



Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS

MODIFICACIONES DEL EQUILIBRIO FOLIAR Y SUS EFECTOS EN EL
COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO Y VEGETATIVO EN

Astrocaryum mexicanum

T E S I S

Que para obtener el título de:

B I O L O G O

P r e s e n t a :

ANA ELENA MENDOZA OCHOA

México, D. F.

Julio, 1981



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.

INDICE

AGRADECIMIENTOS

I.	ANTECEDENTES	
II.	INTRODUCCION	1
	1. Enfoque de una planta como una población de partes en el estudio de poblaciones vegetales	1
	2. Actividad fisiológica de las hojas	6
	3. Efecto de la defoliación sobre el comportamiento de poblaciones vegetales	15
	3.1. Efecto de la edad de las hojas defoliadas	23
	3.2. Efecto de la intensidad de defoliación	25
	3.3. Efecto de la defoliación ^{en diferentes} en el estado de desarrollo de la planta	30
III.	OBJETIVOS	35
IV.	MATERIALES Y METODOS	36
	1. Descripción de la zona de estudio	36
	2. Especie estudiada	40
	3. Elección del sitio de estudio	42
	4. Elección de los individuos bajo estudio	42
	5. Método de estudio	44
	6. Obtención de datos en el campo	49
	7. Métodos estadísticos empleados en el análisis de los datos	50
V.	RESULTADOS Y DISCUSION	53

1. Efecto de la edad de la porción defoliada sobre el crecimiento y reproducción	55
1.1. Crecimiento	55
1.1.1. Producción de hojas	55
1.1.2. Abscisión y cambio neto de hojas	56
1.2. Reproducción	59
1.2.1. Probabilidad de reproducción	59
1.2.2. Producción de frutos	63
2. Efecto de la intensidad de la defoliación sobre el crecimiento y reproducción	69
2.1. Crecimiento	70
2.1.1. Producción de hojas	70
2.1.2. Abscisión y cambio neto de hojas	70
2.2. Reproducción	72
2.2.1. Probabilidad de reproducción	72
2.2.2. Producción de frutos	75
3. Efecto de la defoliación en diferentes estados de desarrollo de la palma, sobre el crecimiento, reproducción y sobrevivencia	80
3.1. Crecimiento	81
3.1.1. Producción de hojas	81
3.1.2. Abscisión de hojas	84
3.1.3. Cambio neto de hojas	86
3.1.3. Comparación de tasas de producción, abscisión y cambio neto de hojas	88

3.2. Reproducción	110
3.2.1. Probabilidad de reproducción	110
3.2.2. Inflorescencias producidas por indi- viduo reproductivo	110
3.2.3. Frutos producidos por individuo re- productivo	112
3.3. Supervivencia	121
3.3.1. Porcentaje de mortalidad	121
VI. CONCLUSIONES	130
VII. BIBLIOGRAFIA	134

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi profundo agradecimiento al Dr. José Sarukhán K. quien, además de dirigir y proponer el tema de esta tesis, estuvo siempre en la mejor disposición de discutir los avances del trabajo y por sugerir valiosas mejorías en torno al mismo.

Agradezco la entusiasta participación del M. en C. Daniel Piñero en diversos aspectos; desde el diseño experimental y trabajo de campo, hasta el análisis y discusión de los datos. Le agradezco además, el haberme permitido utilizar sus datos demográficos de la especie en estudio, así como la revisión y sus valiosos comentarios al manuscrito original.

Agradezco también, en forma muy especial, al Biól. Miguel Martínez quien, además de su constante ayuda en las labores de campo, discutió y aportó valiosas sugerencias para la preparación de esta tesis.

Deseo expresar mi agradecimiento a la Biól. Beatriz Córdova, a los Pas. de Biól. Fernando Vite y Ana Lucía Pedroza, a la Dra. Maxine Watson y a Diego Sánchez M., por su desinteresada colaboración en el trabajo de campo involucrado en este estudio.

Asimismo, quiero hacer patente mi agradecimiento a los integrantes de la Comisión Dictaminadora de esta tesis por su paciente y cuida-

dosa revisión: Dr. José Sarukhán K., Dr. Carlos Vázquez-Y., M. en C. Exequiel Ezcurra, Dr. Rodolfo Dirzo M., y M. en C. Alfredo Pérez Jiménez. Quiero además expresar mi gratitud al Dr. Rodolfo Dirzo, quien con sus valiosas críticas y sugerencias contribuyó a mejorar la calidad del trabajo.

Agradezco al M. en C. Alfredo Pérez J., por su valiosa amistad demostrada a lo largo del desarrollo de este trabajo. A Fernando Vite y Paloma Alamán les agradezco la elaboración de algunas figuras incluidas en esta tesis.

La participación de los miembros del Laboratorio de Ecología merece especial mención por sus continuas demostraciones de apoyo académico y moral. Los miembros de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles" me brindaron todas las facilidades para la realización de este trabajo; en especial agradezco la colaboración del Sr. Angel Villegas en el trabajo de campo.

El presente estudio se realizó en el Laboratorio de Ecología del Instituto de Biología de la U.N.A.M., con apoyo del subsidio económico PCECNAL 790235 del Programa Nacional Indicativo de Ecología del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, otorgado al Dr. José Sarukhán.

I. ANTECEDENTES

El presente estudio forma parte de un programa de investigación diseñado para determinar los mecanismos de regulación de especies arbóreas mexicanas que habitan en zonas contrastantes del país. Este programa se inició en 1974 por personal del Laboratorio de Ecología del Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la U.N.A.M., bajo la dirección del Dr. José Sarukhán K.

Desde los inicios del proyecto, la palma *Astrocaryum mexicanum* Liebm., fue escogida como una de las especies representantes de una comunidad de selva alta perennifolia, para contrastar su biología poblacional con la de especies seleccionadas en otras comunidades vegetales con características climáticas, florísticas y estructurales diferentes a las de esta comunidad (Sarukhán 1978).

La abundancia de esta especie en el estrato inferior de la selva y las ventajas que ofrece trabajar con ella (poder reconocer con facilidad los estadios de semillas, plántulas y juveniles, la altura de los individuos no mayor de 7 m, su forma de crecimiento, la organización de la copa, el conteo de flores y frutos y la posibilidad de determinar la edad de los individuos), fueron criterios empleados para seleccionar a esta especie co-

no objeto de estudio representativo de este tipo de comunidad.

Desde entonces, se han iniciado una serie de proyectos sobre la ecología de poblaciones de esta especie. Estos estudios cubren aspectos que van desde la descripción general de las condiciones ambientales, tanto físicas como bióticas, del área general de estudio y de las de los sitios establecidos en el interior de la selva para la observación de las poblaciones en estudio (Piñero, Sarukhán y González 1977; Martínez 1980), hasta aspectos relacionados con la estructura, demografía, dinámica poblacional (Piñero *et al op cit.*; Sarukhán 1978, 1980; Martínez, Piñero y Sarukhán en preparación), patrones reproductivos (Piñero y Sarukhán 1981; Piñero, Sarukhán y Alberdi 1981), patrones de asignación de energía (Piñero 1979; Vite en preparación) y biología floral (Pedroza en preparación) de esta especie.

De los diversos trabajos realizados en este proyecto general, han surgido una serie de observaciones que cuestionan el papel de la dinámica foliar en el comportamiento reproductivo, de crecimiento y sobrevivencia individual de A. mexicanum, los cuales pueden resumirse en los siguientes puntos:

- 1) Palmas que crecen dentro y entre ambientes microclimáticos fina y fuertemente contrastantes difieren notablemente en su comportamiento.

- 2) Dentro de una categoría de edad dada, hay variaciones individuales notables con respecto al área foliar (por ejemplo, radio de cobertura o número de hojas).
- 3) Palmas que presentan mayor área foliar se reproducen más frecuentemente.
- 4) Los agentes de perturbación natural (caída de ramas y troncos), inducen cambios en el comportamiento de las palmas que van desde regresarlas a estadios fisiológicos anteriores (por ejemplo de reproductivo a no reproductivo), hasta pérdidas de follaje en diferente grado que indudablemente deben repercutir en su comportamiento.

Dado que las hojas son las principales productoras de sustancias nutritivas, indispensables para el desarrollo de diferentes componentes estructurales de las plantas, las variaciones en el tamaño de la copa (número de hojas y/o área foliar) de un individuo y entre individuos de diferentes edades, deben tener repercusiones en el comportamiento fisiológico de las plantas y consecuentemente en la dinámica poblacional. Con base en este planteamiento, se diseñó un experimento en el cual se modificó cualitativa y cuantitativamente la superficie fotosintética de individuos de diferentes edades de A. mexicanum. A la vez, este experimento trata de simular pérdidas foliares en las palmas ocasionadas por

el material que continuamente cae sobre la superficie foliar de las plantas que, como A. mexicanum, conforman el estrato inferior de una selva.

Este trabajo es el primero de una serie de estudios que pretenden encontrar fuentes de variación en la sobrevivencia, crecimiento y reproducción individual mediante diseños experimentales, de manera que se puedan sugerir o establecer patrones de comportamiento individual que nos permitan correlacionar éstos con el comportamiento poblacional observado en esta especie.

II. INTRODUCCION

1. Enfoque de una planta como una población de partes en el estudio de poblaciones vegetales.

Antes de presentar la información concerniente a los trabajos relacionados con los efectos de la defoliación sobre el comportamiento de las plantas, considero de interés mencionar brevemente, la importancia que tiene en los estudios relacionados con la ecología de poblaciones vegetales, el concepto originalmente propuesto por Harper (1967) en el sentido de que una planta individual puede ser considerada como una población de unidades repetitivas de construcción.

De acuerdo a esta idea, una planta superior, proveniente de un cigoto, está constituida por una serie de unidades estructurales básicas que se repiten a través de la vida del individuo y que en conjunto conforman la estructura morfológica de una planta. Estas unidades pueden ser la hoja y su yema axilar, brotes, ramas, vástagos, yemas foliares, etc., o sistemas subterráneos como raíces, rizomas, estolones, etc.

Este concepto llevó a Harper y White (1974) a proponer que las plantas superiores pueden ser estudiadas bajo dos niveles de estructura poblacional. Uno que se refiere al número de individuos presentes en una población, cada uno de los cuales pro-

viene de un cigoto y por lo tanto, los individuos ("genets") son genéticamente diferentes entre sí. El otro nivel que considera al número de unidades modulares repetitivas ("ramets") que componen a un "genet" y que en conjunto forman una subpoblación o "metapoblación", según la reciente terminología propuesta por White (1979).

Un caso particular de organismos con construcción modular es el de las plantas con crecimiento clonal como muchas gramíneas. En estas plantas algunas de sus partes puede formar raíces y dar origen a otro individuo que, en un momento dado, rompe la conexión con la planta parental y se separa para funcionar independientemente. En este caso tenemos entonces, que una planta individual, derivada de una semilla, además de su propia estructura modular, puede ser considerada como una metapoblación de unidades funcionales denominadas ramets, que poseen la misma identidad genética del individuo que los produjo, el genet (Kays y Harper 1974).

De este concepto surgen aspectos que, en conjunto o por separado, nos pueden servir como herramientas muy útiles para comprender la ecología de poblaciones de alguna especie. Por ejemplo, el proceso de repetición de partes varía con los hábitos de crecimiento y con la reproducción de las plantas. En plantas anuales y/o monocárpicas, la producción de nuevos módulos finaliza

con la producción de semillas o por la acción de agentes climáticos, mientras que en las plantas perennes la producción de módulos continúa durante todo el proceso de crecimiento de la planta. En estas últimas, la reproducción sexual no es un evento que cause la muerte del individuo, sino que se presenta de manera intermitente a través de toda su vida.

Una planta superior se desarrolla a partir de una semilla que contiene la información genética que determinará, entre otras cosas, su forma y comportamiento. Sin embargo, la planta dentro de la comunidad es cambiante: responde de diversas maneras a las fluctuaciones en el clima y en el microclima; a ataques por herbívoros, parásitos y hongos; y a las interacciones con sus vecinos. Por lo tanto, la forma que presenta el individuo adulto de una planta perenne es una consecuencia por un lado, del proceso continuo de producción de unidades modulares de construcción y por otro, del arreglo espacial de los módulos, de cuáles de éstos se desarrollan, permanecen latentes o mueren (Harper, 1978). Consecuentemente, los módulos definen o caracterizan una arquitectura particular o una forma de vida.

El producto que se obtiene del proceso de repetición de partes en las plantas perennes depende también del comportamiento fisiológico y de la adhesión de los módulos con el genet. Por ejemplo, en el caso de los árboles, los módulos se mantienen

unidos al genet, de manera que ambos funcionan como un todo integrado. En las perennes con crecimiento clonal los ramets, como ya mencionamos, se enraizan y son capaces de una existencia independiente si se separan de la planta parental o funcionar de manera más o menos independiente si continúan guardando la interconexión con el genet (Harper op. cit.).

Otro concepto interesante que se deriva de la estructura modular de las plantas es el relacionado con el crecimiento individual. En la mayoría de los animales superiores, con excepción de aquellos individuos con construcción modular, el crecimiento está determinado genéticamente y la interacción entre genotipo y medio ambiente no altera el número de partes que componen al individuo. En las plantas superiores no ocurre lo mismo, las plantas tienen la capacidad de reaccionar a las condiciones ambientales cambiantes mediante plasticidad fenotípica.

La reacción a un medio ambiente adverso se manifiesta principalmente en la variación en el número de sus unidades de crecimiento (Harper 1977), la planta en un medio desfavorable responde modificando las tasas de natalidad y mortalidad de sus partes. Esta modificación se presenta como una reducción en la tasa de natalidad y/o como un incremento en la tasa de mortalidad de los módulos (Harper y Bell 1979). Consecuentemente, el tamaño que alcanza una planta está en función del número de módulos que na-

No alcanzando
Ver, además,
consecuencias
energéticas
en la planta

cen y del número de módulos que mueren. Kays y Harper (1974) mencionan que variaciones en el número y no en el tamaño de los módulos son los que determinan el tamaño del individuo.

Los nacimientos y muertes pueden ocurrir a cualquier nivel de estructura o como una combinación de ambos (poblacional y/o metapoblacional). En situaciones de alta densidad por ejemplo, la muerte de los elementos modulares en ocasiones precede a la muerte de los genets. Harper y White (1974) mencionan al respecto que en áreas forestales de alta densidad, no sólo se presenta la muerte de los individuos suprimidos, sino que también se acelera la muerte de las ramas inferiores (conjunto de ramets) de los individuos sobrevivientes.

La plasticidad en el crecimiento individual ofrece al ecólogo vegetal una medida de las condiciones ambientales a través del grado de desarrollo del individuo. En oposición, en los animales generalmente la presión ambiental se refleja más como cambios en el número de individuos que como cambios en el tamaño individual.

El hecho de que las partes de un organismo modular tengan sus propias tasas de natalidad y de mortalidad y por lo tanto, su propia dinámica metapoblacional, permite que el crecimiento individual pueda ser descrito en términos puramente demográficos. A este respecto, Bazzaz y Harper (1977) demostraron que con una

especie de ciclo de vida corto que se reproduce al final de su vida (Linum usitatissimum), es factible describir el crecimiento individual y la reacción de las plantas a diferentes condiciones ambientales (bióticas y abióticas) aplicando técnicas demográficas.

Aún cuando las consecuencias teóricas y prácticas no han sido bien exploradas, este enfoque ofrece la posibilidad de analizar no sólo el crecimiento a nivel individual y las consecuencias que, por ejemplo, tiene para un árbol la dinámica de sus hojas en el desarrollo de otras partes de él, sino también la posibilidad de analizar la respuesta diferencial de los individuos a factores del medio ambiente físico y biótico, así como la influencia de un organismo modular sobre su medio ambiente, dependiendo de la edad, tamaño y forma que posee.

2. Actividad fisiológica de las hojas.

La hoja y su yema axilar en conjunto, forman el módulo más pequeño de la planta con una organización estructural bien definida y al igual que los miembros de una población genética, las hojas poseen atributos propios que les confieren un carácter poblacional (tasas de natalidad, tasas de mortalidad y tasas de crecimiento, estructura de edades).

Está bien establecido que las hojas, como cualquier otro módulo u organismo, tienen ciclos de vida: nacen, crecen, se reproducen* y mueren, y, asociados con estas fases ocurren cambios en la actividad metabólica, en la superficie de asimilación, en la eficiencia fotosintética, en la contribución y destino de los productos fotosintéticos, etc. (ver por ejemplo, Bazzaz y Harper 1977).

El comportamiento de las hojas no sólo cambia en relación con su edad sino también con las condiciones ambientales y su comportamiento repercute en el crecimiento integral del individuo. Al iniciarse la vida de una hoja, desde que es un primordio foliar y empieza el proceso de expansión, importa y consume recursos elaborados en otras partes de la planta. En esta fase la hoja utiliza el material importado para su propio crecimiento y de ninguna manera contribuye al crecimiento de la planta (Thaine,

*Es necesario aclarar que se usa el término "reproducción" en el mismo sentido que lo utilizan Bazzaz y Harper (1977) para referirse a la contribución de productos fotosintéticos de hojas de diferentes edades al nacimiento de otras hojas, al incremento en biomasa de la planta y finalmente a la producción de flores y frutos. De ninguna manera el término se refiere a la producción de un nuevo individuo a partir de un cigoto, producto de recombinación genética, ni a la producción de un individuo fisiológicamente independiente que se origina de la actividad meristemática de alguna parte de la planta, como es el caso de especies con crecimiento clonal.

