanto,

es probable que E. havanense se encuentre en las primeras fases de un proceso de evolución de un sistema heterostílico a uno dioico. Es interesante notar que en los ejemplos sugeridos de evolución del sistema heterostílico al dioico, se propone la esterilización del androceo en las plantas con flores Pin y del gineceo en las que tienen flores Thrum (Musanda spp., Baker 1958; Erythroxylum spp., Bawa y Opler 1975; Coussarea talamancana, Beach y Bawa 1980; Cordia spp., Opler et al. 1975; Nymphoides spp., Ornduff 1966; Psychotria spp., Vuilleumier 1967). De estar ocurriendo un proceso de especialización en E. havanense, el sentido se daría al contrario de lo propuesto para otras especies. Muenchow y Grebus (1989) modelaron la evolución del dioicismo a partir de la heterostilia y mostraron que el resultado de este proceso depende del sistema genético y de las condiciones ecológicas imperantes. De tal manera que la especialización de las funciones sexuales no necesariamente conduce a que las flores Pin sean las receptoras de polen y las Thrum las donadoras.

Por otra parte y con respecto a los depredadores de semillas, los resultados coinciden con las predicciones teóricas (Augspurger 1978, 1981, Janzen 1969, 1971, 1976, Silvertown 1980), e indican que las plantas que florecen-fructifican en sincronía con la población tienen una ventaja sobre las que lo hacen asincrónicamente. Esta ventaja se expresa en términos de una disminución en el daño infringido por los depredadores. Al

parecer, la producción masiva de frutos tiene un efecto de saciación sobre los depredadores, de tal manera que sólo consumen una pequeña proporción de la cosecha y el resto de las semillas escapa por dispersión y germinación subsecuente. En contraste, en las plantas que florecen-fructifican asincrónicamente, el daño por depredadores de semillas es muy alto. De acuerdo con esto, los depredadores de semillas constituyen una fuerza de selección sobre el patrón de floración de E. havanense, de tal manera que podrían actuar como un filtro selectivo sobre aquellas plantas que florecen asincrónicamente con la población. El efecto de los depredadores de semillas, junto con el incremento en la probabilidad de encontrar consortes, actúan como fuerzas de selección aditivas en el mantenimiento del patrón de floración (sincrónico y masivo) en esta especie en Chamela. Un efecto similar se ha descrito para Hybanthus prunifolius en Costa Rica (Auguspurger 1978, 1981).

Este patrón de escape a la depredación se encontró sólo en un año de los dos analizados, lo que resalta, por una parte, la variación natural en las poblaciones de depredadores de semillas en Chamela, y por otra, el hecho de que los depredadores de semillas pueden constituir una presión de selección variable en el tiempo.

Por último, vale la pena resaltar el hecho de que la interacción entre el patrón de floración, los polinizadores y los depredadores de semillas (sin mencionar herbívoros y frugívoros) podrían generar un régimen complejo de presiones de selección

sobre el sistema reproductivo de la planta. Al parecer la interacción entre los polinizadores, el sistema de compatibilidad y la morfología de las flores, está propiciando una tendencia hacia la especialización de las funciones sexuales entre los morfos florales. Esta tendencia se expresa como una mayor fecundidad de las plantas con flores Thrum. Sin embargo, al mismo tiempo la presión de los depredadores de semillas ocurre en sentido contrario, es decir, las plantas con las mayores fecundidades (i.e. las Thrum) tienen una presión por depredadores de semillas proporcionalmente mayor. Por lo tanto, la tendencia observada a la especialización de las funciones sexuales, promovida por los polinizadores, podría revertirse si se considera el efecto de los depredadores de semillas. El resultado neto de este proceso dependería de la constancia espacio-temporal de las presiones ejercidas por los polinizadores y depredadores de semillas, así como de las intensidades relativas de la selección que cada uno de ellos ejerce. Los resultados hasta ahora obtenidos muestran que a diferencia de los polinizadores, los depredadores de semillas tienen variaciones marcadas entre los años, por lo que su efecto en la evolución del sistema reproductivo de E. havanense podría ser, tal vez, más débil.

Este trabajo demuestra la importancia de analizar las relaciones múltiples entre una planta y los animales con los que interactúa. El análisis parcial de este fenómeno no considera que muchos caracteres de los organismos están correlacionados, y por lo tanto, la selección sobre cualquiera de ellos tiene un efecto

sobre los demás. No considerar que los animales que interactúan con una planta conforman una matriz de interacciones compleja e interrelacionada, podría conducir a interpretaciones erróneas sobre la evolución de características que tienen un supuesto valor adaptativo.

CAPITULO VI

EFFECTO DE LA DEFOLIACION ARTIFICIAL SOBRE LA ADECUACION DE Erythroxylum havanense Jacq. (ERYTHROXYLACEAE).

CONTENIDO	Página
INTRODUCCION.....	120
METODOS.....	123
RESULTADOS.....	127
Efectos en la misma temporada (1987).....	127
Efectos entre temporadas (1988).....	134
Herbivoría natural subsecuente a la defoliación artificial.....	141
DISCUSION.....	143

INTRODUCCION

La actividad de los herbívoros tiene como consecuencia directa la disminución del tejido fotosintético de las plantas. Esta disminución en el presupuesto fotosintético puede afectar negativamente en la sobrevivencia, el crecimiento y la reproducción de los individuos dañados (Crawley 1985, Jameson 1963, Kinsman y Platt 1984, Kulman 1971, Louda 1982a, 1982b, 1984, Mills 1984). En particular, en los casos donde se ha documentado el efecto sobre la reproducción, éste se ha evaluado en términos de reducción de la fecundidad (número de semillas) (Horvitz y Schemske 1984, Marquis 1984, Rockwood 1973, Waloff y Richards 1977), disminución en el peso de las semillas (Bentley et al. 1980, Janzen 1976b, Maun y Cavers 1971, Lee y Bazzaz 1980, Stephenson 1980), reducción en la viabilidad de las semillas (Marquis 1987) y retrasos del momento de la floración (Marquis 1987), lo que a su vez puede producir una reducción de la fecundidad por generar asincronía con los polinizadores o con individuos coespecíficos (Crawley 1983 y referencias, Marquis 1987). Una conclusión que emerge de estos estudios, es que la producción de semillas está generalmente limitada por la disponibilidad de carbohidratos y otros productos metabólicos de las hojas. Por lo tanto, es probable que la folivoria cause un desequilibrio entre la demanda reproductiva y la energía disponible en la planta (ya que la remoción del tejido fotosintético afecta directamente la tasa de asimilación de energía). Este fenómeno puede acentuarse en sitios marcadamente

estacionales como los bosques tropicales caducifolios. En estos sitios, en contraste con habitats no estacionales: a) las plantas pierden las hojas durante la temporada de sequia, b) la época de crecimiento se restringe a unos pocos meses por año y c) las hojas son producidas en intervalos cortos y discretos, que en general ocurren al principio de las lluvias (Frankie et al. 1974, Lieberman y Lieberman 1984). Asimismo, los recursos necesarios para el crecimiento, la producción de frutos, semillas y de las reservas para la época desfavorable, son generados durante la estación de lluvias (Mooney y Gulmon 1982, Rockwood 1973). De acuerdo con lo anterior, cualquier evento que disminuya el área fotosintética puede tener consecuencias importantes sobre la adecuación de estas especies. Por otra parte, este comportamiento fenológico tan discreto, permite la asignación de causalidad entre eventos conocidos de folivoría (i.e. el historial de defoliación) y componentes de la adecuación dentro y entre temporadas.

Esta parte del trabajo tiene como objetivo evaluar el efecto de la defoliación artificial sobre varios componentes de la adecuación de Erythroxylum havanense Jacq. (Erythroxylaceae), tanto dentro de una estación como entre estaciones. La floración de esta especie es proléptica (Borchert 1983), por lo que los botones florales son producidos durante la temporada húmeda (julio-octubre), pero su antesis ocurre hasta ocho o nueve meses después, como respuesta a las primeras lluvias de la siguiente temporada. Por lo tanto, la producción de los botones florales de

una temporada dada depende de los fotosintatos producidos durante la temporada anterior. Este comportamiento puede generar que la producción de semillas de un año dado sea el resultado de dos factores: a) el número de flores (que depende de la historia de defoliación y a su vez puede tener efectos sobre la conducta de los polinizadores) y de óvulos fecundados; y b) de los recursos disponibles para la maduración de los óvulos fecundados, que son generados por las hojas de esa temporada.

En condiciones naturales las hojas de E. havanense son consumidas por varias especies de insectos; entre ellos, los más importantes son: larvas de lepidópteros de las familias Saturnidae, Geometridae y Lycaenidae, las cuales, en ocasiones, pueden causar la defoliación total de individuos (obs. pers. y A. Pescador com. pers.). Otros herbívoros comunes, pero poco abundantes, son ortópteros de varias especies, así como hormigas del género Atta; estas últimas pueden tener efectos severos cuando remueven los botones florales y renuevos foliares al principio de la época de lluvias, ya que impiden la reproducción del individuo en esa temporada y "obligan" a la planta a producir una nueva dotación de hojas. Sin embargo, lo más común es que el daño sobre las hojas se mantenga en niveles bajos (<5% del área foliar, promedio para 60 individuos).