Ovenden y Turner 1959; Hale y Weaver 1962; Thrower 1962; Doodson, Manners y Myers 1964; Hopkinson 1964; Joy 1964).

Posteriormente la hoja deja de importar cuando su propio sistema fotosintético empieza a operar y entra a una fase de contribución de productos fotosintéticos cuya magnitud alcanza un máximo y luego declina. Jones, Martin y Porter (1959), Hale y Weaver (1962) y Thrower (1962), encontraron en plantas de Nicotiana tabacum, Vitis vinifera y Glycine max, que la exportación de carbohidratos empieza cuando las hojas alcanzan 50%, 30% y 50%, respectivamente, del área foliar de una hoja adulta. Hopkinson (1964), relacionó la exportación de sacarosa y fósforo con el estadio exacto de desarrollo de la hoja de Cucumis sativus y encontró que la exportación empieza desde que la hoja tiene entre 1/6 y 1/4 del área foliar final.

En la Figura 1, se pueden observar las necesidades y contribuciones de una hoja de Cucumis sativus en relación con la edad, así como la diferencia en magnitud entre la importación y exportación. Aunque el flujo neto de materiales es en una sola dirección, se ha observado que, al menos por un tiempo, hay translocación simultánea de carbón hacia afuera y hacia adentro de la hoja (Jones, Martin y Porter 1959; Thrower 1962; Ho y Shaw 1977). La Figura 2 muestra el flujo bidireccional de carbón asi-

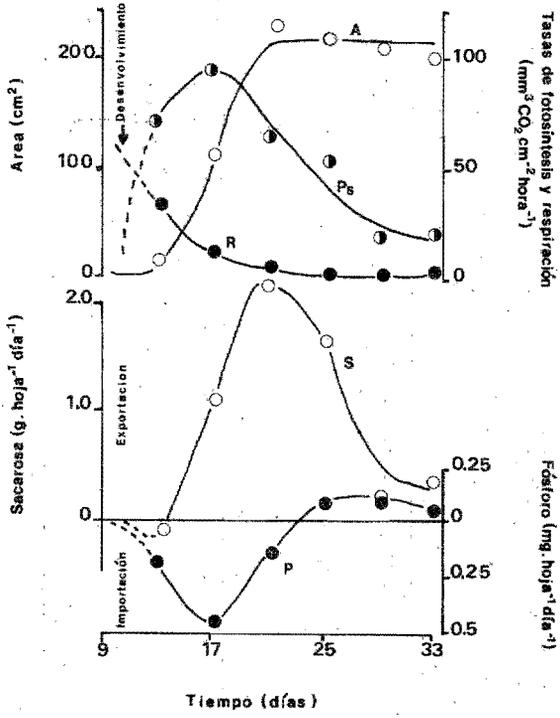


FIGURA 1.- Cambios en área foliar (A), tasas de fotosíntesis (Ps), respiración (R) por unidad de área, así como la exportación neta de sacarosa (S) y fósforo (P), de una hoja de *Cucumis sativus* durante su ontogenia (Tomado de Hopkinson 1964).

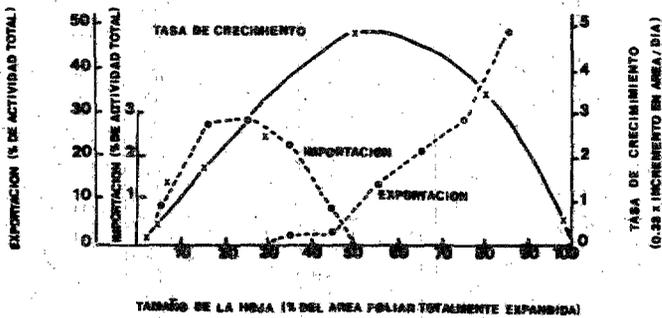


FIGURA 2.- Comparación entre la importación, exportación y tasa de crecimiento de una hoja en expansión de frijol soya. La tasa de crecimiento está expresada como el porcentaje de incremento del área foliar de la hoja adulta (Tomado de Thrower 1962).

milado en relación con la edad de las hojas en plantas de frijol soya. La hoja deja de ser un importador y se convierte en exportador cuando alcanza su máxima tasa de crecimiento, evento que ocurre con el 50% del área foliar total (Thrower, op cit.).

En gran número de especies estudiadas la tasa fotosintética de las hojas alcanza un máximo antes de que la hoja esté completamente expandida y luego decrece conforme avanza la edad (ver Humphries 1968), de manera similar a lo que ocurre en los experimentos de Hopkinson (1964) en hojas de pepino (Fig. 1). En plantas de trigo, sin embargo, la máxima absorción de CO_2 coincide con el tamaño máximo de la hoja, según datos de Doodson et al (1964). A pesar de que los trabajos de Thorne (1959) con plantas de cebada y Brown, Cooper y Blaser (1966) con plantas de trébol y de alfalfa, no pudieron relacionar la absorción de CO_2 con el estado exacto de desarrollo de la hoja, sí encontraron que, en general, las hojas jóvenes son más eficientes para absorber CO_2 que las hojas viejas y, por lo tanto, la tasa fotosintética de las hojas jóvenes es mayor.

Ahora bien, no todas las especies tienen el mismo patrón de comportamiento; por ejemplo, Moss y Peaslee (1965) y Allison y Watson (1966), encontraron que la tasa fotosintética de las hojas de maíz no se afecta mucho con la edad, quizás debido a que, como

explica Humphries (1968), las hojas de maíz tienen un meristemo basal a partir del cual se desarrolla tejido foliar, lo que hace que se encuentren porciones de tejido de diferentes edades dentro de la misma hoja.

No es de extrañarse por lo tanto, que las hojas jóvenes contribuyan más activamente al crecimiento del individuo. En plantas de Phalaris arundinaceae y Trifolium repens, Brown et al (1966) reportan que el incremento en peso seco es mayor cuando las plantas tienen hojas jóvenes. Estos datos concuerdan con los de Hopkinson (1964), quien encontró en plantas de Cucumis sativus que la mayor contribución al incremento en peso seco de la planta proviene de hojas que están en rápida expansión y sólo una pequeña proporción proviene de hojas maduras.

Aunque disminuye la contribución de productos fotosintéticos con la edad de las hojas, éstas, al llegar a la fase de maduración y senilidad, participan también en el desarrollo integral del individuo. Los compuestos orgánicos y elementos minerales que una hoja acumula durante su vida, son translocalizados hacia otras partes de la planta para su futura utilización.

Se sabe que el contenido de almidón aumenta con la edad de las hojas y que la acumulación de este producto es un fenómeno común en hojas viejas. Asimismo, la degradación de este compuesto en las

hojas viejas está estrechamente relacionado con el crecimiento de las hojas y con el desarrollo general de la planta (Matheson y Weathley 1962; Ho y Shaw 1979). También los aminoácidos (Joy 1964) y los compuestos nitrogenados en general (Khan y Sagar 1969b), son continuamente translocados durante la senectud de una hoja.

Sellek (en preparación), hace una revisión extensa acerca del movimiento mineral a la muerte de una hoja y reporta para diferentes especies en bosques templados y tropicales y para árboles frutales, los cambios que ocurren en las concentraciones de elementos minerales durante la vida de una hoja. El patrón general observado es que la concentración de N, P y K es muy alta en las hojas jóvenes, disminuye a medida que envejecen y declina aún más al aparecer los primeros síntomas de senectud de las hojas. Además, la creciente pérdida de estos elementos está relacionada con la pérdida de clorofila.

Los cambios cuantitativos en la concentración de P, observados por Hopkinson (1964) durante la vida de una hoja de Cucumis sativus (Fig. 1), deben seguir patrones similares para los otros dos elementos (N y K) y Humphries (1968) sugiere que la disminución en el contenido proteico con la edad de las hojas de Phaseolus vulgaris está relacionada con la pérdida de fósforo. Contrariamente al patrón observado por N, P y K, la con-

concentración de elementos como Ca, Al, Fe, Mg y Na, aumentan durante toda la vida de la hoja hasta la abscisión (Sellek, en preparación). Estos datos apoyan el comentario de Hopkinson (1964) en el sentido de que los requerimientos minerales durante la expansión foliar se alcanzan no sólo por lo que las raíces absorben sino más bien por la removilización de elementos móviles provenientes de hojas viejas.

Es interesante señalar también que la edad, el tamaño y la posición de una hoja en el tallo en relación con el ápice y con la raíz, son factores importantes que determinan la dirección del movimiento de los productos asimilados. El destino de las exportaciones de una hoja cambia con la edad. Una hoja joven exporta principalmente hacia las regiones apicales de la planta, pero cuando la misma hoja es más vieja y por lo tanto, su posición en el tallo es relativamente inferior, una mayor proporción de sus recursos se dirige hacia el sistema radicular, mientras que una hoja en posición intermedia en el tallo exporta igualmente a ápice y a raíz. Esto es cierto para plantas como frijol soya (Thaine et al 1959; Thrower 1962), trigo (Doodson et al 1964), vid (Hale y Weaver 1962) y en álamo (Larson y Gordon 1969).

Es de esperarse además, que ocurran cambios en el patrón de distribución de los productos de una hoja con las condiciones intrín

secas (cambio de fase vegetativa a fase reproductiva) y/o con cambios en las condiciones extrínsecas (luz, agua, minerales, defoliación, deradicación, etc.).

3. Efecto de la defoliación sobre el comportamiento de poblaciones vegetales.

El modelo clásico de depredador-presa supone el depredador mata a su presa, evento que ocurre generalmente cuando los organismos interactuantes son animales. Sin embargo, cuando las presas son organismos con estructura modular como las plantas, el depredador con frecuencia consume solamente partes del organismo, lo que permite que el resto se regenere. En este sentido, la interacción resultante es más parecida a la relación parásito-huésped que existe entre los animales (Pianka 1974), con excepción de la depredación de semillas, donde el depredador por lo general mata a su presa. Las consecuencias demográficas inmediatas no son tan obvias en la relación herbívoro-planta como lo son en el sistema depredador-presa de los animales.

Las hojas constituyen el órgano vegetal más comúnmente usado como recurso alimenticio por una gran cantidad de herbívoros. La pérdida parcial o total de follaje influye directa o indirectamente en el comportamiento general de la planta y la primera consecuencia obvia es que se reduce su capital fotosintético y, junto con

él, el potencial de crecimiento futuro. En la competencia por recursos, principalmente luz, cuando el medio es limitante, la defoliación coloca a la planta en desventaja con respecto a sus vecinos, incrementando su riesgo de muerte o reduciendo el tamaño de su progenie.

esta

Los herbívoros son el agente más importante, pero no el único, que actúan como fuerza selectiva sobre los individuos de una población vegetal a través del proceso de defoliación. Varios factores físicos del sistema actúan sobre las plantas con resultados similares como por ejemplo, la lluvia, el granizo, el pisoteo de animales, el daño mecánico de material orgánico como partes vegetales, detritus, etc., que caen sobre las hojas, el fuego y desde luego la intervención directa del hombre.

El hecho que hacen a la planta no indica necesariamente que sean las selecciones semejantes.

La habilidad de las plantas para responder a los efectos adversos de la defoliación depende, por un lado, de los hábitos de crecimiento de las especies y por otro, de la variabilidad individual entre los miembros de la población. La reacción de las plantas se expresa a través de cambios cualitativos y cuantitativos en las características inherentes a su crecimiento y reproducción así como en la asignación de recursos de la planta a defensa contra herbívoros. Estos cambios pueden ser una herramienta muy útil para ayudar a entender cuáles han sido los mecanismos evolutivos desarrollados por las plantas para adecuarse al efecto de la her-

bivoría.

La mayoría de las investigaciones sobre la defoliación se han centrado en buscar las relaciones entre área foliar renovada y los diferentes componentes del rendimiento de la planta, particularmente de aquellas especies sujetas a pastoreo o ataques masivos de insectos, cuyos daños representan pérdidas económicas considerables. En el manejo de pastizales y de sistemas agrícolas y forestales, ha sido imperativo primero definir cómo la defoliación afecta a las plantas para posteriormente proponer formas adecuadas de manejo que permitan la explotación óptima que brinde el máximo rendimiento.

La pérdida de follaje debida a la acción de herbívoros o de otros agentes se puede simular mediante la manipulación de las plantas bajo condiciones naturales o bajo condiciones ambientales controladas. Se han utilizado básicamente dos métodos para determinar las respuestas fisiológicas y morfológicas de las plantas a la pérdida de superficie foliar. El primero consiste en remover solamente los principales órganos fotosintéticos de las plantas. En algunos trabajos se destaca la importancia de la calidad y cantidad de follaje en determinar diferentes respuestas de las plantas a la pérdida foliar. El segundo método trata de simular la acción de los herbívoros mediante la remoción de partes aéreas que incluyen tallos, hojas y otras estructuras.

A pesar de que este método de podar plantas herbáceas y leñosas presenta numerosas desventajas (Kramer y Kozlowski 1960; Jameson 1963; Kulman 1971), se ha aplicado con mucha frecuencia, dada la utilidad de la información que se puede obtener.

Investigaciones realizadas para determinar los efectos de la defoliación o de la poda en especies herbáceas, han reportado que para las especies estudiadas, la pérdida de material fotosintético produce reducciones en la materia seca producida después de la defoliación. Las reducciones son mayores a medida que aumenta la frecuencia y severidad con que se aplican (Vengris, Hill y Field 1966; Collins y Aitken 1970).

En ocasiones la altura a la cual se podan plantas herbáceas para simular el pastoreo, combinada con el estado de desarrollo de la planta, puede ser tan importante como la frecuencia en determinar las respuestas de las plantas al daño, como lo demuestran Vengris et al (1966) con poblaciones de Echinochloa crusgalli. Si la defoliación se aplica en estados tempranos de desarrollo, el crecimiento es relativamente más vigoroso en las plantas que son podadas a alturas cada vez mayores sobre el nivel del suelo. Cuando las plantas son podadas en estadios de crecimiento más avanzados (por ejemplo en la etapa reproductiva), la altura a la que se efectúa el corte ya no es un factor determinante del rendimiento de esta especie. Sin embargo, Clapp, Camblee y Gross (1965) reportan

que plantas de Cynodon dactylon defoliadas más frecuentemente y más cerca de la superficie del suelo, producen mayores rendimientos de materia seca que cuando son defoliadas con menor frecuencia y a una altura mayor. También Davidson y Birch (1972), reportan que plantas de Trifolium subterraneum producen mayor número de hojas cuando se podan más frecuentemente y siempre producen más que las plantas no podadas.

Es conocido el hecho de que las yemas terminales inhiben el crecimiento de yemas axilares en los tallos de especies herbáceas y leñosas. Cuando las yemas terminales sufren daños irreversibles o se destruyen completamente, se estimulan las yemas laterales, empieza el crecimiento activo, se incrementa el número de ramificaciones y consecuentemente, aumenta la producción de materia seca. Harris (1974) sugiere que el incremento en materia seca de las plantas, posterior a la defoliación, es el resultado de remover la dominancia apical en plantas que crecen en ambientes donde los nutrientes no son la limitante para el crecimiento.

A este respecto se ha encontrado en plantas de Calluna vulgaris, especie leñosa, que la pérdida de la dominancia apical ocasiona cambios morfológicos en las plantas, asociados con un aumento en la relación tejido verde:tejido leñoso. El pastoreo intensivo inhibe la formación de tejido leñoso y estimula el desarrollo de yemas laterales, lo que ocasiona la renovación constante de brotes,

en lugar de acumular gran cantidad de tejido viejo. En este caso, el pastoreo tiene el efecto de producir plantas fisiológicamente más jóvenes (Grant y Hunter 1966).

Es interesante mencionar otro tipo de respuesta a la defoliación que ocurre en el grupo de las gramíneas. Bajo condiciones normales, las plántulas, al alcanzar cierto estado de desarrollo, empiezan a producir brotes o vástagos laterales a partir de yemas axilares del coleptilo y de las primeras hojas (Langer 1956). Estos vástagos se independizan rápidamente del tallo principal, pero si son defoliados se vuelven nuevamente dependientes de los productos asimilados en la planta, la cual reinicia la exportación hacia los brotes dañados (Marshall y Sagar 1965). En Lolium multiflorum Marshall y Sagar (1968) reportan que el restablecimiento de los vástagos defoliados se logra porque aumenta la exportación de los productos fotosintéticos de la planta y porque la mayor parte de los carbohidratos se dirige hacia los vástagos dañados. Aparentemente los brotes retienen una interdependencia potencial con la planta, de manera que cuando se encuentran bajo diferentes presiones ambientales, la dependencia se restablece (Marshall y Sagar 1965, 1968). De esta manera los vástagos aseguran su sobrevivencia por lo menos a corto plazo (Ong y Marshall 1979), que les permite, de acuerdo con el medio, recuperar su posición jerárquica dentro de la planta.

En algunas especies se ha podido demostrar que la defoliación in volucra otros niveles fisiológicos que repercuten en el comportamiento general de la planta. Remover láminas foliares generalmente provoca una reducción en el crecimiento de la raíz. Obviamente aquellos factores que reducen la capacidad de las plantas para asimilar carbono provocan que disminuyan los carbohidratos almacenados. La disminución de éstos después de la defoliación, es el resultado de la utilización de estos productos para el crecimiento y respiración de la planta (Carlson 1966; Davidson y Milthorpe 1966 a, b).

Si la defoliación es severa o muy frecuente, el abastecimiento de carbohidratos se vuelve insuficiente para satisfacer las necesidades de la planta y el sistema radicular resulta ser el más afectado. En Dactylis glomerata, por ejemplo, la primera respuesta a la defoliación es la inmediata y casi total reducción de la extensión radicular, acompañada de una marcada disminución en la absorción de fósforo (Davidson y Milthorpe 1966b). Las reacciones subsecuentes del sistema radicular a la defoliación pueden ser muy variadas pero finalmente se traducen en una reducción en el peso y volumen de las raíces (Carlson 1966; Troughton 1973).

Schuster (1964) llegó a la misma conclusión después de analizar el sistema radicular de varias especies forrajeras sometidas a

pastoreo durante 17 años en una comunidad natural. El pastoreo intenso provoca que las raíces de los pastos pierdan su habilidad para penetrar más profundamente en el suelo, que disminuya la extensión lateral y que el peso de la raíz sea menor.

En los árboles también se ha encontrado que la defoliación repercute en el sistema radicular. Maggs (1965) encontró que defoliaciones del 50% en árboles de manzano ocasiona reducciones en la tasa de crecimiento de la raíz, acompañadas en ocasiones por pérdidas en el peso seco de las mismas. Aquellos árboles que resultaron con sistemas radiculares menores también resultaron ser los que presentaron una tasa de crecimiento menor.

Redmond (1959) defolió artificialmente árboles de Abies balsamea para simular los efectos de la pérdida foliar ocasionados por Choristoneura fumiferana. Si la defoliación llega a retirar hasta el 70% del follaje nuevo, un 30% de las raicillas mueren, mientras que si la defoliación es total, la mortalidad de las raicillas llega a sobrepasar el 75%. Sin embargo, cuando el árbol es joven y cesa la defoliación, o se reduce en intensidad, se inicia la producción de nuevas raicillas. Esta capacidad de reiniciar el crecimiento radicular disminuye progresivamente con la edad de los árboles.

A pesar de que los abetos pueden sobrevivir a la defoliación pro

duciendo un nuevo tronco principal (Stillwell 1956), si las defoliaciones se repiten o son muy severas se presenta la muerte de los individuos (Belyea 1952). Este tipo de observaciones muestra cómo un evento como la defoliación puede desencadenar una serie de procesos fisiológicos que conducen a reducir la habilidad competitiva de la planta o a aumentar su probabilidad de muerte.

3.1. Efecto de la edad de las hojas defoliadas.

La mayoría de los defoliadores consumen preferentemente hojas jóvenes (Harper 1977). Estas hojas tienen un valor nutritivo relativamente alto en proteínas, carbohidratos y minerales (Feeny y Bostock 1968). Con la edad, las hojas pierden sustancias nutritivas y acumulan compuestos estructurales como lignina y celulosa. Además, las hojas viejas acumulan compuestos secundarios como taninos los que, como sugieren Feeny y Bostock (op. cit.), se pueden combinar con las proteínas de las hojas para formar compuestos relativamente complejos e indigestos para los herbívoros, con lo que se reduce su valor nutritivo.

Desde el punto de vista de la planta, las hojas también tienen un valor como productoras de sustancias indispensables para su crecimiento y reproducción. Por lo tanto, la respuesta de las plantas a la pérdida de follaje está determinada en gran medida

por la calidad de las hojas que se pierden. Un ejemplo de esto lo muestra Sackston (1959), quien defolió artificialmente poblaciones de girasol para simular los daños a las hojas ocasionados principalmente por un hongo, el cual influye directamente en la disminución del rendimiento total de la planta (expresado en producción de semillas). Encontró que remover área foliar de la parte superior de la planta (hojas jóvenes), disminuye más el rendimiento de semillas que remover la misma proporción pero de la parte inferior (hojas viejas). Por otro lado, quitar la misma cantidad de área foliar pero dejando porciones de hojas de todas las edades, tiene un efecto intermedio, ni tan drástico como remover todas las hojas jóvenes ni tan leve como remover todas las hojas viejas. La planta queda con porciones foliares lo suficientemente activas como para permitirle seguir operando eficientemente.

En plantas de sorgo Stickler y Pauli (1961), también encontraron que remover hojas inferiores (viejas) reduce el rendimiento de semillas menos que remover hojas superiores (jóvenes). Allison y Watson (1966) reportan que la contribución de hojas jóvenes, intermedias y viejas a la materia seca producida después de la defoliación parcial al tiempo de floración en plantas de maíz, disminuye progresivamente al aumentar la edad de las hojas.

En consecuencia, la capacidad de las plantas para crecer después de haber perdido porciones de su follaje depende en parte, de la

eficiencia de las hojas que quedan. En especies forrajeras tiene particular importancia conocer las ventajas que ofrecen las hojas en la recuperación y futuro crecimiento de las plantas. En este sentido, Brown et al (1966), proponen utilizar las hojas viejas como forraje y permitir que las hojas jóvenes, más eficientes y con mayor permanencia activa en la planta, compensen por la pérdida de follaje y contribuyan positivamente al restablecimiento de las plantas para incrementar el rendimiento forrajero.

Pues sí,
pero al gu-
nido pueden
no gustarle
las hojas vie-
jas (conoces
nutrición?)

En los árboles también se ha reportado que la edad de las hojas que se pierden puede ser un factor importante en el crecimiento individual. Mediante la defoliación artificial de hojas jóvenes de Pinus resinosa y P. sylvestris, Kulman (1965) encontró reducciones en el crecimiento del tallo y en la longitud de las agujas producidas un año después de la defoliación. Resultados similares obtuvo O'Neil (1962) en P. banksiana, quien reporta que los daños ocasionados al remover hojas jóvenes intermedias y viejas, disminuyen progresivamente con la edad de las hojas que se pierden.

3.2. Efecto de la intensidad de la defoliación.

Los estudios sobre defoliación han mostrado también que las plantas requieren de una cierta cantidad de follaje para crecer. Re

mover área foliar hasta un cierto límite permite que la planta restablezca su tasa de crecimiento y pueda, por lo tanto, producir semillas. Contrariamente, remover área foliar por encima de ese límite puede tener consecuencias graves en el comportamiento de los individuos.

Los experimentos de la defoliación de diferentes proporciones del área foliar en plantas de sorgo (Stickler y Pauli 1961), y en plantas de frijol soya (Thomas, Ignoffo, Biever y Smith 1974), han mostrado que la producción de semillas se reduce considerablemente al aumentar la intensidad de la defoliación. También se reporta que las defoliaciones que causan pérdidas en el rendimiento, generalmente van acompañadas por reducciones en el peso de la semilla (Stickler y Pauli op.cit.; Turnispeed 1972; Thomas Ignoffo y Smith 1976). La medida en que estas observaciones pueden extenderse a plantas no cultivadas, aún no ha sido bien explorada.

Las plantas de soya pueden tolerar pérdidas hasta del 33% de su área foliar sin que se reduzca considerablemente la producción de semillas (Todd y Morgan 1972; Turnispeed op.cit.), mientras que en el girasol se requiere que la planta no pierda más del 25% de sus hojas para que no se reduzca significativamente el rendimiento (Sackston 1959). Los experimentos de defoliación realizados por Eaton y Ergle (1954) muestran que la pérdida del

50% del área foliar al momento de la floración en plantas de algodón causa reducciones significativas no sólo del rendimiento de semillas, sino también de diferentes componentes de la planta (altura, peso de hojas y tallos y número promedio de frutos por planta). Para esta especie 50% de defoliación representa un nivel muy crítico en su comportamiento general.

La literatura concerniente a los efectos de la defoliación artificial sobre la producción de semillas en árboles silvestres se limita al trabajo de Rockwood (1973), quien trabajó con 6 especies de árboles tropicales en Costa Rica. Este autor reporta que la doble defoliación total de Acacia farnesiana, Bauhinia ungulata, Cochlospermum vitifolium, Gliciridia sepium, Crescentia alata y Spondias purpurea, ocasionó que casi se eliminara la producción de semillas durante el año del tratamiento. Los árboles que lograron reproducirse, produjeron un número considerablemente menor de frutos y éstos más pequeños en relación con los árboles no defoliados.

Con base en sus resultados, Rockwood (op.cit.) estima que pérdidas foliares del 50% reducirían la capacidad reproductiva de estos árboles. Bajo condiciones naturales, según observaciones del propio autor, estos árboles pueden estar sujetos a defoliaciones de esta magnitud y mayores. Hormigas del género Atta causan pérdidas de área foliar entre 50% y 100% en Acacia farnesiana, Cochlospermum vitifolium y Spondias purpurea, mientras que en

Crescentia alata, el coleóptero Oedionychus sp., es capaz de causar defoliaciones que van desde el 50% hasta el 200%, es decir, son capaces de defoliar totalmente a las plantas y una vez producido el nuevo follaje, volver a defoliar totalmente.

En cuanto a la remoción de diferentes proporciones de área foliar sobre el crecimiento de los árboles, se reporta que plántulas de Pinus echinata (Morris, Schroeder y Knox 1964) y de P. palustris (Bruce 1956), el crecimiento en grosor del tronco se reduce proporcionalmente a la cantidad de follaje removida.

Los resultados de Staley (1965) quien defolió totalmente árboles de Quercus rubra y Q. coccinia en condiciones naturales y plántulas de las mismas especies en condiciones de invernadero para simular la defoliación por Argyrotoxa semipurpurana y A. albicomana, también muestran que se reduce el incremento en grosor del tronco y el crecimiento terminal en comparación con árboles normales, un año después de la defoliación.

Otra consecuencia de la pérdida foliar es que el peso seco y el área foliar de las hojas producidas después de un ataque severo en Quercus petrea por la larva Tortrix viridana, son significativamente menores a la producción foliar en ausencia de defoliadores (Carlisle, Brown y White 1966).

En algunos árboles después de defoliaciones severas y continuadas, se van sucediendo una serie de procesos que finalmente conducen a la muerte de los individuos. Tal es el caso de Abies balsamea reportado por Belyea (1952) que durante 9 años sufrió el ataque de Choristoneura fumiferana en Ontario. Después de la defoliación, se hicieron aparentes varios signos de disturbio fisiológico que incluyen incapacidad de las yemas para abrirse; retrasos en el desarrollo de las yemas y de los brotes; desecación de los brotes que no se desarrollan; incapacidad del árbol para producir madera y, con el cese del incremento radial, finalmente se presenta la muerte.

Sin embargo, árboles como Larix laricina son capaces de resistir defoliaciones muy severas sin morir (Graham 1956). En ocasiones la copa de los árboles se encuentra completamente muerta y aún así sobreviven, produciendo hojas nuevas a partir de yemas adventicias que se desarrollan en la parte superior del tallo principal. A pesar de su habilidad para sobrevivir después de ataques prolongados y severos por insectos, algunos árboles mueren y la mortalidad de éstos está relacionada con el área basal del árbol; árboles con áreas basales mayores mueren más que árboles con menor área basal. A este respecto Kozlowski (1969) menciona que los árboles, en general, adquieren cierta resistencia al ataque por insectos después de los estadios juveniles. Sin embargo,

Pita

cuando el árbol es maduro y disminuye su actividad fisiológica, los árboles vuelven a ser susceptibles a la depredación.

En ocasiones es difícil decidir si la muerte de un árbol se debe exclusivamente a los efectos de la defoliación. Un ejemplo que ilustra este problema es el descrito por Churchill, John, Duncan y Hodson (1964) quienes estudiaron poblaciones de Populus tremuloides sujetas a defoliación severa por el insecto Malacosoma distria, cuya población se desarrolló hasta convertirse en epidemia desde 1948 hasta 1959. La mortalidad de los árboles se incrementó con la defoliación y estuvo asociada con las clases dominantes y codominantes, pero no con las clases suprimidas de la población. En los árboles defoliados más intensamente aumentó la incidencia de ataque por insectos (descortezadores y barrenadores) y por hongos. Aparentemente, árboles que hubieran podido sobrevivir a la defoliación, fueron más susceptibles al ataque por otros organismos, los cuales son los últimos responsables del deterioro y muerte de los árboles.

3.3. Efecto de la defoliación en el estado de desarrollo de la planta.

Varios estudios se han concentrado en determinar el estado de crecimiento en el desarrollo de la planta donde la defoliación es más crítica y sus consecuencias en el desarrollo o crecimiento fu-

*Se refiere a
que la defolia
ción cambia
el est. de
desarrollo de
la planta?*

turo y en su reproducción. Todd y Morgan (1972) basados en rendimientos promedio de semillas para dos años de defoliación en plantas de frijol soya, reportan que si la defoliación del 33% se realiza antes de la floración, causa una pequeña reducción del rendimiento (8-13%), mientras que remover la misma proporción durante y después de la floración, causa reducciones progresivamente mayores (17-28%). Remover una mayor proporción de follaje (67%) en cualquier estado de desarrollo causa pérdidas que van desde 8% en estados muy jóvenes, hasta 53% para las plantas defoliadas durante la fructificación. En este último estado, la defoliación causa pérdidas en el rendimiento de las semillas hasta de 90%. Estos resultados sugieren que, a cualquier intensidad, los daños son mayores conforme avanza la edad de los individuos, ya que si la defoliación ocurre en estados de desarrollo tempranos, las plantas llegan a estados reproductivos sin disminuir considerablemente la producción de semillas.

Con la misma especie Thomas et al (1974) estudiaron la influencia de tres grados de pérdida foliar sobre el rendimiento de plantas defoliadas en 5 estados de crecimiento (desde que las plantas empiezan a fructificar hasta que los frutos están completamente maduros). Sus resultados muestran que el rendimiento no se reduce por quitar 1/3 de área foliar cuando la planta empieza a desarrollar los frutos y sí se reduce cuando la planta

está en plena maduración del fruto. Por otro lado, cualquier intensidad de defoliación aplicada a plantas cuyos frutos han madurado del todo, no interfiere en reducir la producción de semillas.

De acuerdo con los resultados obtenidos por Sackston (1959), la defoliación total en plantas de girasol durante la etapa de floración, tuvo un efecto drástico en la reproducción que casi destruyó la capacidad de producir semillas. La defoliación total en el estado de plántulas causa pérdidas significativas, pero si la defoliación es parcial, las plántulas pueden recuperarse y llegar a estados reproductivos. En las plantas maduras, cuyas hojas son útiles sólo por un período muy corto de tiempo, la defoliación tuvo un efecto menor.

La pérdida de varias proporciones de superficie foliar en varios estados de crecimiento puede afectar diferencialmente a otros procesos. Los estudios de Carlson (1966) muestran que la defoliación en plántulas de Trifolium repens, afecta negativamente procesos de crecimiento foliar como tasa de emergencia, área, peso y acortamiento de la longitud del pecíolo.

En Trifolium subterraneum sucede lo mismo en cualquier estado de desarrollo en que se efectúe la defoliación, pero además la pérdida foliar ocasiona que se retrase la floración hasta 30 días

(Collins y Aitken 1970). En áreas donde la estación de crecimiento es corta, cualquier manejo que retarde la floración, puede reducir el rendimiento de semillas porque no hay tiempo para que maduren después de la floración. En estos casos el retraso en la floración tiene consecuencias demográficas más importantes que sólo reducir el número de semillas. Dade (1966) encontró también que el primer efecto de la defoliación en Trifolium pratense, se manifiesta en acortar el período de floración, lo que ocasiona que se reduzca el rendimiento de las semillas.

De lo dicho anteriormente podemos concluir algunos puntos como:

- 1) Hojas de diferente edad y localización tienen diferentes "valores metabólicos" para las plantas.
- 2) Hay una gran movilidad de nutrientes dentro de las plantas (por ejemplo, reabsorción y redistribución de compuestos orgánicos y elementos minerales provenientes de hojas viejas).
- 3) Parece haber umbrales de respuesta a la defoliación determinados por (i) la edad del área foliar perdida, (ii) la intensidad de la defoliación y (iii) por el estadio de desarrollo de las plantas al momento de la defoliación.

- 4) Hay efectos demográficos del proceso de defoliación como:
reducciones en la tasa de crecimiento, en la reproducción
y en la sobrevivencia.

III. OBJETIVOS

Este estudio plantea la posibilidad de evaluar, mediante la defoliación artificial en individuos de diferentes edades, el comportamiento reproductivo y vegetativo de Astrocaryum mexicanum, así como su sobrevivencia. Los objetivos específicos del trabajo son los siguientes:

- 1.- Determinar el efecto producido por la remoción de hojas de diferentes edades.
- 2.- Determinar el efecto producido por la remoción de diferentes proporciones de área foliar.
- 3.- Determinar el efecto producido por la defoliación en diferentes estados de desarrollo de las palmas.

IV. MATERIALES Y METODOS

1. Descripción de la zona de estudio.

El área donde se está realizando este estudio pertenece a la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", dependiente del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. La Estación se encuentra situada en la vertiente del Golfo, al sureste del Estado de Veracruz, en la región de la sierra denominada de Los Tuxtles. Su localización geográfica es entre los 18°30' de latitud norte y los 95° de longitud oeste (Piñero, Sarukhán y González 1977).