MÉTODOS

Para determinar el efecto de la disminución del área foliar sobre la adecuación de *E. havanense* se realizaron experimentos de defoliación artificial. Las plantas fueron seleccionadas de tres sitios (sobre las veredas Tejón, Camino Antiguo Sur y Eje Central de la estación de biología Chamela) separados entre sí por al menos 1 km de distancia en línea recta. En cada sitio se seleccionaron 20 individuos reproductivos procurando cubrir toda la gama de tamaños. Las plantas dentro de cada sitio fueron ordenadas de acuerdo a su tamaño en cinco grupos de cuatro plantas (el tamaño fue medido como la suma de las áreas basales de las ramas vivas de un individuo). El primer grupo consistió de las cuatro plantas más grandes, el segundo de las cuatro siguientes y así sucesivamente. Dentro de cada grupo, las plantas fueron asignadas al azar a uno de los siguientes cuatro tratamientos:

- 1.- Plantas control: sin manipulación (Control).
- 2.- Plantas protegidas: se les aplicó insecticida para evitar el daño por herbívoros (0%).
- 3.- Defoliación al 25%: se removió 25% del área foliar y además las plantas fueron protegidas con insecticida (25%).
- 4.- Defoliación al 100%: se removió 100% del área foliar, y cuando la planta produjo hojas nuevamente, éstas fueron protegidas con insecticida (100%).

De esta manera, se aseguró que la asignación de los tratamientos entre los sitios no estuviera sesgada por la variación en los

tamaños de las plantas. Por lo tanto, cada tratamiento en cada sitio está representado por plantas de todos los tamaños. En total se incluyeron 15 plantas (i.e., cinco réplicas por tres sitios) por tratamiento que al final suman 60 plantas usadas en el experimento (i.e., cuatro tratamientos por cinco réplicas por tres sitios). En los tratamientos tres y cuatro, la aplicación del insecticida tuvo la finalidad de evitar daños adicionales por herbívoros naturales, que pudieran modificar los valores originales de área foliar removida. El insecticida usado fue Folimat (Bayer), que ha demostrado ser eficiente contra una gran cantidad de herbívoros (R. Dirzo com. pers.). Este insecticida pertenece al grupo de los derivados del ácido fosfórico, siendo sus principales atributos una alta toxicidad y una baja persistencia (Ware 1978). La concentración usada fue la que recomienda el fabricante (20 ml en 20 l de agua) y se aplicó por medio de aspersores manuales. La primera aplicación se realizó al día siguiente de la defoliación y después una vez cada semana o cada vez que lloviera y existiera el riesgo de que el insecticida fuera lavado de las hojas; esto continuó hasta que las plantas tiraron las hojas al final de la época de lluvias (noviembre 1987).

Los tratamientos se aplicaron siete días después de la floración natural de 1987. En el caso de las plantas defoliadas al nivel de 25%, la remoción se hizo contando todas las hojas en grupos de cuatro y cortando, con tijeras, la cuarta hoja de cada grupo. En el caso de las plantas defoliadas al 100%, simplemente

se cortaron todas las hojas. Al momento de la aplicación de los tratamientos, las flores (i.e., los frutos iniciados) que quedaban en las plantas eran sólo aquellas que habían sido polinizadas exitosamente. De esta manera se aseguró que la aplicación del insecticida no interfiriera con la polinización natural. Por otra parte, la iniciación del experimento, siete días después de la floración, asegura que las hojas estén completamente expandidas, ya que la antesis así como la expansión de las hojas, son fenómenos que ocurren simultáneamente en esta especie (Bullock 1986b, y obs. pers.).

Las variables de respuesta analizadas fueron divididas, según el efecto del experimento, en componentes de la adecuación dentro de la temporada (i.e. 1987), y entre temporadas (i.e. 1988). Para 1987 se analizó el efecto de la defoliación sobre la producción de semillas, el tiempo de maduración de los frutos y el peso de las semillas. Para 1988 se analizó el efecto sobre el crecimiento, la sincronía en la floración, el número de flores por individuo y la producción de semillas.

De manera adicional, se estimó el daño por folívoros a finales de la temporada húmeda de 1988 (noviembre). Esto se hizo por medio de censos de las hojas de todas las plantas sometidas al experimento. En cada planta se censaron por lo menos 100 hojas seleccionadas al azar. Cada hoja fue asignada a una de las siguientes categorías de daño: 0, sin daño; 1, hasta 5% del área foliar removida; 2, 6 a 10%; 3, 11 a 25%; 4, 26 a 50%; 5, 51 a 75% y 6, 76 a 100% del área foliar consumida. Después para cada

planta se calculó un índice de daño que se define como:

$$ID = [(\sum n_i)(i)]/N$$

donde n_i = número de hojas en la categoría i

i = categoría de daño

N = número de hojas analizadas

Los resultados se analizaron por medio de análisis de varianza (ANDEVA). La homogeneidad de varianzas entre los tratamientos fue evaluada por medio de la prueba de Bartlett. En los casos en que fue necesario, los datos fueron transformados o bien se usaron pruebas no paramétricas (Steel y Torrie 1980). En los análisis de varianza donde se encontraron efectos significativos, se usó la prueba de diferencias mínimas significativas (DMS) para evaluar las diferencias entre tratamientos, ya sea en su versión paramétrica o no paramétrica (ver Zar 1974). Todos los resultados se presentan como el promedio \pm error estándar de los datos sin transformar.

RESULTADOS

Para algunas de las variables analizadas no fue incluido el efecto debido a los sitios, ya que no se encontraron diferencias significativas entre ellos y los datos, por lo tanto, fueron agrupados para su análisis. Hubo dos variables (peso de las semillas y número de flores en 1988) en las que las diferencias entre los sitios fueron significativas y éstos fueron incluidos como un factor más dentro del análisis.

En el Cuadro 6.1 se muestran los resultados de los ANDEVA para las variables en las que no se encontraron diferencias entre los sitios.

Cuadro 6.1. Análisis de varianza sobre componentes de la adecuación de *E. havanense* usando como factor el efecto de los sitios. Sólo se presentan aquellas variables en las que las diferencias entre los sitios no fueron significativas.

VARIABLE	ESTADISTICO DEL ANALISIS	F
Tiempo maduración	2.620 ^a	0.091
Frutos maduros 1987	0.232 ^b	0.890
Crecimiento (87-88)	1.017 ^a	0.368
Sincronía floración 1988	2.224 ^a	0.117
Frutos maduros 1988	2.249 ^a	0.117

a: F, ANDEVA

b: H, Kruskal-Wallis

Efectos en la misma temporada (1987)

Los tratamientos de defoliación tuvieron un efecto marcado sobre la producción de frutos maduros de 1987. Un análisis de varianza, usando el número de frutos iniciados como covariable

para compensar las diferencias iniciales en el número de frutos, mostró que las diferencias en la producción de frutos entre los tratamientos de defoliación son altamente significativas ($F=4.374$, $P<0.008$). En los dos grupos de plantas a los que se aplicó defoliación experimental (tratamientos 3 y 4) hubo una reducción de casi tres veces en la producción de frutos (promedio de ambos tratamientos = 36.5 frutos) con respecto a los tratamientos donde las hojas no fueron removidas (tratamientos 1 y 2, promedio 104.5 frutos; Cuadro 6.2). Las diferencias entre estos dos grupos son estadísticamente significativas, pero no hay diferencias entre los tratamientos 1 y 2, ni entre 3 y 4 (Cuadro 6.2). Gran parte de la varianza en la producción de frutos maduros es explicada por el número de frutos iniciados (que fue incluido como covariable; $F=128.766$, $P<0.0001$), por lo que los fenómenos involucrados en la iniciación de los frutos deben ser de gran importancia en esta especie.

Cuadro 6.2. Producción promedio de frutos maduros en 1987. Los tratamientos con la misma letra indican que no hay diferencias significativas entre los tratamientos.

TRATAMIENTO	N	No. PROMEDIO FRUTOS	GRUPOS HOMOGENEOS
1: Control	15	136.867 ± 52.752	a
2: 0%	15	72.200 ± 26.401	a
3: 25%	15	30.200 ± 9.359	b
4: 100%	15	42.867 ± 13.973	b

Además de una disminución en el número de frutos maduros, la defoliación generó un aumento en el tiempo requerido para su

maduración. Un análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis), mostró que las diferencias en el tiempo de maduración de frutos entre los tratamientos son altamente significativas ($H=31.061$, $P<0.0001$). Por medio de una prueba de comparación múltiple no paramétrica (Zar 1974), se estableció que el único tratamiento que difiere significativamente de los demás es el de las plantas defoliadas al 100%. En este tratamiento el crecimiento de los frutos se detuvo después de la defoliación y sólo se reanudó hasta que las plantas produjeron hojas nuevamente, resultando en un retraso de ocho días con respecto a los otros tratamientos. El Cuadro 6.3 muestra los valores promedio del número de días que transcurrieron entre la iniciación de los frutos (cinco días después de la floración) y su maduración, para cada tratamiento. Los frutos fueron considerados como maduros cuando cambiaron de color verde a rojo intenso.

Cuadro 6.3. Tiempo promedio de maduración (días) de frutos en plantas sometidas a diferentes niveles de defoliación. Se presentan también los resultados de la comparación estadística.