1.1. Clima

Debido a que la Estación de Biología no cuenta con una estación meteorológica propia, se han tomado en cuenta los registros de la estación climatológica más cercana al área de estudio. Esta estación es la de Coyame, Ver., situada a aproximadamente 25 km al sur de la estación y que cuenta con más de 20 años de registro (Figura 3). De acuerdo a estos datos y a los estudios climatológicos de la región de Los Tuxtles elaborados por Soto (1976), el clima de la estación probablemente pertenece al subtipo climático Af(m), según el sistema de clasificación de Köppen, modificado por García (1964). Este tipo de clima se caracteriza por

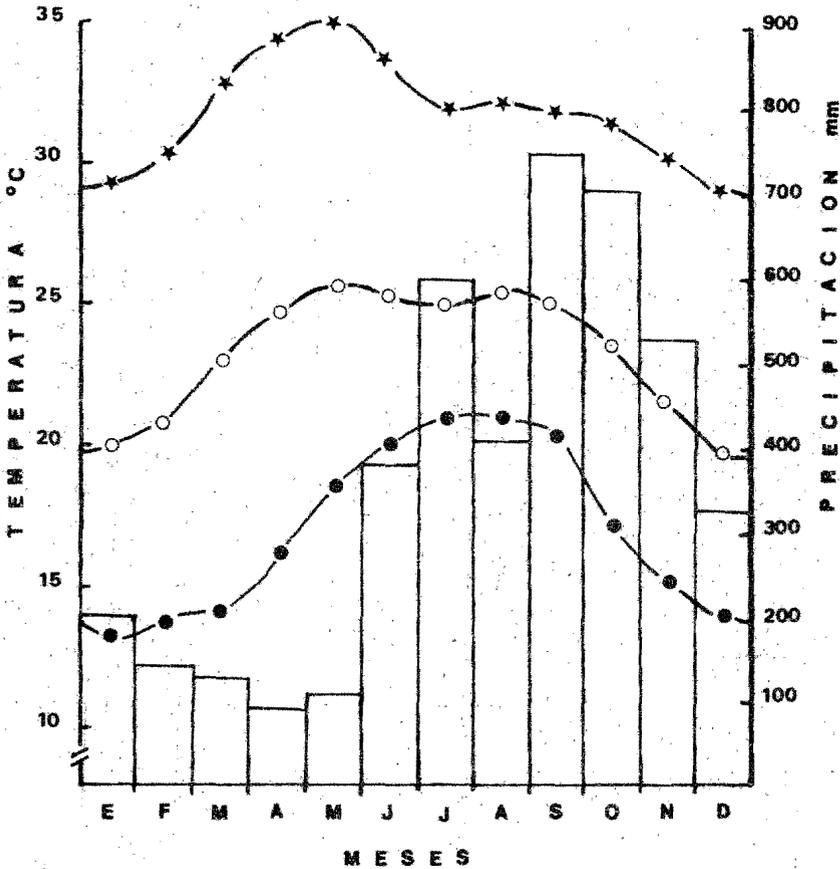


FIGURA 3.- Climograma de la estación meteorológica de Coyame, Ver., situada a aproximadamente 25 km al sur de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles". Las barras representan la precipitación media mensual. (*) Temperatura máxima promedio. (O) Temperatura mínima promedio mensual. (●) Temperatura promedio mensual (Datos en García 1964).

ser el más húmedo de los cálidos húmedos, por tener una temperatura media anual mayor de 22° C y lluvias todo el año, con un porcentaje de lluvia invernal menor de 18%.

La estación de Coyame reporta una temperatura media anual de 23.4° C y temperaturas máximas y mínimas promedio de 29° C y 17° C, respectivamente. Las temperaturas más altas se registran en abril y mayo, mientras que las más bajas se registran entre noviembre y marzo. La precipitación anual promedio es cercana a los 4500 mm, concentrándose fundamentalmente en el verano y el otoño (junio a noviembre).

Debido a la situación geográfica del área de estudio, ésta se encuentra expuesta a lluvias invernales (diciembre a marzo), ocasionadas por los llamados "nortes", que son masas de aire continental frío provenientes del norte de Estados Unidos y sur de Canadá. Estos vientos al pasar por el Golfo de México adquieren humedad, parte de la cual se precipita al chocar estos vientos contra las estribaciones de algunas montañas. Estas perturbaciones atmosféricas ocasionan descensos en la temperatura y un aumento en la precipitación, la cual representa cerca del 25% de la precipitación anual promedio.

Es interesante señalar que los "nortes" son agentes importantes de perturbación natural en el interior de la selva. La velocidad con

la que se desplazan los vientos provoca la caída de árboles completos en el interior de la selva. La caída de árboles, principalmente de los estratos superiores produce aberturas en el dosel en las partes internas de la comunidad, cuya área varía de acuerdo con el árbol que cae. Consecuentemente, las características fisonómicas, florísticas y estructurales, así como las condiciones microclimáticas de la zona de perturbación se alteran considerablemente (Martínez 1980). Asimismo, la caída de ramas de árboles seniles de los estratos superiores ocasiona, en menor grado, zonas de perturbación natural y daños mecánicos considerables a las plantas que ocupan los estratos inferiores de la selva.

1.2. Vegetación.

En los terrenos de la Estación de Biología se presenta una comunidad de Selva Alta Perennifolia, según la clasificación de Miranda y Hernández (1963). La estructura y composición florística de la selva en la Estación varían de acuerdo con la altitud y el grado de perturbación de la vegetación.

La zona estudiada específicamente para este trabajo está dominada por especies del estrato superior (20-35 m), tales como: Nectandra ambigua (Lauraceae), Brosimum alicastrum (Moraceae), Poulsenia armata (Moraceae), Omphalea cardiophylla (Euphorbiaceae),

Pterocarpus hayessii (Leguminosae), etc. Entre 10 y 20 metros de altura se encuentra el estrato medio, representado por: Pseudolmedia oxyphyllaria (Moraceae), Quararibea funebris (Bombacaceae), Sternadenia donnell-smithii (Apocynaceae), etc. Finalmente, el estrato inferior (por debajo de 10 m), está caracterizado por la abundancia de la palma Astrocaryum mexicanum; esta especie alcanza densidades hasta de 1500 individuos/ha. (Piñero et al 1977). También es común encontrar en este estrato árboles como Faramea occidentalis (Rubiaceae), Trophis racemosa (Moraceae), Geonoma mexicana (Palmae), etc. Los trabajos de Flores (1971), Piñero et al (1977), Carabias (1979) y Martínez (1980), proporcionan una descripción más detallada de la vegetación de la zona.

2. Especie estudiada.

Astrocaryum mexicanum Liebm., pertenece a la tribu Coccoideae de la Familia Palmae y ocupa el estrato inferior (0-10 m) de algunas selvas altas perennifolias y subperennifolias de México, desde Chiapas hasta el sur de Veracruz y norte de Oaxaca. Dentro de los terrenos de la Estación, esta palma alcanza alturas máximas entre 5 y 7 m. La palma florece entre marzo y abril y los frutos maduran en septiembre. Los frutos germinan entre 8 y 12 meses después de caer al suelo. La primera reproducción ocurre cuando alcanzan edades promedio aproximadas de 20 años. Las

características morfológicas y fenológicas de la palma, así como aspectos de su estructura poblacional y de su biología, han sido descritos por Piñero et al (1977).

2.1. Edad de los individuos.

La forma general de crecimiento de esta palma ha permitido estimar la edad de los individuos. El tronco de los adultos presenta cicatrices foliares bordeadas por un par de hileras de espinas agudas y aplanadas. Estas cicatrices se encuentran también en el tallo subterráneo de las plántulas y los juveniles. Las cicatrices se producen cuando los pecíolos de las hojas seniles se desprenden del tronco. El número de cicatrices foliares en el tronco, el número de hojas vivas en la copa, la tasa de producción foliar y la altura del tallo, han sido los parámetros utilizados (Sarkhán 1978, 1980) para estimar, con bastante precisión, la edad de los individuos de esta especie.

2.2. Edad de las hojas.

Aunque no es posible conocer la edad absoluta de las hojas en un individuo cualquiera, el crecimiento de las palmas facilita seguir una secuencia de edad de las hojas y así conocer en forma relativa la edad de cada una de las hojas presentes. El crecimiento de la palma es monopódico y la copa está constituida de

un número variable de hojas dispuestas en forma de espiral, de manera que la hoja más vieja se encuentra siempre en la parte basal, más externa de la copa. La edad de las hojas decrece de la base hacia la región apical de la planta. En esta región se localiza el sitio de producción de hojas y consecuentemente, junto a la yema apical se encuentra siempre la hoja más joven.

3. Elección del sitio de estudio.

Para la realización de este estudio se estableció un sitio permanente de observación en la estación Los Tuxtlas. Este sitio, con un área aproximada de 1.5 Ha, se eligió con base en los estudios estructurales realizados anteriormente por Piñero et al (1977), por lo cual se consideró: que el sitio no presentara evidencia de perturbación reciente y, que la densidad de población de A. mexicanum fuese semejante a alguno de los sitios permanentes de observación establecidos previamente. Esto se hizo con el fin de comparar los patrones de comportamiento de la población bajo estudio con aquéllos de poblaciones que se encuentran en sitios estables de la selva y que para este estudio sirvieron como sitios controles del experimento.

4. Elección de los individuos.

Dentro del área se seleccionó una población de A. mexicanum repre

sentada por individuos de todas las edades definidas por Sarukhán (1978). Los criterios para seleccionarlos y las categorías de edad en las cuales los agrupamos se dan a continuación:

4.1. Infantiles. Son plantas que tienen una edad promedio de 4 años y que poseen un máximo de cuatro hojas. Para este estudio se escogieron solamente aquéllas que tenían un máximo de tres hojas.

4.2. Juveniles. Son individuos de 12 años aproximadamente, que tienen entre 5 y 10 hojas y que además se distinguen por carecer de un tronco visible por encima de la superficie del suelo. Se escogieron juveniles con 6 a 10 hojas para captar toda la variabilidad en número de hojas en esta categoría.

4.3. Adultos prereproductivos. Son individuos adultos que tienen hasta 25 años y poseen alrededor de 14 hojas. Presentan un tronco definido, visible sobre la superficie del suelo, cuya altura varía entre 0 y 1 m (altura tomada desde el suelo a la inserción de la hoja viva más vieja). La elección de estos individuos se hizo con base en la altura del tronco, de manera que se cubriera el rango de alturas entre 0 y 1 m.

4.4. Adultos reproductivos. Son adultos mayores de 25 años y que llegan a tener ca 20 hojas. Al igual que la categoría

anterior, tienen un tronco visible, mayor de 1 m y que puede llegar a medir hasta 7 m. Individuos con un tronco medible mayor de 1 m fueron incluidos en esta categoría.

A cada individuo se registró con un número, se le contó el número total de hojas y se le midió el radio máximo de cobertura de la copa. Para los individuos adultos se registró además su altura.

5. Método de estudio.

El método de estudio consistió en defoliar manualmente a las palmas seleccionadas en el área. Para ello y con base en el arreglo y número total de hojas, la copa de cada individuo se dividió en tres porciones según su posición en el tallo: la porción joven, la porción intermedia y la porción vieja (Figura 4). Se aplicaron tres intensidades de defoliación que consistieron en remover 1/3, 2/3 y 3/3 del área foliar total.

Por otro lado, como se trató de simular la pérdida de hojas de una edad fisiológica determinada, las dos primeras intensidades se combinaron además con alguna de las tres porciones en las que dividimos la copa. De esta manera se obtuvieron tres posibles combinaciones en el tratamiento 1/3 y tres más en el tratamiento 2/3. En el tratamiento 3/3 obviamente no hubo combinación posible ya

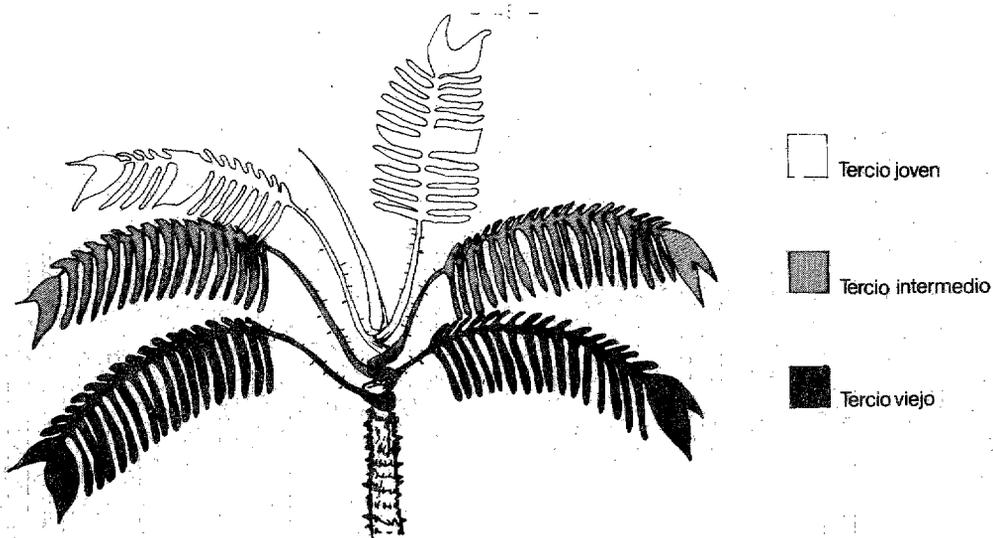


FIGURA 4.- Diagrama que ilustra la división de la copa en tres porciones iguales de acuerdo a la posición de las hojas en el tallo de un individuo cualquiera de Astrocaryum mexicanum.

que se removió toda el área foliar.

Los 7 tratamientos de defoliación resultantes se ilustran en la Figura 5. Cada barra representa el follaje total de una palma y las líneas horizontales dividen a las copas en las tres porciones mencionadas. En cada columna se pueden apreciar la porción defoliada y la porción que permaneció en pie después de la defoliación.

El número de repeticiones en cada tratamiento para las 4 categorías de edad fue variable, como se muestra en la Tabla 1. Como se puede observar, en el tratamiento de 2/3 intermedios de la categoría de infantiles no se efectuó por presentar éstos un total de 3 hojas. En esta categoría también, el tratamiento de defoliación total tiene sólo dos repeticiones, debido a que hubo muchas dificultades para encontrar la cantidad requerida de individuos, por lo que se prefirió aplicar intensidades menos severas pero con un número representativo de muestras. El número total de individuos sujetos a experimentación es de 312.

Es necesario mencionar que la yema apical, muy visible cuando está desarrollada y las hojas recién en proceso de expansión, no se cortaron. Las hojas se cortaron con tijeras, desde la base, dejando únicamente la fracción del pecíolo en donde la hoja se inserta al tronco.

I N T E N S I D A D

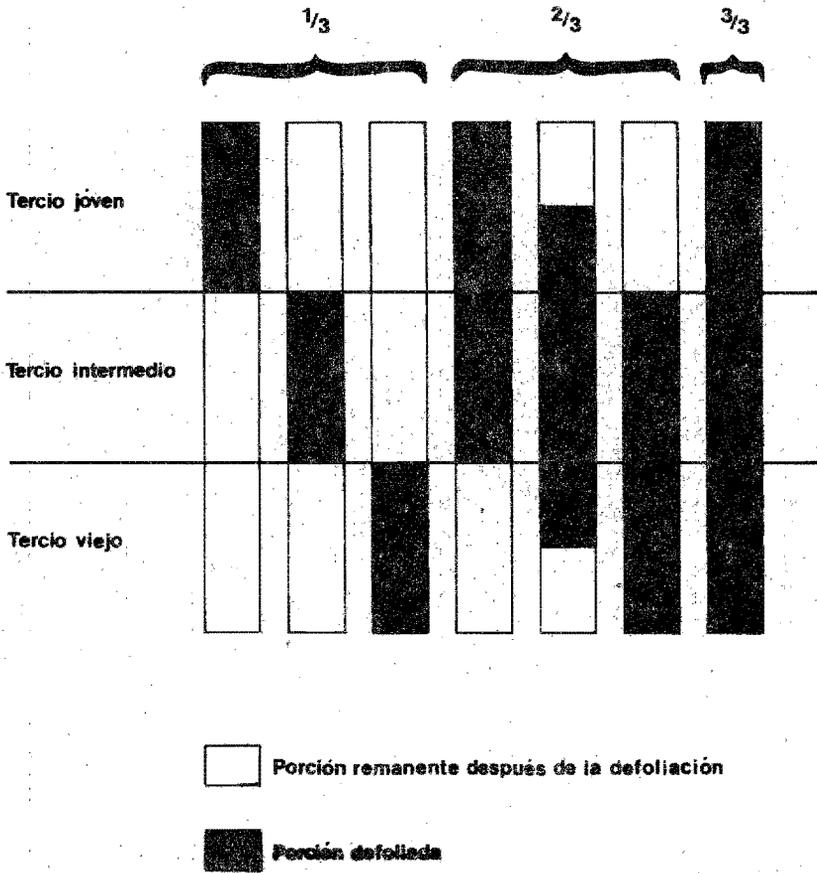


FIGURA 5.- Tratamientos de defoliación aplicados en individuos de *Astrocaryum mexicanum*. Cada barra indica el follaje total de una palma cualquiera y las líneas horizontales representan la división de la copa en tres porciones iguales de acuerdo a la posición de las hojas en el tallo. La fracción sombreada de cada barra corresponde a la porción defoliada y la fracción en blanco a la porción de hojas remanentes después de la defoliación.