TRATAMIENTO	N	TIEMPO PROMEDIO	RANGO PROMEDIO	GRUPOS HOMOGENEOS
1: Control	14	21.6	18.36	a
2: 0%	15	22.1	24.53	a
3: 25%	14	22.3	23.14	a
4: 100%	13	30.1	49.77	b

Otro componente de la adecuación afectado fue el peso de las semillas. Este varió entre los tratamientos y entre los sitios. Desafortunadamente las varianzas entre los tratamientos son significativamente diferentes, por lo que no es posible realizar un análisis que incluya, de manera simultánea, estas dos fuentes de variación. Por esta razón se usó un análisis de varianza no paramétrico para evaluar el efecto de los sitios y otro independiente para evaluar el efecto del tratamiento. En el Cuadro 6.4 se muestra la comparación del peso de las semillas entre los sitios. Puede observarse que hay una gran variación, con las semillas más pesadas en el sitio Tejón (TEJ), las más ligeras en el sitio Camino Antiguo Sur (CAS) y las del Eje Central (EC) con un peso intermedio. El efecto del sitio es altamente significativo (Prueba de Kruskal-Wallis, $H=66.025$, $P<0.0001$), pero sólo las semillas del Camino Antiguo Sur difieren de los otros dos sitios. Es difícil dar una explicación a priori para este fenómeno, pero es probable que los resultados se deban a diferencias en las condiciones físicas de los sitios. Al parecer los sitios más húmedos son el Tejón y el Eje Central, ya que ambos se encuentran situados en la partes bajas de dos cañadas donde hay mayor acumulación de agua. En cambio, el sitio del Camino Antiguo Sur se encuentra sobre un lomerío, casi en el parteaguas de dos cerros, por lo que es muy probable que la disponibilidad de agua sea menor, y la insolación sea mayor. Desafortunadamente no hay datos disponibles sobre la composición del suelo entre los sitios, por lo que no es posible discutir más

sobre la importancia de este factor. Sin embargo, queda la posibilidad de que haya diferencias genéticas entre las plantas de cada sitio si los fenómenos de dispersión de esta especie ocurren a nivel muy local (dentro de parches). Evidentemente, éste es un aspecto que requiere un estudio subsecuente.

Cuadro 6.4. Peso promedio de las semillas (mg) de plantas situadas en tres sitios diferentes y sometidas a diferentes niveles de defoliación; se presentan además los rangos promedio de las pruebas de Kruskal-Wallis y los resultados de la comparación estadística.

	N	PESO PROMEDIO	RANGO PROMEDIO	GRUPOS HOMOGENEOS
SITIOS				
1: TEJ	214	46.243	337.028	a
2: CAS	154	39.295	198.049	b
3: EC	193	43.383	285.065	a
TRATAMIENTOS				
1: Control	141	41.860	256.820	a
2: 0%	213	42.650	260.060	a
3: 25%	117	43.750	290.183	a
4: 100%	90	46.806	356.510	b

Por otra parte, cuando se comparan los pesos de las semillas entre los tratamientos se obtiene un resultado sorprendente, hay una tendencia a que el peso de las semillas aumente conforme se incrementa el nivel de defoliación. Las diferencias son altamente significativas (Prueba de Kruskal-Wallis, $H=26.6$, $P<0.0001$), pero se deben únicamente al efecto del tratamiento de defoliación al 100% (Cuadro 6.4). Este incremento ($\approx 8\%$) podría ser el resultado de una compensación en el peso de las semillas como respuesta a la reducción en el número de frutos producidos por estas plantas

(cf. Cuadro 6.2). Con el objeto de explorar este fenómeno se realizó una correlación entre el número de semillas por planta y el peso de éstas. Hay una tendencia a que las semillas sean más pesadas conforme aumenta el número que produce una planta ($F=21.424$, $P<0.0001$). Sin embargo la varianza explicada es sumamente pequeña ($r^2=0.037$), lo cual indica que hay otros factores, probablemente de más importancia, involucrados en determinar el peso de las semillas. En la Figura 6.1 se puede observar que la variación en el peso promedio de las semillas por planta es muy grande.

En todo caso, no hay evidencia de que exista un conflicto de asignación de recursos entre el número de semillas y el peso de las mismas. Por lo tanto ésta no es la explicación para los resultados encontrados aquí.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

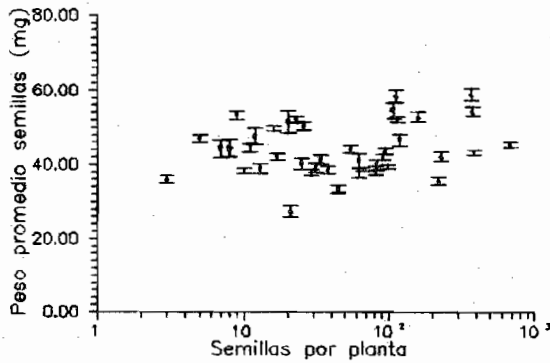


Figura 6.1. Relación entre el tamaño de la cosecha y el peso de las semillas en individuos de *E. havanense*. Por claridad en la presentación se graficaron los promedios por planta y la escala de las abscisas es logarítmica. Los análisis se hicieron con los datos crudos.

Efectos entre temporadas (1988)

Los efectos de los tratamientos no se restringieron a la temporada en la que se llevó a cabo la defoliación, sino que tuvieron manifestaciones a más largo plazo. La defoliación tuvo un efecto marcado sobre el crecimiento de las plantas (incremento en área basal, ver métodos). El promedio general indica que el incremento en área basal fue negativo (-0.24 cm^2 , $n=60$), lo que se debe principalmente a la muerte de ramas completas. Esto fue evidente durante el censo realizado en 1988, durante el cual se encontró un gran número de ramas muertas. Muchas de ellas tenían evidencia de ataque por insectos xilófagos, por lo que pueden ser postulados como una causa importante de mortalidad de ramas. En muchas ramas muertas no se encontró evidencia de este tipo de daño, por lo que es probable que murieran por desecación. Por otra parte, los incrementos promedio fueron negativos, excepto para las plantas que no fueron defoliadas y que además estaban protegidas con insecticida (Cuadro 6.5). Lo que podría ser una evidencia del efecto que tiene la actividad de los folívoros, ya sea real (cf. el tratamiento control), o simulada (tratamientos 3 y 4), sobre un componente de la adecuación tan importante como el crecimiento. Sin embargo, aunque el análisis de varianza fue significativo ($F=3.385$, $P<0.05$), nuevamente el único tratamiento que difiere de los demás fue el de plantas defoliadas por completo (Cuadro 6.5). Por lo tanto, sólo los niveles extremos de defoliación tienen un efecto negativo significativo sobre el crecimiento de las plantas.

Cuadro 6.5. Valores promedio de incrementos en área basal (cm²/año) para plantas sometidas a diferentes niveles de defoliación.

TRATAMIENTO	N	INCREMENTO EN AREA BASAL	GRUPOS HOMOGENEOS
1: Control	15	- 0.05 ± 0.19	a
2: 0%	15	0.29 ± 0.30	a
3: 25%	15	- 0.27 ± 0.16	ab
4: 100%	15	- 0.94 ± 0.40	b

Con el objeto de evaluar el efecto de los tratamientos sobre la sincronía de la floración un año después de la defoliación experimental, se estableció un índice de sincronía. Este índice se calculó para cada planta, como la diferencia en días entre el pico de floración de la planta y el pico de floración de la población en 1988. En el Cuadro 6.6 se muestran los índices promedio para cada tratamiento. Estos valores son muy similares y no difieren significativamente ($F=0.485$, $P>0.6$). Esto sugiere que el momento de la floración en *E. havanense* depende de estímulos ambientales y que es independiente de la historia de defoliación de los individuos.

Cuadro 6.6. Promedios de los índices de sincronía (días; para explicación véase el texto) en plantas de *E. havanense* sometidas a diferentes niveles de defoliación.

TRATAMIENTO	N	INDICE DE SINCRONIA	GRUPOS HOMOGENEOS
1: Control	15	5.1 ± 1.2	a
2: 0%	15	4.1 ± 1.2	a
3: 25%	15	4.1 ± 1.3	a
4: 100%	15	3.1 ± 1.0	a

El número de flores por planta, una variable importante en la atracción de polinizadores y por lo tanto en la cantidad de polen removido o depositado, disminuye drásticamente cuando el nivel de defoliación es severo (Cuadro 6.7). Un análisis de varianza, usando como covariable el número de flores producidas en 1987, es decir, antes de la aplicación de los tratamientos de defoliación, mostró que tanto los sitios ($F=3.991$, $P<0.01$) como los tratamientos ($F=7.253$, $P<0.0003$) tuvieron un efecto estadísticamente significativo sobre la producción de flores un año después. El efecto de la covariable fue altamente significativo ($F=17.863$, $P<0.0001$), por lo que una buena parte de la variación se explica por diferencias intrínsecas a las plantas en la producción de flores. El Cuadro 6.7 muestra el número promedio de flores por planta para los sitios y los tratamientos. Las diferencias entre los sitios siguen la misma tendencia que la del peso de las semillas (cf. Cuadro 6.4), es decir, el sitio donde las semillas fueron menos pesadas también tiene las plantas que produjeron menos flores un año después de la defoliación. Los argumentos empleados para explicar las diferencias en los pesos de las semillas se aplicarían de igual forma para el número de flores. Con respecto a las diferencias entre tratamientos puede observarse (cf. Cuadro 6.7) que el único que difiere de los demás es el de defoliación al 100%. Probablemente el costo de volver a producir una cosecha completa de hojas es demasiado elevado y sólo deja un pequeño remanente de recursos para la producción de botones florales de la siguiente temporada de reproducción.

Cuadro 6.7. Número de flores producidas por planta en los diferentes sitios y tratamientos, un año después de la defoliación.

	N	FLORES POR PLANTA	GRUPOS HOMOGENEOS
SITIOS			
1: TEJ	20	1077 ± 330	a
2: CAS	20	746 ± 351	b
3: EC	20	854 ± 173	a
TRATAMIENTOS			
1: Control	15	1454 ± 467	a
2: 0%	15	1189 ± 395	a
3: 25%	15	848 ± 207	a
4: 100%	15	259 ± 62	b

La disminución en el número de flores por efecto del tratamiento de defoliación causó, a su vez, un decremento en la producción de frutos maduros (Cuadro 6.8).

Cuadro 6.8. Producción de frutos en plantas de *E. havanense* un año después de ser sometidas a diferentes niveles de defoliación.

TRATAMIENTO	N	FRUTOS POR PLANTA
1: Control	15	183 ± 53
2: 0%	15	145 ± 39
3: 25%	15	164 ± 54
4: 100%	15	74 ± 22

Con el objeto de evaluar si la disminución en la producción de frutos maduros estuvo causada sólo por las diferencias iniciales en el número de flores, o si además hubo problemas en la maduración de los frutos, se realizó un análisis de varianza que incluyó el número inicial de flores y el número de frutos

iniciados como covariables. Esto permite partir la varianza en la producción de frutos entre los efectos directos e indirectos. Los efectos indirectos se deben a las diferencias iniciales en el número de flores, provocadas por el tratamiento de defoliación (cf. Cuadro 6.7); mientras que los efectos directos pueden interpretarse en términos de los recursos disponibles por la planta para la maduración de los frutos. Este presupuesto de recursos pudo haber sido afectado por la remoción experimental de hojas. Los resultados se presentan en el Cuadro 6.9. Si en el análisis sólo se incluye el número de flores como covariable, entonces gran parte de la variación en el número de frutos maduros es explicada por esta covariable y no hay un efecto neto de los tratamientos. Sin embargo, si se añade el número de frutos iniciados como otra covariable, el número de flores pierde su significancia y son los frutos iniciados los que explican la variación en frutos maduros. Esto pone de manifiesto dos puntos:

- a) El tratamiento de defoliación no tuvo ningún efecto sobre la eficiencia en la maduración de frutos de 1988 y por lo tanto la defoliación no afecta el presupuesto de recursos de la planta un año después de que ésta ocurre. Es decir, los recursos necesarios para la maduración de los frutos no provienen de reservas acumuladas por la planta, sino de los fotosintatos sintetizados por las hojas que se expanden después de la floración.
- b) El hecho de que el número de flores o el número de frutos iniciados expliquen la variación en el número de frutos maduros, señala la importancia de los fenómenos de polinización sobre la

fecundidad de los individuos en esta especie. Estas dos variables están correlacionadas ($F=109.4$, $P<0.0001$, ANDEVA de la regresión), de tal manera que el número de flores explica 65.4% de la variación en el número de frutos iniciados (Fig. 6.2). Por lo tanto, aunque no hubo un efecto directo de la defoliación sobre la eficiencia en la maduración, sí hubo un efecto indirecto a través de la reducción en el número de flores y por lo tanto de frutos iniciados.

Cuadro 6.9. Análisis de varianza del número de frutos maduros en individuos de *E. havanense* sometidos a defoliación experimental. Los datos fueron transformados a $\log(x+1)$ para corregir las diferencias en las varianzas entre los tratamientos. A) Análisis incluyendo sólo el número de flores como covariable. B) Análisis usando el número de flores y los frutos iniciados como covariables.

FUENTE DE VARIACION	G.L.	F	P
A)			
Covariable: Número de flores	1	226.10	0.0001
Tratamiento: Defoliación	3	1.78	0.1616
B)			
Covariable: Número de flores	1	0.096	0.7609
Covariable: Frutos iniciados	1	296.856	0.0001
Tratamiento: Defoliación	3	1.853	0.1486

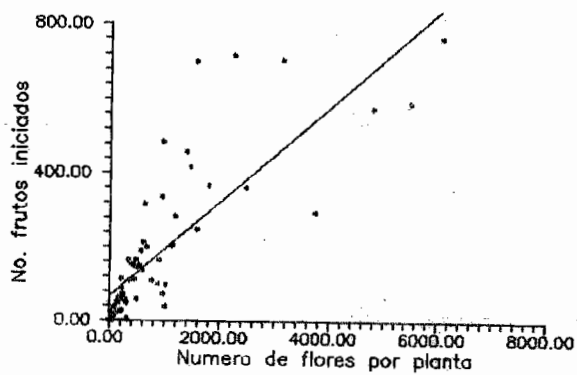


Figura 6.2. Relación entre el número de flores y el número de frutos iniciados en individuos de E. havanense.

Herbivoría natural subsecuente a la defoliación artificial

El diseño experimental usado en este trabajo permite probar las hipótesis de Rhoades (1979, 1983) y Haukioja (1980), en las que se propone que la bioquímica de los tejidos vegetales, en lo referente a la producción de metabolitos secundarios, puede cambiar después de un evento de folivoria. Supuestamente estos cambios, referidos como inducción de la defensa, incrementan la resistencia de las plantas a nuevos ataques y evolucionan como mecanismos activos de defensa. En particular, en este experimento es posible probar los efectos a largo plazo (véase Edwards y Wratten 1983) de tres niveles de defoliación sobre la variación en la susceptibilidad de las plantas a nuevos ataques por herbívoros. De acuerdo con lo anterior podríamos pensar que si el fenómeno de inducción está operando en *E. havanense*, deberíamos esperar que en las plantas sujetas a defoliación se indujera la resistencia a los herbívoros. Esto se reflejaría en una reducción en la aceptabilidad del follaje y/o una disminución en el área foliar removida un año después.

Los resultados falsifican esta hipótesis, ya que la defoliación no tuvo ningún efecto sobre la magnitud del área foliar removida en 1988: no se encontraron diferencias entre los índices de daño de las plantas control y los tratamientos de defoliación (Kruskal-Wallis, $H=4.71$, $P>0.2$) (Cuadro 6.10). Esto podría ser una evidencia indirecta de que las plantas no tuvieron cambios en la bioquímica de sus hojas que afectaron su aceptabilidad para los herbívoros. Los valores promedio de los

Cuadro 6.10. Índices de daño promedio por folívoros para plantas de *E. havanense*. Los índices se obtuvieron un año después de que las plantas fueron sometidas a diferentes niveles de defoliación. También se presentan los rangos promedio por tratamiento.

TRATAMIENTO	N	INDICE DE DAÑO	RANGO PROMEDIO *
1: Control	15	0.595 ± 0.157	25.866
2: 0%	15	0.714 ± 0.084	37.667
3: 25%	15	0.745 ± 0.241	30.400
4: 100%	14	0.655 ± 0.209	25.786

* Kruskal Wallis, H=4.71, n.s.

índices de daño entre los tratamientos de defoliación (Cuadro 6.10), varían desde 0.595 hasta 0.745 que corresponden, según la escala establecida, a valores de hasta 5% del área foliar removida. Es importante mencionar que las mediciones del daño se hicieron a finales de la temporada de lluvias de 1988 justo antes de la caída de las hojas. Si recordamos que la producción de hojas en esta especie ocurre de manera masiva y sincrónica al principio de la temporada de lluvias, entonces la estimación es un reflejo del daño acumulado a lo largo de toda la temporada de crecimiento.

DISCUSION

De acuerdo con los resultados de este trabajo se puede proponer que la actividad de los herbívoros, en particular los folívoros, tiene consecuencias negativas sobre varios componentes de la adecuación de *E. havanense*. El efecto de la defoliación se refleja en términos de crecimiento y fecundidad, pero no a nivel de sobrevivencia.

Uno de los componentes más importantes de la adecuación es el número relativo de descendientes que deja un organismo. En particular en las plantas, este componente está constituido por el número de semillas que produce un individuo. Este está determinado por el número de botones florales, la eficiencia de la polinización, la tasa de abortión y el número de frutos maduros. En cada fase intervienen complejos procesos fisiológicos y bióticos acoplados unos a otros. La pérdida de tejidos fotosintéticos tal como se muestra en este trabajo, son capaces de perturbar cada una de estas fases y generar una disminución en la adecuación de los individuos. En primer lugar, la defoliación experimental tuvo un efecto severo sobre la eficiencia en la maduración de los frutos de 1987 pero no de 1988. Esto sugiere que la energía utilizada para este proceso no proviene de reservas acumuladas, sino de la producción actual de las hojas de esa temporada. Por lo tanto el número de flores y frutos iniciados no es una función de la energía disponible para su maduración, ya que esta energía aun no se produce cuando estos fenómenos ocurren. El número de botones florales depende de la

energía producida en la temporada anterior, que es cuando se induce la floración; mientras que el número de frutos iniciados es una función del número de flores, la calidad de la polinización y la aborción selectiva por parte de la madre (Sutherland 1986a). Esta independencia entre los fenómenos que determinan el número potencial de descendientes y los de producción de energía para su maduración, podría generar que los frutos iniciados demandaran más energía que la que hay disponible en la planta (Stephenson 1980), y por lo tanto podría incrementar la tasa de aborción de frutos (Harper et al. 1970, Janzen 1971b, 1970b). Los datos presentados aquí señalan claramente que los herbívoros son un factor que incrementa el conflicto entre la demanda energética y la energía producida en la planta. Teóricamente los frutos y/o semillas que permanecen después de este proceso deberían tener una mayor probabilidad de germinación y establecimiento.

De acuerdo con lo anterior, los recursos necesarios para la maduración de frutos y semillas de una temporada son independientes de los de otras temporadas, ya que las hojas son producidas en eventos discretos, separados entre sí por la época de sequía. Sin embargo los resultados de este estudio indican que la defoliación tuvo efectos a largo plazo. E. havanense es una planta con floración proléptica, es decir, la formación de los botones florales se induce una temporada antes que su antesis. Este hecho genera que el éxito en la reproducción de dos temporadas dependa de los recursos producidos en la primera de

ellas. Los datos indican que la producción de flores, un año después de un evento severo de defoliación, se reduce drásticamente en las plantas defoliadas, en comparación con plantas que no fueron dañadas. Esta disminución en el número de flores provoca una reducción en el número potencial de frutos que pueden ser producidos por la planta, y por consiguiente en la adecuación del individuo durante ese año.