TABLA 1.- Número total de repeticiones en cada tratamiento y para cada categoría de edad. La última columna es el número total de individuos por categoría. Los subíndices j, i, v, corresponden a la edad de la porción defoliada (joven, intermedia y vieja, respectivamente).

CATEGORÍA DE EDAD	TRATAMIENTOS							TOTAL
	1/3 _j	1/3 _i	1/3 _v	2/3 _j	2/3 _i	2/3 _v	3/3	
Infantiles	12	12	11	12	--	12	2	61
Juveniles	15	12	9	10	12	12	13	83
Prereproductivos	13	11	13	13	13	10	12	85
Reproductivos	12	12	11	11	11	13	12	83

6. Obtención de datos en el campo.

A partir de la última semana de noviembre de 1977, fecha en que se inició el experimento, se efectuaron una serie de observaciones periódicas que a continuación se describen.

6.1. Con el objeto de seguir el destino de las hojas dentro de la copa de cada individuo, durante cada observación y para cada individuo, se hizo el registro de:

- a) número total de hojas presentes en la copa
- b) número total de hojas producidas durante cada intervalo de observación
- c) número total de hojas muertas.

A las hojas producidas a partir del inicio del experimento y durante cada observación, se les amarró en el pecíolo una marca de plástico de diferente color, dependiendo de la fecha de su producción. El criterio seguido para marcar una hoja nueva se basó en que la lámina se encontrara completamente expandida, mientras que la decisión para determinar la muerte de una hoja se basó en dos criterios: a) que la hoja se encontrara totalmente seca y semi-desprendida al tiempo del registro ó, b) que no estuviera presente.

6.2. En el lapso comprendido entre abril y septiembre, fecha en que ocurre la reproducción de esta palma, se hicieron dos observaciones; una hacia finales del mes de abril (pico de floración), en donde se hizo el registro del número total de inflorescencias producidas por individuo reproductivo. La otra observación se hizo hacia finales del mes de agosto (fecha en que los frutos han madurado y se encuentran aún en la infrutescencia), donde se registraron el número total de infrutescencias por individuo y el número total de frutos producidos por infrutescencia en cada individuo que se reprodujo. Estos registros se hicieron dos años consecutivos en 1978 y en 1979, correspondientes al primero y segundo período reproductivo después de la defoliación.

6.3. Para determinar la sobrevivencia de la población, se siguió el destino de los individuos defoliados. En cada observación se registraron los individuos muertos y la posible causa de ésta. En el caso de individuos dañados o muertos por causas accidentales (caída de ramas), éstos fueron excluidos de todos los análisis hechos en este estudio, ya que su comportamiento o mortalidad no reflejarían los efectos de la defoliación.

7. Métodos estadísticos empleados en el análisis de los datos.

A continuación se describen los análisis estadísticos señalados en Zar (1974), que se utilizaron en el presente estudio.

7.1. En los análisis que comparan valores promedio de diferentes ~~parámetros~~ medidos entre las tres porciones defoliadas y entre las tres intensidades de defoliación, se aplicó un análisis de varianza de un sólo factor ("One way, Anova"), seguido de una prueba de comparación de rango múltiple de Student Newman-Keuls (SNK). Esta última se usó sólo en los casos en que el análisis de varianza resultó significativo a un nivel de $P \leq 0.05$.

variables

7.2. En los casos en que fue necesario comparar solamente dos valores promedio, se utilizó una prueba pareada de "t".

7.3. En los análisis que comparan valores de probabilidad de reproducción entre las tres porciones defoliadas y entre las tres intensidades de defoliación, se aplicó un análisis de varianza por rangos (prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis), con factor de corrección para datos atados. Sólo en los casos en que el análisis de Kruskal-Wallis detectó diferencias significativas a un nivel de significancia estadística de $P \leq 0.05$, se aplicó una prueba de comparación múltiple, según lo sugerido por Dickinson (1976).

7.4. La prueba mencionada en el párrafo precedente se

se aplicó para comparar porcentajes de mortalidad registrados en las tres intensidades de defoliación y en condiciones de no defoliación.

7.5. En los análisis que comparan sólo dos valores de probabilidad de reproducción, se utilizó una prueba de "t" con transformación arcoseno señalado en Sokal y Rohlf (1969).

V. RESULTADOS Y DISCUSION

Las respuestas inmediatas y futuras de una planta a la pérdida de follaje pueden expresarse de muy diversas maneras. En este estudio la producción de hojas sirvió como base para analizar el crecimiento posterior a la defoliación, suponiendo que cada hoja nueva representa, como sucede en la mayoría de las palmas, un incremento en la altura del tallo. Además, este parámetro ^{dato} ha sido utilizado con anterioridad en los estudios sobre crecimiento de esta palma en sitios estables de la selva (Sarukhán 1978), los cuales, como se mencionó, servirán para comparar parte de los resultados. Otras características analizadas son la abscisión y el cambio neto de hojas; éstas, junto con la producción de hojas, ofrecen una medida del comportamiento vegetativo en A. mexicanum.

El comportamiento reproductivo de la palma se analizó con base en la probabilidad que tiene un individuo de reproducirse después de la defoliación y en el número de frutos producidos por individuo reproductivo. Al hacer la comparación con los sitios estables, se incluyen además el número de inflorescencias producidas por individuo reproductivo y el número de frutos que una inflorescencia puede llegar a desarrollar.

En los análisis del comportamiento vegetativo de las palmas se

incluyen a las cuatro categorías de edad: infantiles, juveniles y adultos (prerproductivos y reproductivos), mientras que en los del comportamiento reproductivo sólo se analiza la categoría de adultos mayores de 25 años de edad (adultos reproductivos, con una altura mayor de 1 m).

A pesar de que dos individuos en la categoría de 25 años (0-100 cm de altura), se reprodujeron durante 1978, éstos se excluyeron de todo análisis relacionado con el comportamiento reproductivo, ya que esta categoría representa, aún en las poblaciones de los sitios estables, un porcentaje mínimo de individuos que se reproducen.

Los análisis del comportamiento vegetativo comprenden un año de observación a partir de la fecha en que se inició el experimento. Los análisis de reproducción abarcan dos periodos reproductivos de la palma, uno que ocurrió 4 a 5 meses después de la defoliación y el otro a los 16 a 17 meses.

Se discutirán primero, en forma comparativa, los efectos de los diferentes tratamientos de defoliación sobre el crecimiento y la reproducción de las palmas. En la sección 3, seguidamente, se tratarán el comportamiento reproductivo y de crecimiento de los individuos sujetos a los diferentes tratamientos de defoliación con aquéllos considerados como controles o testigo, observados en

los sitios permanentes de observación.

1. Efecto de la edad de la porción defoliada sobre el crecimiento y reproducción.

Para analizar el comportamiento vegetativo de la palma, de acuerdo con la edad de la porción defoliada de la copa, todos aquellos individuos a los que se les aplicó el mismo tratamiento en las 4 categorías de edad, se agruparon bajo el tratamiento correspondiente. Por ejemplo, infantiles, juveniles y adultos a los que se les quitó 1/3 del área foliar de la porción joven, se encuentran bajo el tratamiento "1/3 joven".

En esta sección se intenta, por un lado, evaluar las implicaciones que tiene para la palma perder cierta calidad de hojas y por otro lado, estimar a grosso modo la contribución de las hojas de diferentes edades al crecimiento y reproducción de la palma.

1.1. Crecimiento.

1.1.1. Producción de hojas.

La Tabla 2 muestra los resultados obtenidos durante un año en la producción de hojas ^{de} en individuos defoliados ^{en} de diferentes porciones de su copa. Como se puede observar, los valores son muy

semejantes entre sí para cualquier porción analizada, con una ligera tendencia a incrementarse el valor promedio de producción de hojas nuevas conforme aumenta la edad de la porción defoliada. Aunque tal tendencia parece ser clara en ambas intensidades de defoliación, un análisis de varianza no detectó diferencias significativas entre los tratamientos.

En cuanto a la intensidad de 2/3 hay una disminución en los valores de producción de hojas, en comparación con la intensidad menos severa, pero esta diferencia resultó también ser no significativa. En consecuencia, tenemos que concluir que los individuos defoliados producen el mismo número de hojas, independientemente de la edad de la porción defoliada.

1.1.2. Abscisión y cambio neto de hojas.

Los resultados observados acerca de la abscisión de hojas al año de la defoliación se muestran en la Tabla 3. Como es de esperarse en parte, los tratamientos de defoliación de las hojas jóvenes e intermedias (es decir, en los que queda remanente siempre la porción más vieja de hojas), presentan una abscisión mayor que aquéllos en los que se remueven las hojas más viejas.

La situación anterior es cierta para las dos intensidades de defoliación (Tabla 3) y aunque aparentemente hay una reducción en

TABLA 2.- Efecto de la edad de la porción defoliada en la producción foliar (hojas producidas.individuo⁻¹.año⁻¹), en individuos de A. mexicanum. $\bar{x} \pm$ D.S. Los valores unidos por una línea no difieren significativamente entre sí.

INTENSIDAD	PORCIÓN DEFOLIADA		
	Joven	Intermedia	Vieja
1/3	1.76 \pm 1.05 (n = 39)	1.87 \pm 1.07 (n = 39)	1.93 \pm 1.21 (n = 39)
2/3	1.65 \pm 1.01 (n = 39)	1.77 \pm 0.87 (n = 30)	1.80 \pm 1.31 (n = 39)

TABLA 3.- Efecto de la edad de la porción defoliada en la abscisión foliar (hojas caídas, individuo⁻¹. año⁻¹), en individuos de A. mexicanum. $\bar{x} \pm$ D.S. Los valores no unidos por una línea difieren significativamente entre sí ($P < 0.05$).

INTENSIDAD	PORCION DEFOLIADA		
	Joven	Intermedia	Vieja
1/3	1.08 ± 1.16 (n = 39)	0.99 ± 1.06 (n = 39)	0.31 ± 0.58 (n = 39)
2/3	0.75 ± 0.86 (n = 39)	0.71 ± 0.79 (n = 30)	0.18 ± 0.47 (n = 39)

la abscisión de hojas cuando se defoliar 2/3 del área fotosintética, sugiriendo que individuos con menor área foliar retienen sus hojas por más tiempo, estadísticamente no hay diferencias en la abscisión entre las dos intensidades de defoliación.

El cambio neto de hojas (Tabla 4) es directamente el resultado de la diferencia entre la producción y la abscisión observadas en los individuos tratados y no es interpretable en sí, más allá de lo que se ha discutido en los dos apartados anteriores. La discusión acerca del efecto de los tratamientos en el cambio neto de hojas adquiere más sentido cuando se comparan con los individuos controles, lo que se hará en el apartado 3.1.3.

1.2. Reproducción.

1.2.1. Probabilidad de reproducción.

La probabilidad de reproducción está expresada aquí como la proporción de individuos que producen inflorescencias, del total de individuos potencialmente reproductivos en cada tratamiento (individuos en edad reproductiva que no necesariamente se reproducen cada año).

La Tabla 5 muestra los valores de la probabilidad de reproducción obtenidos al defoliar diferentes porciones de la copa de in-

TABLA 4.- Efecto de la edad de la porción defoliada en el cambio neto foliar (hojas caídas.ind.⁻¹.año⁻¹), en individuos de *A. mexicanum*. $\bar{x} \pm$ D.S. Los valores no unidos por una línea difieren significativamente entre sí (P < 0.05).

INTENSIDAD	PORCION DEFOLIADA		
	Joven	Intermedia	Vieja
1/3	0.68 ± 1.17 (n = 39)	0.88 ± 1.22 (n = 39)	1.63 ± 1.20 (n = 39)
2/3	0.90 ± 1.30 (n = 39)	1.06 ± 0.90 (n = 30)	1.63 ± 1.19 (n = 39)

TABLA 5.- Efecto de la edad de la porción defoliada sobre la probabilidad de reproducción en individuos de Astrocaryum mexicanum mayores de 25 años para los años 1978 y 1979. Los valores unidos por una línea no difieren significativamente entre sí.

1978

INTENSIDAD	PORCIÓN DEFOLIADA		
	Joven	Intermedia	Vieja
1/3	0.50 (n = 12)	0.50 (n = 12)	0.55 (n = 11)
2/3	0.36 (n = 11)	0.40 (n = 13)	0.67 (n = 12)

1979

INTENSIDAD	PORCIÓN DEFOLIADA		
	Joven	Intermedia	Vieja
1/3	0.33 (n = 12)	0.42 (n = 12)	0.36 (n = 11)
2/3	0.09 (n = 11)	0 (n = 13)	0.17 (n = 12)

dividuos adultos. El primer año reproductivo, la probabilidad de reproducción es semejante entre las tres porciones cuando se removió $1/3$ del área foliar. Pero al remover $2/3$, la probabilidad de reproducción aumenta conforme a la edad de la porción defoliada. El valor más alto se encuentra en el tratamiento en el que se removió mayor cantidad de follaje de la porción vieja, mientras que el valor más bajo está en el tratamiento $2/3$ de la porción joven.

A pesar de esta clara tendencia, cuando los valores se compararon mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, con factor de corrección para datos atados, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en las dos intensidades. Asimismo, se hizo la comparación entre intensidades por medio de una prueba de "t" con transformación arcoseno y tampoco encontramos diferencias entre intensidades en las tres porciones defoliadas.

En lo que se refiere al segundo evento reproductivo después de la defoliación (Tabla 5), observamos que, en general, los valores disminuyen con respecto a 1978. Al remover más área foliar, la probabilidad se reduce considerablemente, e incluso en aquel tratamiento en el que se quitaron $2/3$ del área en posición intermedia, ningún individuo se reprodujo. Aplicamos la misma prueba de Kruskal-Wallis, cuyos resultados no mostraron diferencia algu-

na entre tratamientos. Sin embargo, la comparación de los tratamientos entre intensidades por medio de la prueba con transformación arco-seno, detectó diferencias significativas sólo en el tratamiento correspondiente a la porción intermedia ($P < 0.01$).

Los valores correspondientes al mismo tratamiento (por ejemplo 1/3 joven de 1978 y 1/3 joven de 1979), en los dos años observados, se compararon entre sí por medio de la prueba de "t" con transformación arco-seno. Encontramos que la comparación de los tratamientos menos severos (1/3) de cualquier porción y del tratamiento 2/3 de la porción joven, no difieren significativamente. Sin embargo, encontramos diferencias significativas en los tratamientos de 2/3 intermedios ($P < 0.001$) y 2/3 viejos ($P < 0.05$), entre los dos años analizados.

1.2.2. Producción de frutos.

En la Tabla 6 se muestra el número de frutos producidos por individuo reproductivo durante 1978 y 1979. Nuevamente se nota el efecto de la intensidad de la defoliación en la producción de frutos. Por ejemplo, el primer año reproductivo, al defoliar 1/3 de superficie fotosintética, se producen valores mayores que al defoliar 2/3. El valor más alto se encuentra en el tratamiento en que se defolió 1/3 de la porción vieja, mientras que el valor más pequeño está en el tratamiento en el que se retiró mayor área fo-

TABLA 6 .- Efecto de la edad de la porción defoliada sobre el número de frutos producidos (frutos.individuo⁻¹.año⁻¹), en individuos de A. mexicanum mayores de 25 años para los años 1978 y 1979. $\bar{x} \pm$ D.S. Los valores no unidos por una línea difieren significativamente entre sí (P < 0.05).

1978

INTENSIDAD	PORCION DEFOLIADA		
	Joven	Intermedia	Vieja
1/3	41.17 ± 21.66 (n = 6)	34.67 ± 19.90 (n = 6)	66.67 ± 47.40 (n = 6)
2/3	14.75 ± 17.15 (n = 4)	28.83 ± 18.98 (n = 6)	27.00 ± 23.79 (n = 8)

1979

INTENSIDAD	PORCION DEFOLIADA		
	Joven	Intermedia	Vieja
1/3	11.50 ± 18.45 (n = 4)	18.40 ± 4.56 (n = 5)	58.00 ± 23.42 (n = 4)
2/3	33.00 (n = 1)	—	21.00 ± 5.66 (n = 2)

liar de menor edad.

Esto parece sugerir que perder cierta cantidad de hojas viejas produce un aumento en la producción de frutos y que reducir el área foliar más allá de cierto límite, sobre todo de hojas jóvenes, produce una disminución en los frutos producidos. Sin embargo, los análisis estadísticos no revelan diferencias significativas ni entre los tratamientos ni entre intensidades.

Al analizar los tratamientos de 1/3 para 1979, encontramos que la producción de frutos se incrementa al aumentar la edad de la porción defoliada. El número de frutos producidos por los individuos defoliados de la porción vieja, difiere significativamente de los otros dos grupos ($P < 0.05$).

Para los tratamientos de 2/3 no se pudieron aplicar pruebas estadísticas; en el tratamiento en que se defoliaron 2/3 de la porción intermedia ningún individuo produjo frutos y en los tratamientos correspondientes a las porciones joven y vieja, uno y dos individuos, respectivamente, produjeron frutos.

Los valores promedio en la producción de frutos correspondientes a los tratamientos de 1/3 y 2/3 de la porción vieja (58 y 21 frutos, respectivamente), se compararon entre sí mediante una prueba pareada de "t". El resultado de esta prueba mostró que an-

bas intensidades difieren significativamente entre sí ($P < 0.05$).

Por otro lado, se hizo la comparación de los diferentes tratamientos entre los dos años observados (nuevamente no se compararon los tratamientos 2/3 jóvenes y 2/3 intermedios). Sólo el tratamiento de 1/3 de la porción joven difiere significativamente ($P < 0.05$), entre los dos años observados. Como se muestra en la Tabla 6, la producción de frutos del tratamiento 1/3 joven fue mayor en 1978 que en 1979.

De los resultados presentados hasta el momento acerca del comportamiento reproductivo, observamos que ca 5 meses después de haber ocurrido la defoliación, la probabilidad de que un individuo se reproduzca es independiente de la edad de la porción defoliada (Tabla 5). El hecho de que los individuos en los distintos tratamientos hayan tenido la misma probabilidad de reproducción, pudo deberse a que la iniciación del proceso de floración haya ocurrido antes de la defoliación. Kramer y Kozłowski (1960), mencionan que en la mayoría de los árboles, las yemas florales empiezan a formarse durante la estación de crecimiento precedente al período de floración.

Si en A. mexicanum ocurre lo mismo, entonces las yemas florales debieron haberse formado antes de la defoliación (noviembre). No es sorprendente que esto haya sucedido, ya que, además de retirar

porciones de diferente edad, también quitamos mayores proporciones de área foliar y en ningún caso la probabilidad de reproducción disminuyó. Esto sugiere que el proceso se había iniciado ya y la defoliación no tuvo el efecto de detenerlo. Lo mismo podemos decir en lo que respecta a la producción de frutos. En ningún tratamiento, ni en la defoliación más severa, hubo una reducción significativa en el número de frutos producidos. Sin embargo, cabe señalar que a pesar de no haber encontrado diferencias significativas entre las tres porciones, la remoción de tejido joven redujo en ca 50% la producción de frutos.

Durante el segundo período reproductivo, sin embargo, el comportamiento reproductivo en A. mexicanum cambió. En general, se observa que la probabilidad de reproducción disminuyó (Tabla 5), con respecto a 1978. Dado que la formación de yemas florales requiere de altas concentraciones de carbohidratos (Kramer y Kozlowski 1969) y de elementos minerales, es evidente que durante la formación de éstas, la palma no contaba con suficientes nutrientes. Este argumento se basa en las siguientes observaciones: primero, si las yemas florales se forman en el verano anterior al año de reproducción, el primer evento reproductivo (1978) acababa de ocurrir y, segundo, las plantas produjeron hojas continuamente después de la defoliación. Estos dos procesos requirieron un gran consumo de recursos, pero como además la planta no tiene su área foliar total,

Seguro?

no se alcanzan a cubrir las demandas inmediatas. Kramer y Kozlowski (1960) mencionan que cualquier proceso que reduzca la fotosíntesis, ya sea por disminución de área foliar o disminución de la eficiencia fotosintética, tiende a reducir la iniciación de las yemas florales.

En cuanto a probabilidad de reproducción se refiere, aparentemente la producción de carbohidratos es más una función de la cantidad de área foliar que de la edad de las hojas. Los individuos que sólo perdieron 1/3 de su área foliar tuvieron mayor probabilidad de reproducirse el segundo período que aquéllos que perdieron 2/3 de su área foliar total. Sin embargo, si analizamos la Tabla 6, es evidente que la edad de la porción defoliada influyó en la cantidad de frutos producidos por palma reproductiva. La defoliación de las porciones joven e intermedia ocasionó una gran disminución en el número de frutos en comparación con las palmas defoliadas de la porción vieja.

Esto sugiere que las hojas jóvenes e intermedias contribuyen más a la reproducción que las hojas viejas. Estas últimas, lejos de contribuir, constituyen una carga energética grande para la planta, ya que al retirarlas artificialmente se ocasionó un aumento en la producción de frutos. Si lo vemos a la inversa, dejarlas como una proporción alta del área foliar remanente, causa una disminución en el número de frutos producidos. Esta aseveración es-

tá apoyada por el hecho de que el valor promedio de producción de frutos en las palmas defoliadas de 1/3 de la porción vieja sobrepasa al valor obtenido para las palmas control, durante los dos períodos reproductivos (ver apartado 3.2.2., Tabla 13).

La cantidad de área foliar removida también influyó en el comportamiento reproductivo de la palma y sus efectos, al igual que los de la edad de las hojas, se hicieron más evidentes durante el segundo período reproductivo. Los resultados de la defoliación más severa (2/3), muestran que la combinación de la calidad y la cantidad de follaje que se pierde tiene, con el tiempo, repercusiones muy fuertes en el comportamiento reproductivo de la palma (ver Tabla 6).

2. Efecto de la intensidad de la defoliación sobre el crecimiento y reproducción.

Para analizar el efecto de la intensidad de la defoliación sobre el crecimiento y reproducción en A. mexicanum, individuos defoliados de 1/3 de su copa, independientemente de la edad de esta porción, se agruparon bajo la intensidad correspondiente a 1/3. Se incluyeron individuos de las cuatro categorías de edad para los análisis de crecimiento; para los análisis de reproducción sólo se incluyeron los adultos mayores de 25 años. El mismo procedimiento se siguió para agrupar a los individuos bajo las

otras dos intensidades.

2.1. Crecimiento.

2.1.1. Producción de hojas.

El número de hojas producidas por individuo al año de la defoliación en función de la intensidad, se muestra en la Tabla 7. Los individuos sometidos a las tres intensidades de defoliación producen en promedio más de una hoja al año, incluso los individuos totalmente defoliados (tratamiento 3/3). Aunque la producción promedio de hojas se reduce ligeramente al aumentar la intensidad de defoliación, los análisis estadísticos muestran que no existen diferencias significativas entre las tres intensidades.

Z_n
 $\frac{dN}{dt} = (b-d)N$
 $b_i = b_0$
para cualquier intensidad de defoliación

2.1.1. Abscisión y cambio neto de hojas.

Los resultados acerca de la abscisión de hojas se muestran en la Tabla 7. Como se puede observar, la abscisión de hojas disminuye a medida que se quita una mayor proporción de hojas (1/3 > 2/3 > 3/3). Los análisis estadísticos detectaron que las tres intensidades de defoliación difieren significativamente entre sí $P < 0.05$. Estos resultados sugieren que simplemente al reducir el tamaño de la copa, las probabilidades

Pero
 $d_i < d_0$

Intensidad de defoliación
 b
 d
N
(a de hojas)

TABLA 7.- Efecto de la intensidad de defoliación sobre la producción, abscisión y cambio foliar neto (hojas.individuo⁻¹.año⁻¹) en individuos de *A. mexicanum*. $\bar{x} \pm$ D.S. Los valores no unidos por una línea difieren significativamente entre sí (P < 0.05).

	INTENSIDAD DE DEFOLIACION		
	1/3	2/3	3/3
PRODUCCION	1.86 \pm 1.10 (n = 131)	1.75 \pm 1.13 (n = 123)	1.74 \pm 0.95 (n = 31)
ABSCISION	0.81 \pm 1.04 (n = 131)	0.55 \pm 0.79 (n = 123)	0.09 \pm 0.30 (n = 31)
CAMBIO NETO	1.04 \pm 1.32 (n = 131)	1.20 \pm 1.27 (n = 123)	1.66 \pm 0.96 (n = 31)

de que haya abscisión de hojas se reducen hasta casi cero.

En lo que respecta al cambio neto de hojas (Tabla 7), se puede apreciar que los valores promedio aumentan conforme aumenta la intensidad de la defoliación. Las pruebas estadísticas muestran que la defoliación total difiere significativamente ($P < 0.05$) de las otras dos intensidades de defoliación. Una discusión más detallada se presenta al comparar estos resultados con los observados en los individuos control (ver apartados 3.1.2. y 3.1.3.).

2.2. Reproducción

2.2.1. Probabilidad de reproducción.

La Tabla 8 muestra los valores de probabilidad de reproducción de las palmas sujetas a las tres intensidades de defoliación para los años de 1978 y 1979. En 1978 los individuos totalmente defoliados tuvieron una probabilidad de reproducirse menor a la de los individuos que perdieron menor cantidad de área foliar.

Para comparar los valores de las tres intensidades de defoliación, utilizamos la prueba de Kruskal-Wallis, con factor de corrección para datos atados. El valor obtenido al aplicar esta prueba resultó ser estadísticamente significativo ($P < 0.05$).

TABLA 8.- Efecto de la intensidad de defoliación sobre la probabilidad de reproducción en individuos de A. mexicanum mayores de 25 años para los períodos reproductivos de 1978 y 1979. Los valores no unidos por una línea difieren significativamente entre sí ($P < 0.05$).

INTENSIDAD DE DEFOLIACION			
	1/3	2/3	3/3
1978	0.51 (n = 35)	0.50 (n = 36)	0.08 (n = 12)
1979	0.37 (n = 35)	0.08 (n = 36)	0.08 (n = 12)

Por lo tanto, se procedió a detectar diferencias entre los tratamientos por medio de una prueba de comparación múltiple (Dickinson 1976). El resultado de esta prueba indica que la defoliación total difiere significativamente ($P < 0.05$) de las otras dos intensidades (1/3 y 2/3).

En general, la probabilidad de reproducción en 1979 fue menor que para el año anterior. Los valores que se presentan en la Tabla 8, muestran que la probabilidad de reproducción es mayor cuando defoliamos 1/3 del área foliar. Para comparar los valores de las tres intensidades utilizamos la misma prueba de Kruskal-Wallis, seguida de la prueba de comparación múltiple. Los resultados de estas pruebas indican que remover 2/3 y 3/3 del área foliar disminuyen significativamente ($P < 0.05$) la probabilidad de reproducción.

Para cada intensidad de defoliación se compararon los valores entre años mediante la prueba de transformación arcoseno. Si un individuo pierde 1/3 de su área foliar su comportamiento no se modifica en el segundo año: disminuye la probabilidad de reproducción pero la diferencia no es estadísticamente significativa. Sin embargo, si el individuo pierde 2/3 de su superficie foliar, la probabilidad se reduce significativamente el siguiente año ($P < 0.001$). El efecto fue tan drástico durante el primer año en el tratamiento 3/3, que no se modificó signifi-

cativamente el segundo.

2.2.2. Producción de frutos.

El número de frutos producidos por individuo reproductivo después de remover diferentes proporciones de la copa se muestra en la Tabla 9. Se puede observar que la producción de frutos en 1978 disminuye conforme aumenta la proporción de área foliar removida, siendo el caso extremo el tratamiento 3/3, en el que ningún individuo produjo frutos.

La prueba estadística aplicada para comparar la producción de frutos entre los tratamientos de 1/3 y 2/3, mostró que ambos tratamientos difieren significativamente entre sí ($P < 0.05$). Es evidente que a pesar de que no se comparó el tratamiento 3/3 con los otros dos tratamientos, los resultados muestran que la defoliación total anula la capacidad de las palmas para producir frutos.

En 1979 sin embargo, la producción de frutos presenta valores muy semejantes para los tratamientos de 1/3 y 2/3 (Tabla 9). Nuevamente la defoliación total ocasionó que estos individuos no produjeran frutos. Al comparar los valores promedio de producción de frutos entre los tratamientos 1/3 y 2/3, encontramos que no hay diferencias significativas entre ambos.

TABLA 9.- Efecto de la intensidad de la defoliación sobre la producción de frutos (frutos.individuo⁻¹.año⁻¹) en individuos de A. mexicanum mayores de 25 años para los años 1978 y 1979. $\bar{x} \pm$ D.S. Los valores no unidos por una línea difieren significativamente entre sí (P < 0.05).

INTENSIDAD DE DEFOLIACION			
	1/3	2/3	3/3
1978	47.50 ± 33.42 (n = 18)	24.89 ± 19.34 (n = 28)	0 (n = 12)
1979	28.46 ± 25.65 (n = 13)	25.00 ± 9.00 (n = 3)	0 (n = 12)

Por otro lado, no hubo una reducción estadísticamente significativa en la producción de frutos al hacer la comparación de los tratamientos entre los dos años observados.

Es evidente que los individuos de A. mexicanum requieren de una cantidad mínima de follaje para reproducirse. Si las palmas pierden toda su área foliar, su capacidad reproductiva disminuye fuertemente (un solo individuo en cada uno de los dos años produjo una inflorescencia pero no logró producir frutos). La total reducción de área foliar ocasiona que el proceso reproductivo ya iniciado, no resulte en la producción de frutos debido probablemente a la falta de los recursos (carbohidratos, nutrientes) disponibles en la planta. Además, cabe señalar que en este tratamiento los individuos produjeron el mismo número de hojas que en los tratamientos de defoliación parcial. Bajo condiciones de defoliación total, entonces, los recursos almacenados en la planta son destinados hacia la producción de hojas, a costa de la reproducción.

Estudios similares en plantas cultivadas como sorgo (Stickler y Pauli 1961 y Thomas et al 1974) y girasol (Sackston 1959), muestran que si las plantas pierden toda su área foliar, la producción de semillas se reduce fuertemente. Por otro lado, en 6 especies de árboles tropicales de Costa Rica (Acacia farnesiana, Bauhinia unguolata, Cochlospermum vitifolium, Gliricidia sepium,

Spondias purpurea, Crescentia alata), la defoliación total repetida dos veces en un año ocasiona que el 81% de los árboles defoliados no produzcan frutos (Rockwood 1973).

En lo que se refiere a la producción de frutos en 1978 (Tabla 9), observamos que la pérdida de 2/3 del área foliar ocasionó una reducción mayor en el número de frutos que la pérdida de 1/3, aunque la probabilidad de reproducirse sea la misma (Tabla 8). Esto significa que gran parte de las inflorescencias producidas no llegan a convertirse en infrutescencias cuando la defoliación es más intensa. Los individuos que pierden menos hojas tienen, por un lado, más recursos disponibles y, por otro, más hojas para seguir produciendo carbohidratos, con el resultado de que producen significativamente más frutos.

Estos resultados indican primero, que perder más del 33% del área foliar reduce significativamente el número de frutos producidos y, segundo, que una vez iniciado el proceso, éste ya no se detiene y se cumple aunque haya una disminución del área foliar, excepto cuando la defoliación es total. Piñero y Sarukhán (1981), encontraron en A. mexicanum una asociación altamente significativa entre el número de hojas que un individuo tiene y su comportamiento reproductivo (medido éste en función de la frecuencia con que un individuo se reproduce). Los individuos que

tienen mayor número de hojas que las esperadas para cierta edad se reproducen más años, mientras que los que tienen menos hojas que las esperadas se reproducen menos años.

Estas observaciones concuerdan con los resultados que encontramos en 1979 (Tabla 8). En los individuos que tenían más área foliar no se redujo su probabilidad de reproducirse, como tampoco se modificó la de los individuos totalmente defoliados. Sin embargo, la probabilidad de reproducción de los que perdieron $2/3$ de su área foliar, se redujo significativamente ($P < 0.001$). Es evidente la necesidad de contar con mayor área foliar para producir los carbohidratos requeridos para la iniciación del desarrollo de las yemas y repetir el ciclo reproductivo.

La defoliación total redujo igualmente la producción de frutos en 1978 y 1979 (Tabla 9). La diferencia existente en la producción de frutos entre la defoliación de $1/3$ y $2/3$ en 1978, desapareció en 1979, donde el número promedio de frutos por individuo fue 28.5 y 25.0, respectivamente. Esto sugiere que un individuo desarrolla sólo el número de inflorescencias que con mayor probabilidad podrá convertir en infrutescencias. La pérdida de recursos por defoliación después de desarrollada la yema, puede resultar en la aborción de los frutos, como parece haber ocurrido en 1978. Aparentemente, entonces, el umbral mínimo de área foliar requerido para no afectar la capacidad reproductiva promedio

de los individuos de A. mexicanum, debe estar alrededor del 66% del total.

3. Efecto de la defoliación en diferentes estados de desarrollo de las palmas sobre su crecimiento, reproducción y sobrevivencia.

En esta sección se analiza el crecimiento, la reproducción y la sobrevivencia de la población de A. mexicanum sujeta a defoliación en diferentes estados de su desarrollo. Los parámetros utilizados para evaluar las respuestas de la palma a la defoliación, se compararon con aquéllos provenientes de individuos que habitan en sitios estables de la selva (control). La información de estos últimos se deriva de registros periódicos que desde 1975 se vienen realizando en 6 sitios permanentes de observación, los cuales representan un área de selva sin signos de perturbación reciente (Pisero et al 1977).

Se analiza tanto el efecto conjunto de los 7 tratamientos de defoliación en los diferentes estados de desarrollo de las palmas, como los tratamientos de intensidad y los de edad de las hojas por separado. Para los análisis de crecimiento, los adultos mayores de 25 años se agruparon en 3 categorías, con edades promedio de 45, 65 y 85 años. Para este análisis la población experimental consta entonces de 6 categorías de edad: los infanti-

les con una edad promedio de 4 años, los juveniles de 12 años, los adultos prerenproductivos de 25 años y los adultos reproductivos de 45, 65 y 85 años.

3.1. Crecimiento.

Los análisis comparativos de crecimiento se basan en valores promedio para tres años de observación en los sitios estables. La categoría de infantiles de los individuos control y los datos de los individuos defoliados representan valores promedio de un año de observación.

3.1.1. Producción de hojas.

La producción foliar en palmas sujetas a defoliación y la producción de hojas en las palmas control de diferentes edades se muestran en la Figura 6. La correlación entre la producción de hojas y el log de la edad de las palmas tratadas es altamente significativa ($r = 0.97494$; $P < 0.005$), y se ajusta a una función logarítmica ($y = 0.09 + 0.58 \ln x$). El ajuste de los valores promedio de producción foliar en los individuos control a una función logarítmica ($y = 0.37 + 0.52 \ln x$), resultó ser igualmente significativo ($r = 0.97468$; $P < 0.005$).