La reducción en el número de flores tiene consecuencias sobre dos componentes de la adecuación: 1) por vía femenina, es decir la producción de semillas, y 2) por vía masculina a través de la donación de polen. Es muy probable que el componente más afectado por la disminución en el número de flores sea el componente masculino. Para otras especies se ha demostrado que la intensidad del despliegue floral y la inversión en la función masculina, tienen un fuerte efecto sobre la dispersión del polen y el éxito de ese polen en producir semillas (Schoen y Stewart 1986, Stanton, Snow y Handel 1986). En *E. havanense* se encontró una dependencia lineal entre el número de flores por planta y el número de polinizadores que la visitan; por lo tanto, la probabilidad de remoción-deposición de polen por individuo se incrementa conforme aumenta el número de flores de una planta. Aunado a esto, el cociente entre el número de flores y el número de frutos iniciados es extremadamente bajo (0.185 y 0.272 para plantas Pin y Thrum respectivamente, datos de 1988). Este "exceso" de flores, en las plantas hermafroditas, se ha interpretado como un mecanismo para incrementar la donación de

polen a individuos coespecíficos (Stephenson y Bertin 1983, Sutherland y Delph 1984), de tal manera que la ganancia en adecuación por vía masculina (óvulos fecundados) podría ser mucho mayor que por vía femenina (semillas maduras). Desafortunadamente la medición de la adecuación por vía masculina requiere de técnicas más complicadas (p.ej., la disponibilidad de marcadores genéticos o análisis de paternidad, Ellstrand 1984, Meagher 1986).

Por otra parte, es probable que la reducción en la producción de frutos, como respuesta a la defoliación en años pasados, genere un crecimiento vegetativo compensatorio que permita a la planta hacer una mayor inversión en botones florales, de manera que la intensidad de la reproducción aumentaría considerablemente dos años después de la defoliación. En Peumus boldus, Lithraea caustica y Laretia acaulis (Hoffman y Alliende 1984) se demostró que había una alternancia anual entre el crecimiento y la reproducción: en años en los que el esfuerzo reproductivo era elevado, el crecimiento vegetativo era reducido y este patrón se invertía al año siguiente. Sería interesante explorar la existencia de un fenómeno similar en E. havanense donde los ciclos estuvieran mediados por herbívoros.

Un resultado sorprendente fue el incremento en el peso de las semillas conforme incrementó el nivel de defoliación. Este hecho parecería estar muy ligado al incremento en el tiempo requerido para madurar los frutos en las plantas que fueron defoliadas severamente. Aunque la explicación más obvia sería

proponer que las semillas sujetas a un período mayor de maduración fueron capaces de capturar más recursos, ésta no parece adecuada, ya que en todos los casos los frutos detuvieron su crecimiento hasta que las plantas produjeron hojas nuevamente. Sin embargo, como ya se había indicado, las plantas sujetas a defoliación abortaron más frutos, de tal manera que cuando las nuevas hojas se habían expandido, el número de frutos se hallaba muy reducido en comparación con las plantas que no fueron defoliadas. Si el área fotosintética de las plantas que refoliaron es comparable a la de plantas que no fueron defoliadas, como parece ser, entonces el cociente entre el área foliar sobre el número de frutos fue mayor en las plantas dañadas. Esto podría explicar el incremento en el peso de sus semillas. Además, si las semillas de E. havanense se comportan como las de otras especies (Careaga 1989, Dirzo y Domínguez 1986, Howe y Richter 1982, Howe et al. 1985, Stanton 1984) donde el peso está correlacionado con varios componentes de la adecuación, podríamos proponer que si mantenemos otros factores (como la dispersión) constantes, entonces las semillas producidas por las plantas defoliadas tendrían una mayor probabilidad de germinar y establecerse que las semillas de plantas que no fueron defoliadas. Este resultado sugiere una pregunta: ¿Que determina la decisión de la planta madre entre producir muchas semillas pequeñas o pocas grandes? El problema podría enfocarse desde dos puntos de vista: a) cuando los recursos están limitados, la madre ajusta el número y calidad de las semillas de manera que hace

máxima su adecuación; y b) bajo las mismas condiciones de limitación de recursos, podría haber conflicto de intereses entre la planta madre y sus hijos (Shaanker et al. 1988, Trivers 1974). La adecuación de la madre es una función del número de hijos y de la adecuación de cada hijo que produce. Por lo tanto, al aumentar su adecuación tendería a disminuir la de un hijo promedio repartiendo los recursos por igual entre sus hijos. En cambio, la adecuación de cada hijo es una función de los recursos que la madre invierte en él, y su adecuación aumenta en la medida en que secuestra los recursos destinados a sus hermanos, disminuyendo también la adecuación de su madre. En este contexto, es interesante discutir los resultados del experimento de Stephenson (1980) sobre defoliación artificial en Catalpa speciosa, ya que esta especie y E. havanense podrían ser los puntos extremos del modelo. Los datos de Stephenson (op.cit.) indican que el peso de las semillas disminuye conforme incrementa la intensidad del daño sin que haya un aumento significativo en el número de frutos abortados. Por lo tanto los recursos, ya limitados por la defoliación, deben ser repartidos entre todas las semillas. Es decir, la planta madre aumenta su adecuación a costa de la de sus hijos, en cambio, en E. havanense la adecuación de los hijos aumenta a costa de la de la madre, ya que se maduran menos frutos, pero cada uno de ellos tiene una mayor inversión de recursos. La evaluación adecuada de estos fenómenos requiere de un enfoque experimental donde se manipulen los tamaños de cosecha y la cantidad de recursos disponibles para las plantas. Sería de

gran interés, como estudio subsecuente, evaluar la capacidad de desempeño o la habilidad competitiva de progenie derivada de plantas defoliadas vs. la progenie de plantas no defoliadas.

Aunque el experimento de defoliación de 1987 afectó directamente el patrón de floración de 1988 al disminuir su masividad, no tuvo ningún efecto sobre la sincronía. Este resultado es muy importante ya que señala la poca variación que hay para esta característica entre las plantas de E. havanense, aun cuando son sometidas a un tratamiento tan drástico como la defoliación al 100%. Lo anterior sugiere que hay poca influencia del ambiente sobre el umbral de las plantas para iniciar la floración, por lo que se esperaría que esta característica tuviera un fuerte componente genético y una varianza genética aditiva reducida (Fisher 1958). Teóricamente en un ambiente estable la selección natural reduce rápidamente la varianza genética aditiva de aquellas características que contribuyen de manera importante a la adecuación (Antonovics 1976, Endler 1986, Hedrick 1983). De acuerdo con lo anterior podemos proponer que la floración sincrónica y masiva de E. havanense es un atributo con alto valor adaptativo. Esta aseveración es reforzada por los experimentos de defoliación. En los dos casos en los que se analizó la producción de frutos maduros (1987 y 1988), un componente que explicó una proporción importante de la varianza fue el número de frutos iniciados. Cuando esta variable es incluida como covariable dentro del análisis hace desaparecer el efecto del número de flores, que de otra manera es muy importante

(cf. Cuadro 6.9A). Esto señala la importancia de los fenómenos que ocurren entre la antesis y la iniciación de los frutos, tales como el patrón de floración, la polinización y los eventos de aborción selectiva.

Aunque este trabajo señala el posible efecto perturbador de los folívoros sobre algunos componentes importantes de la adecuación de E. havanense, es de interés discutir la posibilidad de generalizar estos resultados a las condiciones naturales. De los siete componentes de la adecuación analizados aquí, cinco fueron afectados significativamente por el tratamiento de defoliación, y en cuatro el efecto sólo fue evidente en el tratamiento de defoliación total. De acuerdo con esto, la generalidad de los resultados obtenidos depende de la frecuencia con que ocurren defoliaciones masivas en la naturaleza. Como se había indicado anteriormente, los niveles de daño promedio en E. havanense en 1988 fueron inferiores al 5% del área foliar removida, sin embargo lo interesante es que hay individuos que sufren ataques severos por herbívoros llegando incluso a defoliarlos totalmente (obs.pers.). Además, en años con explosiones poblacionales de insectos como larvas de lepidópteros, muchos individuos pueden ser defoliados por completo. El nivel de daño depende del momento del ataque y de la identidad de los herbívoros (Dirzo 1984). Mientras más temprano sea el ataque durante la temporada reproductiva su efecto será mayor ya que aumenta la probabilidad de que las flores, los frutos en desarrollo y los renuevos foliares sean consumidos.

Además, se ha encontrado que para plantas de Chamela, la aceptabilidad del follaje y su calidad, en términos del crecimiento y peso final de las larvas de Hylesia lineata (Lepidoptera: Saturniidae), decrece conforme aumenta la edad de las hojas (A. Pescador com. pers.). También es importante qué tipo de herbívoro ejerce el daño; las larvas de geométridos así como los ortópteros tienden a causar menos daño por sus hábitos solitarios. En cambio las larvas de Lycaenidae así como las de H. lineata tienden a ser muy destructivas ya que tienen hábitos gregarios. Esta evidencia apoya la sugerencia de que los resultados aquí presentados son extrapolables al efecto de los herbívoros sobre la adecuación de E. havanense en condiciones naturales. Es necesario puntualizar que no conocemos la relación entre la producción de semillas y la probabilidad de reclutamiento de las plántulas, por lo que no podemos estar seguros de que los herbívoros tienen un efecto demográfico sobre las poblaciones de E. havanense (ver Crawley 1985, Louda 1982a, b). Sin embargo en otras especies como Mirabilis hirsuta (Kinsman y Platt 1984) y Haplopappus squarrosus (Louda 1982 a,b), se ha demostrado que la dispersión y la demografía están influenciadas por la variación en la producción de semillas provocada por la actividad de los herbívoros. En un estudio sobre la remoción de semillas de E. havanense en Chamela, se demostró que la tasa de remoción es una función del tamaño de la cosecha (número de frutos) (Gryj 1990), lo que a su vez podría estar relacionado con la probabilidad de germinación y establecimiento.