Como se puede apreciar, la curva que describe la producción fo-



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

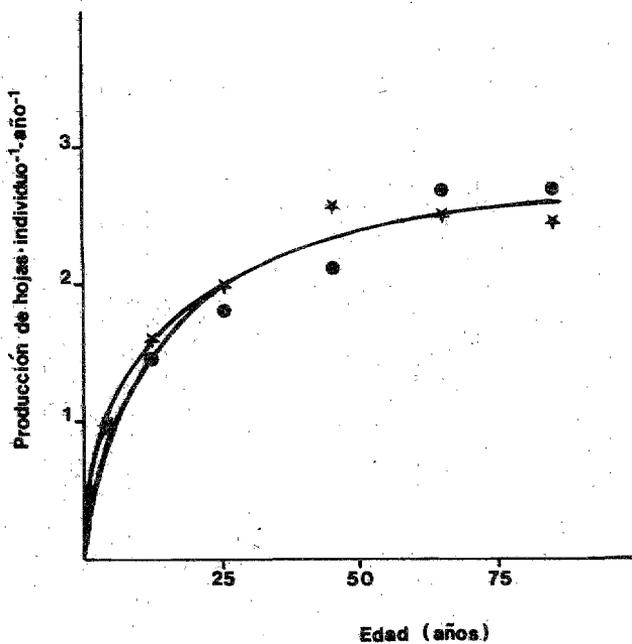


FIGURA 6.- Relación entre la producción foliar y la edad de los individuos de A. mexicanum sujetos a defoliación (*) y de los individuos en sitios estables de la selva (●).

liar de los individuos defoliados en relación con la edad, es extremadamente parecida a la curva de los individuos control. En ambos casos la producción foliar se incrementa con la edad de las palmas. Para cada edad, el par de valores promedio correspondientes a las palmas control y a las defoliadas se compararon entre sí mediante una prueba de "t" y no se encontraron diferencias significativas entre ambos. Estos resultados nos permiten asegurar que, al año de haber ocurrido la defoliación, las palmas tratadas producen el mismo número de hojas que las palmas control.

Al desglosar la curva que integra todos los tratamientos de defoliación en un grupo de intensidades y otro de edades de las hojas, se encuentra que el efecto separado de estos tratamientos no presenta, en general, diferencias significativas entre ellos para las diferentes edades. En otras palabras, ni la intensidad de la defoliación, ni la edad de las hojas defoliadas modifica la capacidad productiva de hojas en palmas de todas las edades. La única excepción a lo anterior parece ocurrir en la defoliación total, donde en las categorías de edad de 25 años, los individuos totalmente defoliados producen significativamente ($P < 0.05$) menos hojas ($1.4 \text{ hojas} \cdot \text{individuo}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$), que los controles de la correspondiente edad ($2.0 \text{ hojas} \cdot \text{individuo}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$).

¿Tendrá esto algo que ver con el curso de la reproducción? cuando es más alta la edad reproductiva?

3.1.2. Abscisión de hojas.

La Figura 7 muestra la relación entre la abscisión promedio de hojas y la edad. El ajuste de los valores promedio de abscisión para el lote control a una función logarítmica ($y = 0.34 + 0.71 \ln x$), es altamente significativo ($r = 0.96954$; $P < 0.005$), mientras que el ajuste de los valores promedio de abscisión para los individuos defoliados no resultó ser significativo ($r = 0.42426$; $P > 0.10$), para la misma función logarítmica ($y = 0.36 + 0.07 \ln x$). La comparación de los valores individuales de abscisión entre las condiciones de defoliación y de no defoliación, resultó ser altamente significativa ($P < 0.001$), para cada una de las edades analizadas.

El comportamiento de la abscisión en las palmas defoliadas es muy diferente al comportamiento de las control. Como se puede apreciar en la Figura 7, la abscisión se incrementa con la edad de los individuos control, pero no así para los individuos defoliados. En estos últimos, los valores de abscisión se mantienen siempre por debajo de uno. Los valores más pequeños se encuentran en las edades extremas, mientras que en las edades intermedias la abscisión es más o menos igual para todas las edades.

Al analizar por separado los efectos de la intensidad de la defoliación y la edad de las hojas defoliadas sobre la abscisión de

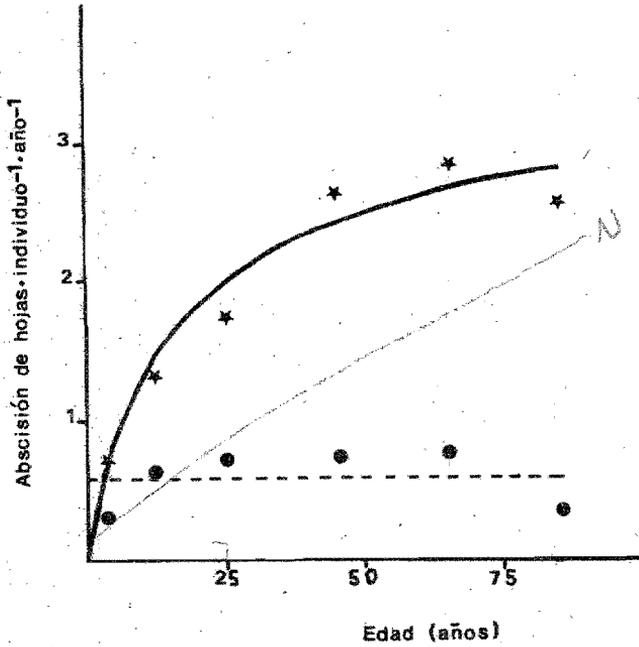


FIGURA 7.- Relación entre la abscisión foliar y la edad de los individuos de A. mexicanum sujetos a defoliación (●) y de individuos en sitios estables de la selva (★).

ya que $N = f(x)$

$N = \#$ hojas en la copa
 $x =$ edad de la palma

$\Rightarrow \frac{dN}{dx} = f'(x)$

hojas en palmas de diferentes edades, se observa que consistentemente bajo condiciones de defoliación total y de defoliación de las hojas más viejas, las palmas de todas las edades retienen, como es de esperarse, por más tiempo las hojas con las que quedan después de los tratamientos, en comparación con la defoliación parcial (1/3 y 2/3) y la defoliación de las porciones joven e intermedia (ver también Tablas 3 y 7).

3.1.3. Cambio neto de hojas.

La Figura 8 muestra el cambio neto de hojas en función de la edad de las palmas. El ajuste de los datos a una función lineal ($y = 0.58 + 0.02x$), dió una correlación altamente significativa ($r = 0.99654$; $P < 0.001$), entre estas dos variables para los individuos defoliados. El ajuste lineal para las palmas control ($y = 0.36 - 0.01x$), también resultó ser significativo ($r = 0.86354$; $P < 0.05$).

Lo interesante de esta figura es el comportamiento tan diferente de los individuos defoliados con respecto a los controles. En los primeros, el cambio neto de hojas aumenta linealmente con la edad, mientras que en los segundos el cambio neto disminuye linealmente con la edad hasta llegar a cero. En estos últimos además, el cambio neto tiene valores cercanos a cero o ligeramente negativos en los individuos más viejos, lo que sig-

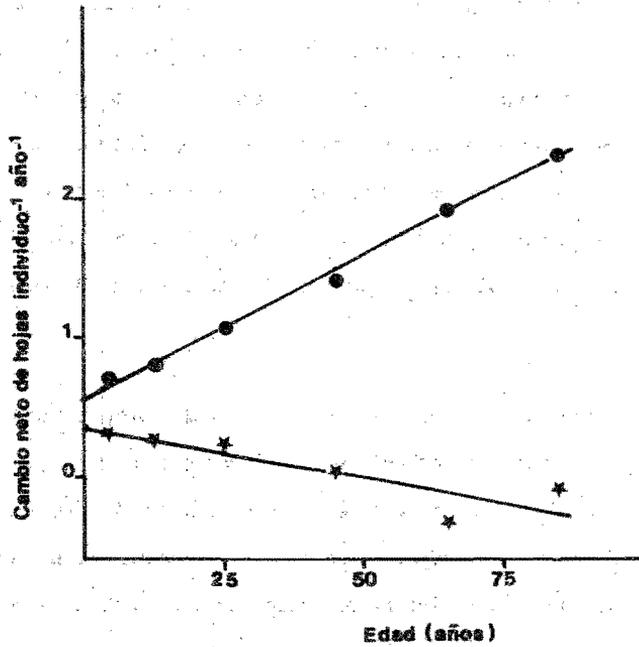


FIGURA 8.- Relación entre el cambio foliar neto y la edad de los individuos de *A. mexicanum* sujetos a defoliación (★) y de los individuos en sitios estables de la selva (●).

número de hojas remanentes en los individuos tratados y del número total de hojas en los individuos control, da una idea más precisa del efecto que el número de hojas que quedan en la copa tiene sobre la producción y abscisión de las hojas y, consecuentemente, en la ganancia o pérdida neta de hojas en la copa.

La Tabla 10 contiene las anteriores tasas para individuos de diferentes edades, los defoliados y los controles de los sitios estables. La tendencia de los individuos controles es la de tener una tasa de producción mayor en las plántulas (0.33 hojas por hoja), que se estabiliza en el resto de la vida de las palmas (entre 0.17 y 0.20). La misma tendencia se observa en los individuos defoliados, pero con valores que son aparentemente el doble: 0.67 hojas.hoja⁻¹ en las plántulas y entre 0.37 y 0.41 para las edades entre 12 y 85 años.

La tasa de abscisión de los individuos controles es también ligeramente mayor en las plántulas (0.23 hojas.hoja⁻¹), y luego tiende a estabilizarse en el resto de la vida de las palmas, entre 0.16 y 0.20. Aunque la tendencia en los individuos defoliados es semejante, la tasa de abscisión tiende a disminuir conforme la edad de los individuos se incrementa, hasta ser un 30% menor que los correspondientes controles.

Ambas tasas indican que la defoliación, en general, induce a una

TABLA 10.- Tasas de producción foliar (hojas producidas.hoja⁻¹.año⁻¹), de abscisión foliar (hojas caídas.hoja⁻¹.año⁻¹), y de cambio foliar neto (hojas producidas menos hojas caídas.hoja⁻¹.año⁻¹), en individuos en sitios estables y en individuos defoliados de A. mexicanum de diferentes edades.

Edad (años)	Tasa de producción		Tasa de abscisión		Tasa neta de cambio	
	Control	Defoliados	Control	Defoliados	Control	Defoliados
4	0.33	0.67	0.23	0.21	0.10	0.46
12	0.20	0.40	0.16	0.18	0.04	0.22
25	0.18	0.37	0.16	0.15	0.02	0.22
45	0.18	0.41	0.19	0.14	-0.01	0.27
65	0.18	0.41	0.20	0.12	-0.02	0.29
85	0.17	0.39	0.18	0.05	-0.01	0.34

compensación del tamaño de la copa en individuos de todas las edades, a través de mayor producción y menor abscisión de hojas. Esto es claro cuando se analiza la tasa neta de cambio en el número de hojas, cuyos valores se muestran en la Tabla 10 y en donde se puede apreciar que, por unidad de hoja, los individuos defoliados alcanzan valores considerablemente más altos.

Para evaluar en qué medida hay una compensación del tamaño de la copa en individuos defoliados, se analizó, para cada una de las edades, la proporción de aumento en el cambio foliar neto de las palmas tratadas (cociente entre la tasa de cambio foliar neto de las palmas defoliadas y la tasa de cambio foliar neto de las palmas control). La relación entre el cociente del cambio foliar neto y la edad de las palmas se muestra en la Figura 9, de donde se deduce claramente que el efecto de la defoliación, en cuanto al incremento del tamaño de la copa, se presenta en palmas de todas las edades y que el efecto es mayor a medida que la edad de las palmas es mayor.

Con el objeto de integrar toda la información concerniente al comportamiento vegetativo de A. mexicanum, hemos considerado conveniente dejar para esta última sección una discusión general de los resultados, tratando de dar una interpretación global de las respuestas de la palma a los efectos de la defolia-

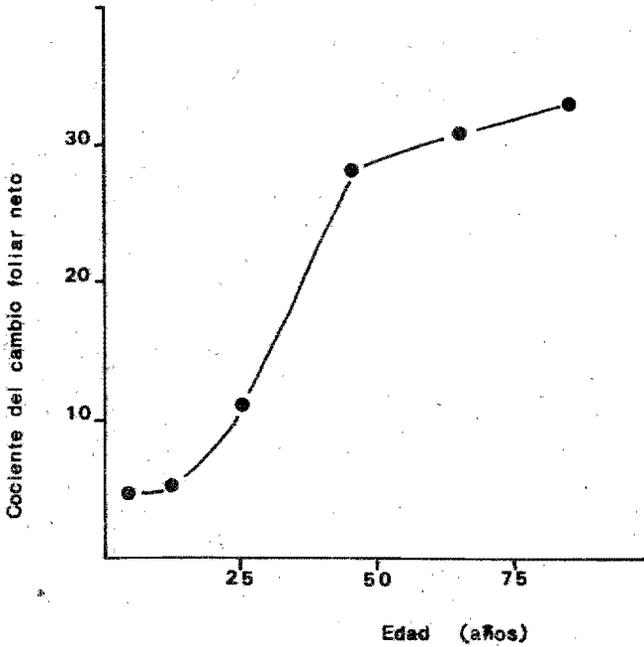


FIGURA 9.- Relación entre el cociente de cambio foliar neto promedio y la edad, para las diferentes categorías tratadas. Curva ajustada a ojo.

ción, tanto en lo que se refiere a los diferentes tratamientos, como al efecto conjunto de los tratamientos en relación con las palmas control.

Con respecto a la edad de las hojas, estudios reportados en la literatura muestran que bajo los efectos de la defoliación, la dirección de los productos fotosintéticos de una hoja, cambia hacia aquellas regiones de la planta que demandan mayor cantidad de asimilados necesarios para su crecimiento y reproducción (frutos, meristemas, raíces).

Alteraciones en el patrón de translocación de una hoja como respuesta a la defoliación, han sido reportados para especies como frijol soya (Thaine et al 1959; Thrower 1962); caña de azúcar (Hartt, Kortschak y Burr 1964) y tomate (Khan y Sagar 1969a).

La demanda de productos fotosintéticos se cubre, entonces, por cambios en la economía del carbono de la planta, a través de mo dificar el patrón de translocación e incrementar la exportación de productos fotosintéticos hacia los sitios de mayor demanda (Marshall y Sagar 1968).

Por otro lado, se reporta que la distribución de los productos fotosintéticos de una hoja dependen, además de los requerimientos de las regiones demandantes, de la proximidad de éstas a la hoja productora (Thaine et al 1959; Maggs 1964; Larson y

Gordon 1969). Sin embargo, en plantas de frijol soya, defoliadas en la parte superior (hojas jóvenes), se encontró que una hoja en posición inferior (hoja vieja) que normalmente exporta a raíz, incrementa su exportación al ápice (Thaine et al op cit.). Lo contrario ocurre con plantas de la misma especie defoliadas en la parte inferior. La hoja superior que normalmente exporta al ápice, lo sigue haciendo, pero exporta una mayor proporción a raíz (Thrower 1968).

Estos mismos resultados fueron confirmados por Hartt et al (1964) en caña de azúcar, quienes proponen que los cambios en el patrón de translocación de una hoja se deben a la competencia entre las hojas por verter sus productos hacia la corriente del tallo. Según estos autores, quitar las hojas superiores aparentemente libera flujos competitivos que le permiten a una hoja translocar más hacia la corriente del tallo que cuando esas hojas están presentes. Por otro lado, al quitar las hojas inferiores se refuerza la competencia de las hojas en la parte superior, lo que hace que una hoja mande una menor proporción al ápice y una mayor proporción a raíz.

Aunque no hemos estudiado el patrón de translocación en A. mexicanum, nuestros resultados parecen indicar que esto no ocurre. Por ejemplo, si liberáramos a la palma de flujos competitivos en la parte superior de la copa, esperaríamos encontrar que,

cuando defoliamos la porción joven, las hojas viejas mandaran una mayor proporción de sus productos al ápice, los cuales serían utilizados para la producción de nuevas estructuras foliares, mientras que, si defoliamos la porción vieja, lo que obtendríamos sería una disminución en la producción de hojas como resultado de una entrada menor de carbohidratos a la región apical.

Los resultados presentados en la Tabla 2 no concuerdan con lo que predice la teoría de Hartt et al (op.cit.). Primero, porque los valores de producción de hojas obtenidos al defoliar cualquier porción de la copa no difieren significativamente entre sí, sino que más bien, se observa una ligera tendencia a aumentar los valores conforme aumenta la edad de la porción defoliada y no a la inversa como lo sugiere la teoría. Por otra parte, cuando comparamos la producción foliar de las palmas control con la producción de hojas en los individuos defoliados de diferentes porciones de su copa (para todas las edades de las palmas), tampoco se encontraron diferencias significativas en los valores promedio de producción foliar entre individuos control e individuos defoliados.

Estas evidencias sugieren que, bajo condiciones de defoliación, las hojas en A. mexicanum, independientemente de su posición en el tallo y por lo tanto de su edad, pueden ser capaces de desviarse del patrón general de translocación, incrementando su ca

pacidad de exportación hacia la región apical para la producción de nuevas hojas.