No obstante, independientemente del efecto demográfico, los herbívoros podrían constituir un agente de selección natural sobre las características del sistema reproductivo de E. havanense. Esta alternativa del efecto demográfico y/o selectivo es un componente de un paradigma biológico más amplio: así como un efecto demográfico no necesariamente implica una presión selectiva significativa, la ausencia de un impacto demográfico no excluye la existencia de un efecto selectivo importante (véase Harper 1977).

No se encontraron evidencias de inducción de defensas o cambios en la aceptabilidad del follaje entre los tratamientos de defoliación. Lo anterior indica que este fenómeno no ocurre en E. havanense cuando consideramos las hojas producidas una temporada después de la defoliación. Aunque la evidencia obtenida es indirecta, el diseño hubiera permitido la detección del fenómeno si éste existiera. Sin embargo queda aun la posibilidad de que el fenómeno se de en otra escala, ya sea temporal, es decir dentro de una misma estación (Coleman y Jones 1988), o espacial, dentro de las hojas (Gibberd, Edwards y Wratten 1988). Un diseño experimental apropiado permitiría probar estas posibilidades.

Finalmente, el estudio demuestra que las interacciones bióticas múltiples de una planta con los animales que la utilizan (polinizadores, dispersores, herbívoros), están integradas entre sí, y con el ambiente físico, en forma compleja, pero susceptible de ser abordada.

BIBLIOGRAFIA

- Antonovics, J. 1976. The nature of limits of natural selection. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 63: 224-247.
- Agren, G.I. and T. Fagerström. 1980. Increased or decreased separation of flowering time? The joint effect of competition for space and pollination in plants. *Oikos* 35: 161-164.
- Arnold, S.J. and M.J. Wade. 1984a. On the measurement of natural and sexual selection: Theory. *Evolution* 38: 709-719.
- Arnold, S.J. and M.J. Wade. 1984b. On the measurement of natural and sexual selection: Applications. *Evolution* 38: 720-734.
- Augspurger, C.K. 1979. Reproductive consequences of flowering synchrony in Hybanthus prunifolius and other shrub species of Panama. Ph. D. Dissertation. University of Michigan.
- Augspurger, C.K. 1980. Mass flowering of a tropical shrub (Hybanthus prunifolius): Influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34: 475-488.
- Augspurger, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: Experimental studies on effects of pollinators and seed predators on Hybanthus prunifolius (Violaceae). *Ecology* 62: 775-788.
- Augspurger, C.K. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: Changes in cohort distance with time. *Oikos* 40: 189-196.
- Baker, H.G. 1958. Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae. *Jour. of West Afr. Sci. Assoc.* 4: 9-24.
- Baker, H.G. 1959. Reproductive methods as factors of speciation in flowering plants. Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol. 24: 177-199.
- Baker, H.G. 1983. An outline of the history of anthecology, or pollination biology. In: Real, L. (ed.) Pollination Biology. Academic Press.
- Baker, F.J. and J.A. Nelder. 1978. Generalized linear interactive modelling. User's guide. Royal statistical society.
- Barrett, S.C.H. and J.S. Shore. 1987. Variation and evolution of breeding systems in the Turnera ulmifolia complex (Turneraceae). *Evolution* 41: 340-354.

- Bawa, K. S. and P. A. Opler. 1975. Dioecism in tropical forest tree. *Evolution* 29: 167-179.
- Bawa, K. S. and J.H. Beach. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. M. Bot. Gard.* 68: 254-274.
- Bawa, K. S. and C. J. Webb. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: Implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *Amer. Jour. Bot.* 71: 736-751.
- Bawa, K.S., S.H. Bullock, D.R. Berry, R.E. Coville and M.H. Grayum. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination Systems. *Amer Jour. Bot.* 72: 346-356.
- Beach, J.H. 1981. Pollinator foraging and the evolution of dioecy. *Amer. Nat.* 118: 572-577.
- Beach, J. K. and K. S. Bawa. 1980. Role of pollinators in evolution of dioecy from distyly. *Evolution* 34: 1138-1142.
- Beattie, A.J. 1971. Pollination mechanisms in Viola. *New Phitol.* 70: 345-360.
- Beattie, A.J., D.E. Breedlove and P.R. Ehrlich. 1973. The ecology of the pollinators and predators of Frasera speciosa. *Ecology* 54: 81-91.
- Begon, M., J.L. Harper and C.R. Townsend. 1986. Ecology, Individuals, Populations, and Communities. Blackwell Scientific Publications.
- Bentley, S*, J. B. Whittaker and A. J. C. Malloch. 1980. Field experiments on the effect of grazing by a chrysomelid beetle (Gastrophysa viridula) on seed production and quality in Rumex obtusifolius and Rumex crispus. *Journal of Ecology* 68: 671-674.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Amer. Natur.* 117: 838-842.
- Billington, H.L., A.M. Mortimer and T. McNeilly. 1988. Divergence and genetics structure in adjacent grass populations. I. Quantitative Genetics. *Evolution* 42: 1276-1277.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- Bolten, A.B., P. Feisinger, H.B. Baker and I. Baker. 1979. On the calculation of sugar concentration in flower nectar. *Oecologia* 41: 301-304.

- Brower, L.P., J.V.Z. Brower and J.M. Corvino. Plant poisons in a terrestrial food chain. Proceedings of the National Academy of Sciences 57: 893-898.
- Brower, L.P. and J.V.Z. Brower. 1964. Birds, butterflies and plant poisons: A study in ecological chemistry. Zoologica 49: 137-159.
- Bullock, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica 17: 287-301.
- Bullock, S.H. 1986a. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. Arch. Met. Geoph. Biocli. Ser. B 36: 297-316.
- Bullock, S.H. 1986b. Observations and an experiment on synchronous flowering. Madroño 33: 223-224.
- Bullock, S.H. and K.S. Bawa. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in Jacaratia dolichaula (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rica rain forest. Ecology 62: 1494-1504.
- Bullock, S.H., J.H. Beach and K.S. Bawa. 1983. Episodic flowering and sexual dimorphism in Guarea rhopalocarpa in a Costa Rica rain forest. Ecology 64: 851-861.
- Bullock, S.H. and C.A. Dominguez. 1986. Pruebas de limitación de fecundidad por polinizadores en dos árboles de selva tropical caducifolia. Brenesia 25-26: 197-201.
- Bullock, S.H., C. Martínez del Río y R. Ayala. 1989. Bee visitation rates to trees of Prockia crucis (Flacourtiaceae) differing in flower number. Decologia 78: 389-393.
- Bullock, S.H. and A. Solís-Magallanes. (in press). Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica.
- Búrquez, A., J. Sarukhán and A.L. Pedroza. 1987. Floral Biology of a primary rain forest palm, Astrocaryum mexicanum Liebm. Biological Journal of the Linnean Society 94: 407-419.
- Búrquez, A. and S.A. Corbet. (manuscrito). Do flowers reabsorb nectar?
- Careaga, S. 1989. Efecto de la variación en el tamaño de las semillas sobre el desempeño de plántulas de especies tropicales. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.

- Campbell, D. 1985. Pollinator sharing and seed set of Stellaria pubera: Competition for pollination. *Ecology* 66: 544-553.
- Coleman, J.S. and C.G. Jones. 1988. A phytocentric perspective of phytochemical induction by herbivores. In: Raupp, M. and D. Tallamy (eds.). Phytochemical induction by herbivores. Wiley and Sons, N.Y.
- Copland, B.J. and R.J. Whelan. 1989. Seasonal variation in flowering intensity and pollination limitation of fruit set in four co-occurring Banksia species. *Journal of Ecology* 77: 509-523.
- Crawley, M.J. 1983. Herbivory, the dynamics of animal plant interactions. *Studies in Ecology*, vol 10. Univ. Calif. Press, Berkeley.
- Crawley, M.J. 1985. Reduction of oak fecundity by low density herbivore populations. *Nature* 314: 163-164.
- Crepet, W. 1983. The role of insect pollination in the evolution of the Angiosperms. In: Real, L. (ed.) Pollination Biology. Academic Press.
- Cruden, R.W., S.M. Hermann and S. Peterson. 1983a. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. In: Bentley, B. and T. Elias. (eds.) The Biology of Nectaries. Columbia University Press, N.Y.
- Cruden, R.W. and S.M. Hermann. 1983b. Studying nectar? Some observations on the art. In: Bentley, B. and T. Elias. (eds.) The Biology of Nectaries. Columbia University Press, N.Y.
- Darwin, C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. Murray, London.
- Darwin, C. 1876. The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom. Murray, London.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: A phytocentric overview. In: Dirzo, R. and J. Sarukhán (eds.). Perspectives on plant population biology. Sinauer, Sunderland Massachusetts.
- Dirzo, R. and C.A. Dominguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. In: Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.). Fruivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Dominguez, C.A., R. Dirzo and S.H. Bullock. 1989. On the function of floral nectar in Croton suberosus (Euphorbiaceae). *Oikos* 56: 109-114.

- Edwards, P.J. and S.D. Wratten. 1983. Wound-induced defences in plants and their consequences for patterns of insect grazing. *Oecologia* 59: 88-93.
- Equiarte, L. and A. Búrquez. 1987. Reproductive ecology of Manfreda brachystachya, an iteroparous species of Agavaceae. *Southwestern Naturalist* 32: 169-178.
- Ellstrand, N.C. 1984. Multiple paternity within the fruits of wild radish, Raphanus sativus. *Amer. Nat.* 123: 819-828.
- Endler, J. A. 1986. Natural Selection in the Wild. Princeton; Princeton University Press.
- Faegri, K. and van der Pijl. 1971. The Principles of Pollination Biology. Pergamon press, Oxford, 2d ed.
- Falconer, D. S. 1981. Introduction to Quantitative Genetics. 2d ed. London; Longmans.
- Findlay, C.S. and F. Cooke. 1983. Genetic and environmental components of clutch size variance in wild populations of lesser snow geese (Anser caerulescens caerulescens). *Evolution* 37: 724-734.
- Fisher, R. A. 1958. The Genetical Theory of Natural Selection. Dover, N.Y.
- Frankie, G.W., H.G. Baker and P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- Ganders, F.R. 1976. Pollen flow in distylous populations of Amsinckia (Boraginaceae). *Canadian Journal of Botany* 54: 2530-2535.
- Ganders, F. R. 1979a. Heterostyly in Erythroxylum coca (Erythroxylaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 78: 11-20.
- Ganders, F.R. 1979b. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* 17: 607-635.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 61: 728-759.
- Gentry, A.H. 1978. Antipollinators for mass-flowering plants? *Biotropica* 10: 68-69.

- Gibberd, R., P.J. Edwards and S.D. Wratten. 1988. Wound induced changes in the acceptability of tree foliage to Lepidoptera: within leaf effects. *Oikos* 51: 43-47.
- Gill, F. B. 1988. Effects of nectar removal on nectar accumulation in flowers of Heliconia imbricata (Heliconiaceae). *Biotropica* 20: 169-171.
- Glover, D.E. and S.C.H. Barrett. 1986. Variation in the mating system of Eichhornia paniculata (Spreng.) Solms. (Pontederiaceae). *Evolution* 40: 1122-1131.
- Gould, S.J. and R.C. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marcos and the panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proc. Roy. Soc. Lond.* 205: 581-598.
- Grant, V. 1949. Pollination systems as isolating mechanisms in Angiosperms. *Evolution* 3: 82-97.
- Gryj, E.O. 1990. Frugivoría y dispersión de semillas en Erythroxyllum havanense Jacq. (ERYTHROXYLACEAE). Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Haber, W.A. 1984. Pollination by deceit in a mass flowering tropical tree Flumeria rubra L. (Apocinaceae). *Biotropica* 16: 269-275.
- Hamrick, J.L. and M.D. Loveless. 1986. The influence of seed dispersal mechanism on the genetic structure of plant populations. In: Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.). Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, New York.
- Harper, J.L., R.H. Lovell and K. G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 327-356.
- Haukioja, E. 1980. On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore populations. *Oikos* 35: 202-213.
- Haukioja, E. and S. Neuvonen. 1985. Induced long term resistance of Birch foliage against defoliators: Defensive or incidental? *Ecology* 66: 1303-1308.
- Hedrick, P.W. 1983. Genetics of Populations. N.Y., Van Nostrand, Reinhold Co.
- Heinrich, B. and F.H. Raven. 1972. Energetics and pollination. *Ecology*. *Science* 176: 597-602.

- Heithaus, R.E., E. Stashko and P. Anderson. 1982. Cumulative effects of plant animal interactions on seed production by Bauhinia unguilata a neotropical legume. *Ecology* 63: 1294-1302.
- Hendrix, S. 1984. Reactions of Heracleum lanatum to floral herbivory by Depressaria pastinacella. *Ecology* 65: 191-197.
- Hendrix, S. and E.J. Trapp. 1981. Plant herbivore interactions: Insect induced changes in host-plant sex expression and fecundity. *Oecologia* 49: 119-122.
- Herrera, C. M. 1986. Vertebrate-dispersed plants: Why they don't behave the way they should. In: Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.). Fruivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Herrera, C. M. 1989a. Vertebrate frugivores and their interaction with invertebrate fruit predators: supporting evidence from a Costa Rican dry forest. *Oikos* 54: 185-188.
- Herrera, C.M. in press a. The adaptedness of the floral phenotype in a relict endemic, hawkmoth pollinated violet. 1. Reproductive correlates of floral variation. *Biological Journal of the Linnean Society*
- Herrera, C.M. in press b. The adaptedness of the floral phenotype in a relict endemic, hawkmoth pollinated violet. 1. Patterns of variation among disjunct populations. *Biological Journal of the Linnean Society*
- Hoffman, A.J. and M.C. Alliende. 1984. Interactions in the patterns of growth and reproduction in woody dioecious plants. *Oecologia* 61: 109-114.
- Horvitz, C.C. and D.W. Schemske. 1984. Effects of ants and ant tended herbivore on seed production of a neotropical herb. *Ecology* 65: 1369-1378.
- Horvitz, C.C. and D.W. Schemske. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. In: Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.). Fruivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Horvitz, C.C. and D.W. Schemske. 1988. A test of the pollinator limitation hypothesis for a neotropical herb. *Ecology* 69: 200-206.
- Howe, H.F. and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Eco. Syst.* 13: 201-228.

- Howe, H.F. and W.M. Richter. 1982. Effects of seed size on seedling size in Virola surinamensis: a within and between analysis. *Oecologia* 53: 347-351.
- Howe, H.F., E.W. Schupp and L.C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (Virola surinamensis). *Ecology* 66: 781-791.
- Hubbell, S.P. and L.K. Johnson. 1978. Comparative foraging behaviour of six stingless bee species exploiting a standardized resource. *Ecology* 59: 1123-1136.
- Jameson, D. A. 1963. Responses of individual plants to harvesting. *Botanical Review* 29: 532-594.
- Janzen, D. H. 1969. Seed eaters versus seed size, number toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Amer. Natur.* 104: 501-528.
- Janzen, D. H. 1971a. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Janzen, D. H. 1971b. Escape of Cassia grandis beans from predators in time and space. *Ecology* 52: 669-679.
- Janzen, D. H. 1976a. Why bamboos wait so long to flower? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 347-391.
- Janzen, D. H. 1976b. Effect of defoliation on fruit bearing branches of the Kentucky coffee tree, Gymnocladus dioica (Leguminosae). *American Midland Naturalist* 95: 474-478.
- Janzen, D. H. 1977. A note on optimal mate selection in plants. *Amer. Natur.* 111: 365-371.
- Johnson, L.K. 1982. Foraging strategies and the structure of stingless bee communities in Costa Rica. In: Jaisson, P. (ed.) Social Insects in the Tropics. University of Paris Press.
- Johnson, L.K. and S.P. Hubbell. 1975. Contrasting foraging strategies and coexistence of two bee species on a single resource. *Ecology* 56: 1398-1406.
- Kinsman, S. and W.J. Platt. 1984. The impact of a herbivore upon Mirabilis hirsuta, a fugitive prairie plant. *Oecologia* 65: 2-6.

- Kendall, D. A. and B. D. Smith. 1975. The foraging behaviour of honeybees on ornamental Malus sp. used as pollinizers in apple orchards. *J. Appl. Ecol.* 12: 465-471.
- Kulman, H. M. 1971 Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. *Ann. Rev. Ent.* 16: 289-324.
- Koptur, S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: Breeding systems of neotropical Inga trees (Fabaceae: Mimosoideae). *Evolution* 38: 1130-1143.
- Lande, R. and S. J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.
- Lawrence, M.J. 1982. The genetical analysis of ecological traits. In: Shorrocks, B. (ed.). Evolutionary Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Lee, T. D. and F. A. Bazzaz. 1980. Effects of defoliation and competition on growth and reproduction in the annual plant Abutilon theophrasti. *Journal of Ecology* 68:813-821.
- Levin, D.A. 1968. The breeding system of Lithospermum caroliniense: Adaptation and counter adaptation. *Amer. Natur.* 102: 427-441.
- Levin, D.A. and W.W. Anderson. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *Amer. Nat.* 104: 455-467.
- Lewis, H.D. 1979. Sexual Incompatibility in Plants. Arnold, London.
- Lieberman, D. and M. Lieberman. 1984. The causes and consequences of synchronous flushing in a tropical dry forest. *Biotropica* 16: 193-201.
- Lott, E.J., S.H. Bullock and J.A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest in coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
- Louda, S.M. 1982a. Distribution Ecology: Variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecol. Monog.* 52: 25-41.
- Louda, S.M. 1982b. Limitation of the recruitment of the shrub Haploppapus squarrosus (Asteraceae) by flower and seed feeding insects. *Journal of Ecology* 70: 43-53.
- Louda, S.M. 1984. Herbivore effect on stature, fruiting and leaf dynamics of a native crucifer. *Ecology* 65: 1379-1386.

- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivore decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.
- Marquis, R.J. 1987. Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en Piper arieanum (Piperaceae). *Rev. Biol. Trop.* 35 (Supl. 1): 133-149.
- Martínez del Río, C. and A. Búrquez. 1986. Nectar production and temperature dependent pollination in Mirabilis jalapa L. *Biotropica* 18: 28-31.
- Maynard-Smith, J. 1989. Evolutionary Genetics. Oxford University Press. Oxford.
- McCullagh, P. and J.A. Nelder. 1983. Generalized Linear Models. Chapman and Hall.
- Meagher, T.R. 1986. Analysis of paternity within a natural population of Chamaelirium luteum. I. Identification of most likely parents. *Amer. Natur.* 128: 199-215.
- McDade, L.A. 1983. Pollination intensity and seed set in Trichanthera gigantea (Acanthaceae). *Biotropica* 15: 122-124.
- McNeilly, I. and J. Antonovics. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. IV. Barriers to gene flow. *Heredity* 23: 205-218.
- Mills, J. M. 1983. Herbivory and seedling establishment in post fire southern California Chaparral. *Oecologia* 60: 267-270.
- Mitchell-Olds, T. and R.G. Shaw. 1987. Regression analysis of natural selection: Statistical inference and biological interpretation. *Evolution* 41: 1149-1161.
- Mooney, H.A. and S.L. Gulmon. 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *BioScience* 32: 198-206.
- Mori, S.A. and J.J. Pipoly. 1984. Observations on the "big-bang" flowering of Miconia minutiflora (Melastomataceae). *Brittonia* 36: 337-341.
- Mosquin, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. *Oikos* 22: 398-402.
- Muenchow, G.E. and M. Grebus. 1989. The evolution of dioecy from distyly: reevaluation of the hypothesis of long tongued pollinators. *Amer. Natur.* 133: 149-159.

- Opler, P. A., H. G. Baker and G. W. Frankie. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican Cordia species (Boraginaceae). Biotropica 7: 234-247.
- Opler, P. A., G.W. Frankie and H. G. Baker. 1976. Rain fall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. J. Biogeog. 3: 231-236.
- Ornduff, R. 1966. The origin of dioecy from heterostyly in Nymphoides (Menyanthaceae). Evolution 20: 309-314.
- Ornduff, R. 1971. The reproductive system of Jepsonia heterandra. Evolution 25: 300-311.
- Ornduff, R. 1975a. Heterostyly and pollen flow in Hypericum aegypticum (Guttiferae). Botanical Journal of the Linnean Society 71: 51-58.
- Ornduff, R. 1975b. Complementary roles of halictids and syrphids in the pollination of Jepsonia heterandra (Saxifragaceae). Evolution 29: 371-373.
- Ornduff, R. 1979. Pollen flow in a population of Primula vulgaris Huds. Botanical Journal of the Linnean Society 78: 1-10.
- Pedroza, A.L. 1982. Biología floral de Astrocaryum mexicanum Liebm. (Palmae). Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM, México.
- Philipp, M. y D. Schou. 1981. An unusual heteromorphic incompatibility system. Distyly, self-incompatibility, pollen load and fecundity in Anchusa officinalis (Boraginaceae). New Phytologist 89: 693-703.
- Rathcke, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. In: Real, L. (ed.) Pollination Biology. Academic Press.
- Reich, P.B. and R. Borchert. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree Tabebuia neochrysantha (Bignoniaceae). Ecology 63: 294-299.
- Reich, P.B. and R. Borchert. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. Journal of Ecology 72: 61-74.
- Regal, P.J. 1977. Ecology and evolution of flowering plant dominance. Science 196: 622-629.

- Rhoades, D.F. 1979. Evolution of chemical defense against herbivores. In: Rosenthal, G.A. and D.H. Janzen (eds.). Herbivores: Their interrelationships with plant secondary constituents. N.Y.
- Rhoades, 1983. Herbivore population dynamics and plant chemistry. In: Denno, R.F. and N.S. McClure (eds.). Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press, London.
- Rockwood, L.L. 1973. The effect of defoliation on seed production in six Costa Rican tree species. *Ecology* 54: 1363-1369.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México.
- Schaffer, W. S. and V. Schaffer 1979. The adaptive significance of variations in reproductive habit in Agavaceae. II. Pollinator foraging behaviour and selection for increased reproductive expenditure. *Ecology* 34: 489-493.
- Schemske, D. W. 1977. Flowering phenology and seed set in Claytonia virginica (Portulacaceae). *Bull. Torrey Bot. Club.* 104: 254-263.
- Schemske, D. W. 1980. Evolution of floral display in Brassalova nodosa. *Evolution* 34: 490-493.
- Schemske, D.W. and C.H. Horvitz. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: A precondition for mutualism specialization. *Science* 225: 519-521.
- Schemske, D.W. and C.H. Horvitz. 1988. Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: A path analysis. *Ecology* 69: 1128-1137.
- Schemske, D.W. and C.H. Horvitz. 1989. Temporal variation in selection on a floral character. *Evolution* 43: 461-465.
- Schoen, D.J. and S.C. Stewart. 1986. Variation in male reproductive investment and male reproductive success in white spruce. *Evolution* 40: 1109-1120.
- Schou, O. 1983. The distyly in Primula eliator (L.) Hill (Primulaceae), with a study of flowering phenology and pollen flow. *Botanical Journal of the Linnean Society* 86: 261-274.
- Silvertown, J.W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 14: 235-250.

- Sobrevilla, C., N. Ramirez and N. Xena. 1983. Reproductive biology of Palicourea fendleri and P. petiolaris (Rubiaceae). Biotropica 15: 161-169.
- Solbrig, O.T. 1980. Demography and natural selection. In: Solbrig, O.T. Demography and evolution in plant populations. Balckwell, Oxford, U.K.
- Stanton, M.L. 1984. Seed variation in wild radish: Effect of seed size on components of seedling and adult fitness. Ecology 65: 1105-1112.
- Stanton, M.L., A.A. Snow and S.N. Handel. 1986. Floral evolution: Attractiveness to pollinators increases male fitness. Science 232: 1625-1627.
- Steel, R.G.D. and J.H. Torrie. 1980. Principles and Procedures of Statistics. 2nd. ed. McGraw-Hill, N.Y.
- Stephenson, A. G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction and the fruiting strategy of Catalpa speciosa (Bignoniaceae). Ecology 61: 57-64.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12: 253-279.
- Stephenson, A. G. and R.L. Bertin. 1983. Male competition, female choice and sexual selection in plants. In Real, L. (ed.), Pollination Biology, Academic Press, Orlando, FL.
- Stern, K. and L. Roche. 1974. Genetics of forest ecosystems. Springer-Verlag, Berlin. W.G.
- Sterns, S.C. 1976. Life history tactics: A review of the ideas. Q. Rev. Biol. 51: 3-47.
- Sterns, S.C. 1980. A new view of life-history evolution. Oikos 35: 266-281.
- Sutherland, S. 1986a. Patterns of fruit-set: What controls flower fruit ratios in plants? Evolution 40: 117-128.
- Sutherland, S. 1986b. Floral sex ratios, fruit set, and resource allocation in plants. Ecology 67: 991-1001.
- Sutherland, S. 1987. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: Experimental test with Agave mckelveyana. Evolution 41: 750-759.

- Sutherland, S. and L. Delph. 1984. On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit set. *Ecology* 65: 1093-1104.
- Thomson, J.D. and S.C.H. Barrett. 1981. Selection for outcrossing, sexual selection and the evolution of dioecy in plants. *Amer. Natur.* 118: 443-449.
- Trivers, R.L. 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist* 14: 249-264.
- Turner, H.N. and S.S.Y. Young. 1969. Quantitative Genetics in Sheep Breeding. Cornell University Press, N.Y.
- Uma Shaanker, R., K.N. Ganeshaiiah and K.S. Bawa. 1988. Parent offspring conflict, sibling rivalry and brood size patterns in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 177-205.
- Venable, D.L. 1984. Using intra-specific variation to study the ecological significance and evolution of plant life-history. In: Dirzo, R. and J. Sarukhán (eds.). Perspectives on Plant Population Ecology. Sinauer, Sunderland, MA.
- Venable, D.L. and A. Búrquez. 1989. Quantitative genetics of size, shape, life history, and fruit characteristics of the seed heteromorphic composite Heterosperma pinnatum. I. Variation within and among populations. *Evolution* 43: 113-124.
- Vuilleumier, B. S. 1967. The origin and evolutionary development of heterostyly in the Angiosperms. *Evolution* 21: 210-226.
- Walof, N. and D.W. Richards. 1977. The effect of insect fauna on growth, mortality and natality of broom, Sarothamnus scoparius. *Journal of Applied Ecology* 14: 787-798.
- Ware, G.W. 1978. Pesticides, Theory and Application. Freeman and Company. San Francisco.
- Waser, N.M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: A review of evidence. In Jones, C.E. and R.J. Little (eds.) Handbook of Experimental Pollination Biology. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Weller, S.G. 1980. Pollen flow and fecundity in populations of Lithospermum carolinense. *Amer. Journ. Bot.* 67: 1334-1341.
- Weller, S.G. 1981. Pollination biology of the heteromorphic population of Oxalis alpina (Rose) Knuth (Oxalidaceae) in south eastern Arizona. *Botanical Journal of the Linnean Society* 83: 189-198.

- White, T. C. R. 1969. An index to measure weather-induced stress of trees associated with outbreaks of psyllids in Australia. *Ecology* 50: 905-909.
- White, T. C. R. 1974. A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of Selidosema quavis in a population of Pinus radiata in New Zealand. *Oecologia* 16: 279-301.
- Whitehead, D.R. 1969. Wind pollination in the Angiosperms: Evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23: 28-35.
- Willbur, H.M., D.W. Tinkle and J.P. Collins. 1974. Environmental uncertainty, thropic level and resource availability in life history evolution. *Amer. Natur.* 108: 805-807.
- Willson, M.F. 1983. Plant Reproductive Ecology. Wiley Interscience publication, N.Y.
- Willson, M. and B. Rathcke. 1974. Adaptive design of the floral display in Asclepias syriaca. *Amer. Midl. Natur.* 92: 47-57.
- Willson, M.F. and P. Price. 1977. The evolution of inflorescence size in Asclepias (Asclepiadaceae). *Evolution* 31: 495-511.
- Willson, M. and D. Schemske. 1980. Pollinator limitation, fruit production, and floral display in paw-paw. *Bull. Torrey Bot. Club* 107: 401-408.
- Wright, S. 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics* 31: 39-59.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator plant interactions and the evolution of breeding systems. In: Real, L. (ed.) Pollination Biology. Academic Press.
- Zapata, R.T. and K.M. Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230.
- Zar, H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall.
- Zimmerman, M. 1980. Reproduction in Polemonium: Competition for pollinators. *Ecology* 61: 497-501.