Otro aspecto interesante que muestra el comportamiento vegetativo de la palma es la abscisión de hojas. En lo que respecta a la edad de la porción defoliada, mencionamos que la defoliación de las porciones joven e intermedia ocasionó que las palmas perdieran mayor número de hojas (Tabla 3). Si observamos nuevamente la Figura 5, estas plantas quedaron siempre con hojas viejas después de la defoliación. Igualmente, el hecho de encontrar una abscisión de hojas mayor en las palmas a las que les retiramos $1/3$ de su área foliar, nos hace pensar que, en parte, este comportamiento debe responder a que generalmente las palmas de este tratamiento quedan, después de la defoliación, con un mayor número de hojas viejas.

Esto parece sugerir que estas plantas se deshacen con mayor rapidez de las hojas más viejas, en comparación con las plantas defoliadas de la porción vieja y de las sujetas a defoliación de una mayor proporción de hojas. El hecho de que sean las hojas viejas las que más se pierden significa varias cosas.

Primero, con la renovación artificial de hojas que han acumulado minerales y sustancias nutritivas durante su vida, se reducen drásticamente las reservas de la planta. Bajo condiciones en

las que los nutrientes, agua y minerales se vuelven limitantes, se genera un sistema competitivo entre los diferentes órganos de la planta, con el resultado de que aquellos órganos más vigorosos son los que reciben los recursos de la planta, mientras que los más débiles para competir, generalmente se pierden (Addicott y Lyon 1973; Addicott 1978). Moss y Peaslee (1965) reportan que, en una planta con deficiencias de nutrientes, se crean gradientes de concentración de minerales y en consecuencia, gradientes fotosintéticos que favorecen a las hojas jóvenes. El envejecimiento de una hoja puede, por lo tanto, estar correlacionado con cambios en su nutrición mineral.

Segundo, la nutrición mineral de una hoja en expansión se logra a expensas de hojas existentes, generalmente seniles. Hopkinson (1964) menciona que en muy pocas situaciones, naturales o artificiales, los requerimientos minerales de una hoja en expansión provienen de la entrada de minerales desde una fuente externa. Por lo tanto, la deficiencia generalizada de recursos dentro de la planta, aunada a la rápida movilización de minerales y sustancias nutritivas desde una hoja dada, hace que se acelere el proceso de senilidad de esa hoja, con lo que se reduciría aún más su habilidad para competir con otras hojas por el recurso limitante. La disminución en los niveles de carbohidratos y de nitrógeno principalmente, hacen que se estimule

el proceso de abscisión (Addicott 1978).

Es evidente entonces, que el mecanismo más eficaz para una planta es desprenderse de hojas con tasas fotosintéticas relativamente menores pero de las cuales se pueden obtener sustancias nutritivas y sobre todo minerales. No es redituable retener una hoja energéticamente costosa que, para su propio mantenimiento y respiración, le consume a la planta recursos limitantes. Por el contrario, esa energía destinada a mantener esa hoja debe canalizarse hacia la producción de nuevas estructuras foliares.

Por otro lado, sabiendo que la actividad fotosintética de una hoja declina con la edad, es de esperarse entonces, que las hojas jóvenes e intermedias sean más eficientes en elaborar los productos requeridos para el crecimiento. Por lo tanto, no es fácil para la planta desprenderse de este tipo de hojas que le "garantizan" la producción de su alimento. Además, el tiempo de permanencia en la planta es mayor que el de las hojas más viejas, por lo que por períodos más prolongados de tiempo, la planta recibe de estas hojas la producción necesaria de asimilados para continuar su crecimiento. Este argumento se ve fuertemente reforzado por el hecho de que las palmas de todas las edades, defoliadas de la porción vieja, consistentemente retienen por más tiempo las hojas con las que quedan después de los tratamientos, en comparación con las palmas no defoliadas.

Por otro lado, es de esperarse que el ambiente lumínico que rodea a una planta individual deba favorecer más a las hojas jóvenes que se encuentran en la parte superior de la copa. En un ambiente como la selva de "Los Tuxtlas", es posible que ocurran cambios muy marcados en el microclima lumínico como los reportados por Yoda (1974) para una selva lluviosa de Malasia occidental. De acuerdo con los datos de este estudio, a una altura entre 4 a 6 m sobre el nivel del suelo, la intensidad luminosa decrece hasta un 1% y en el piso de la selva la iluminación relativa llega hasta 0.3%.

Como los individuos de A. mexicanum ocupan un espacio vertical similar en "Los Tuxtlas", es posible que la luz que reciben varíe aproximadamente entre 1% y 0.3% de la incidente sobre la selva. De la misma forma en un solo individuo, las hojas jóvenes situadas en la parte más alta de la copa seguramente tendrán un ambiente lumínico cuantitativa y cualitativamente más favorable que las hojas más viejas en la parte inferior de la copa, las cuales, además sufren el sombreado de las hojas más jóvenes de la misma copa.

Con base en lo anterior y a los resultados obtenidos, es de esperarse que las palmas defoliadas de la porción vieja restablezcan el tamaño de su copa en un período más corto de tiempo, a través de acumular mayor número de hojas (Tabla 4). Sin embar-

vilizadas lo suficientemente rápido, autoabasteciendo las necesidades propias de una raíz en crecimiento. La raíz y el tallo compiten, entonces, por el alimento producido por las primeras hojas (Hale y Weaver 1962). Es factible que algo similar pudiera ocurrir en A. mexicanum. Sabemos, por ejemplo, que un individuo promedio dedica durante su vida una mayor proporción de su biomasa seca en producir hojas que en producir raíz (Pifero 1978).

La drástica reducción de carbohidratos y minerales ocasiona una rápida movilización de éstos hacia el sitio de producción foliar. Al principio la movilización debe depender de las reservas de la planta, pero una vez producidas las hojas, la movilización dependerá en parte de las reservas de esta hoja. Si la planta extrae minerales y sustancias nutritivas de esa hoja, es posible que se acelere el proceso de envejecimiento de la misma y con él, se inicie su abscisión.

Nuestros resultados muestran que esto puede estar ocurriendo. La abscisión foliar se presentó, aunque con una frecuencia muy baja, en hojas recién producidas por las palmas totalmente defoliadas ($0.09 \text{ hojas caídas.individuo}^{-1}.\text{año}^{-1}$, ver Tabla 7). Incluso en las palmas defoliadas de una mayor proporción de hojas viejas (tratamiento 2/3 viejos), las cuales quedaron sólo con la porción más joven de la copa después de la defoliación,

Por otro lado, es de esperarse que el ambiente lumínico que rodea a una planta individual deba favorecer más a las hojas jóvenes que se encuentran en la parte superior de la copa. En un ambiente como la selva de "Los Tuxtlas", es posible que ocurran cambios muy marcados en el microclima lumínico como los reportados por Yoda (1974) para una selva lluviosa de Malasia occidental. De acuerdo con los datos de este estudio, a una altura entre 4 a 6 m sobre el nivel del suelo, la intensidad luminosa decrece hasta un 1% y en el piso de la selva la iluminación relativa llega hasta 0.3%.

Como los individuos de A. mexicanum ocupan un espacio vertical similar en "Los Tuxtlas", es posible que la luz que reciben varíe aproximadamente entre 1% y 0.3% de la incidente sobre la selva. De la misma forma en un solo individuo, las hojas jóvenes situadas en la parte más alta de la copa seguramente tendrán un ambiente lumínico cuantitativa y cualitativamente más favorable que las hojas más viejas en la parte inferior de la copa, las cuales, además sufren el sombreado de las hojas más jóvenes de la misma copa.

Con base en lo anterior y a los resultados obtenidos, es de esperarse que las palmas defoliadas de la porción vieja restablezcan el tamaño de su copa en un período más corto de tiempo, a través de acumular mayor número de hojas (Tabla 4). Sin embar-

go, si lo anterior es simplemente que la defoliación de las hojas más viejas causa una abscisión foliar artificialmente baja, y por lo tanto, se incrementa la longevidad individual de las hojas, es algo que solamente sabremos siguiendo el destino de las hojas marcadas en varios años más de observación.

Una situación que pudiera parecer similar se presenta en los individuos totalmente defoliados quienes, después de producir las primeras hojas, mantienen una abscisión particularmente baja, con el resultado de una acumulación mayor de hojas (Tabla 7). Aunque, en efecto, estas palmas ganaron más hojas al término de un año, es posible predecir que su comportamiento vegetativo se verá más afectado al transcurrir el tiempo, que el de las palmas parcialmente defoliadas.

El hecho de que estas palmas tengan la capacidad de seguir produciendo hojas quizás signifique que la región apical tiene una influencia mayor sobre los recursos almacenados en la planta que aquellos órganos más alejados, como por ejemplo, el sistema radicular. Maggs (1965) encontró que la defoliación en árboles de manzano reduce siempre la tasa de crecimiento de la raíz, incluso en ocasiones se encontraron reducciones en el peso seco del sistema radicular.

Bajo ciertas condiciones las reservas de la raíz no pueden ser mo

vilizadas lo suficientemente rápido, autoabasteciendo las necesidades propias de una raíz en crecimiento. La raíz y el tallo compiten, entonces, por el alimento producido por las primeras hojas (Hale y Weaver 1962). Es factible que algo similar pudiera ocurrir en A. mexicanum. Sabemos, por ejemplo, que un individuo promedio dedica durante su vida una mayor proporción de su biomasa seca en producir hojas que en producir raíz (Pifero 1978).

La drástica reducción de carbohidratos y minerales ocasiona una rápida movilización de éstos hacia el sitio de producción foliar. Al principio la movilización debe depender de las reservas de la planta, pero una vez producidas las hojas, la movilización dependerá en parte de las reservas de esta hoja. Si la planta extrae minerales y sustancias nutritivas de esa hoja, es posible que se acelere el proceso de envejecimiento de la misma y con él, se inicie su abscisión.

Nuestros resultados muestran que esto puede estar ocurriendo.

La abscisión foliar se presentó, aunque con una frecuencia muy baja, en hojas recién producidas por las palmas totalmente defoliadas (0.09 hojas caídas.individuo⁻¹.año⁻¹, ver Tabla 7).

Incluso en las palmas defoliadas de una mayor proporción de hojas viejas (tratamiento 2/3 viejos), las cuales quedaron sólo con la porción más joven de la copa después de la defoliación,

se aceleró el proceso de envejecimiento de estas hojas (0.18 hojas caídas.individuo⁻¹.año⁻¹).

La falta de minerales principalmente, provocará que el proceso llegue a repetirse. Hay que recordar que difícilmente las demandas de una hoja nueva se alcanzan por la absorción de minerales en la raíz, sino que más bien se logran por el reciclaje dentro de la planta (Hopkinson 1964).

El gasto energético de producción foliar debe repercutir cada vez más en el sistema radicular y consecuentemente, en el desarrollo integral del individuo. De esta manera, los desórdenes fisiológicos que pudieran presentarse, conducirían a que la planta perdiese habilidad competitiva, tanto de la parte aérea como de la subterránea, ocasionando que se incremente su riesgo de muerte. Piñero (conversación personal), ha encontrado que de cinco individuos muertos en los sitios permanentes de observación, 4 murieron a consecuencia de grandes pérdidas foliares provocadas por la caída de ramas. En el presente estudio 36% de los individuos totalmente defoliados murieron en un período de 3 años.

En lo que respecta al efecto conjunto de los tratamientos de defoliación sobre el crecimiento de las palmas, es interesante mencionar primero que hay mucha información acerca de los factores internos y externos que regulan el crecimiento de las plantas. Re

cientemente se ha propuesto que el grado de acumulación de productos asimilados en una hoja puede ser un factor interno que controla la tasa fotosintética de esa hoja (Humphries 1963; Neals e Incoll 1968). Se sugiere que en lugar de ser una relación unidireccional, donde la fotosíntesis controla el crecimiento, más bien es una inter-relación en la cual el crecimiento afecta la tasa fotosintética y viceversa. Esto significa que si la actividad de los sitios de crecimiento no es suficiente para consumir los fotosintetizados de una hoja, éstos se acumularán, resultando en una disminución en la tasa de asimilación de esa hoja.

Sin embargo, la tasa fotosintética de una hoja se puede incrementar por varias causas como, por ejemplo, la defoliación. Maggs (1964, 1965), ha mostrado que la tasa neta de asimilación en árboles de manzano parcialmente defoliados, es siempre mayor que la de los árboles no defoliados. Un resultado similar lo presentan Sweet y Wareing (1966), en plántulas de Pinus radiata. La tasa fotosintética de las hojas residuales en las plántulas defoliadas se incrementó ca 25% en comparación con la tasa fotosintética de las plantas control.

Aparentemente entonces, las hojas pueden funcionar por debajo del nivel fotosintético máximo de que son capaces y pueden estimularse a fotosintetizar más rápido cuando la planta pierde parte

de su área foliar (Maggs 1964, 1965; Sweet y Wareing 1966; Neals e Incoll 1968; Khan y Sagar 1969a).

La proposición anterior y la evidencia experimental en la literatura, parecen estar muy relacionadas con los resultados que obtuvimos acerca del crecimiento de Astrocaryum mexicanum.

Aunque desde luego no se midieron las tasas fotosintéticas de las hojas, los resultados del crecimiento tienen que ser un reflejo de la actividad fotosintética de ellas. Si analizamos la producción foliar, veremos que consistentemente las palmas tratadas producen el mismo número de hojas que las palmas control (Figura 6), independientemente de la calidad y cantidad de hojas que se quitan.

Estos resultados entonces apoyarían la hipótesis de que las hojas remanentes aumentaron su capacidad fotosintética y el resultado de ello se traduce en una mayor disponibilidad de carbohidratos para continuar produciendo hojas e igualar la producción de una palma no defoliada.

En cuanto a la abscisión se refiere, si analizamos la Figura 7, observamos que bajo condiciones normales ésta se incrementa con la edad, mientras que bajo condiciones de defoliación la abscisión se mantiene más o menos constante en todas las edades y siempre en un valor menor a una por año. En ambos casos, el re-

tener o desprenderse de sus hojas representa ventajas para la planta.

Addicott (1978) ha propuesto que la abscisión de hojas dañadas o seniles tiene como finalidad mantener un tipo de homeostasis dentro de la planta, de manera que todos sus órganos estén en balance metabólico unos con otros. Es probable que la luz como mencionamos antes, y los minerales disponibles sean los factores limitantes en el crecimiento de esta palma. Si es así, la planta requiere desprenderse de sus hojas, de las cuales recupera los minerales y sustancias nutritivas necesarias para la producción de hojas. De esta manera la planta crece y el beneficio que obtiene es colocar su aparato fotosintético a una altura mayor.

El hecho de encontrar una fuerte correlación ($r = 0.98489$, $P < 0.001$) entre la abscisión y la producción de hojas en los individuos no defoliados, sugiere que el crecimiento de A. mexicanum está determinado en gran medida por la abscisión de hojas como un mecanismo de recuperación de los nutrientes necesarios para construir una hoja.

Gill y Tomlinson (1971) reportan que durante períodos de rápido crecimiento en Rhizophora mangle, también hay una rápida pérdida de hojas, mientras que cuando el crecimiento es más

lento se retienen por más tiempo. Si observamos las Figuras 6 y 7, encontramos que a partir de los 25 años aumenta tanto la producción como la abscisión de hojas. A partir de esta edad entonces, la tasa de crecimiento en A. mexicanum se incrementa.

Como resultado de estos procesos (Figura 8), vemos que el cambio neto de hojas llega a valores negativos en los individuos de mayor edad. La mayor abscisión de hojas en individuos de esta edad se explica en parte por un abastecimiento limitado de nutrientes dentro de la planta. En general, los árboles maduros pierden más rápido sus hojas, mientras que los árboles jóvenes las conservan por más tiempo. Esto se atribuye en parte a que en los árboles jóvenes el abastecimiento de nitrógeno es más favorable (Addicott 1978).

Es posible que las plantas absorban un exceso de nutrientes durante las primeras etapas de su desarrollo, los cuales son redistribuidos conforme la planta crece. Hay evidencia de que en los cereales hasta el 90% del contenido total de nitrógeno y fósforo es absorbido antes de que la planta alcance el 25% de su peso seco total (Williams 1955, citado en Harper 1977). En plantas de hábito perenne consumir altas cantidades de minerales durante las primeras etapas de su vida y acumularlos en sus tejidos indudablemente representa una ventaja. Pero gran parte de esos elementos pueden perderse por lixiviación

(Kramer y Kozlowski 1960), particularmente en un ambiente como el de Los Tuxtlas, en donde la precipitación pluvial es tan alta.

El otro factor que puede explicar el porqué las palmas de más edad pierden más hojas, es la relación de la planta con la luz. A estas edades, las palmas han alcanzado una altura tal que les permite interceptar una mayor cantidad y calidad de luz, lo que induce a que éstas incrementen su tasa de crecimiento. Como el crecimiento implica producción de hojas y la producción de ellas determina la abscisión de las hojas viejas, entonces el mecanismo es desprenderse más rápido de las hojas menos funcionales. El individuo entonces mantiene un menor número de hojas, pero como las relaciones con la luz son más favorables, éstas probablemente operan a niveles superiores de eficiencia fotosintética.

Bajo condiciones de defoliación el mecanismo es a la inversa y las plantas retienen por más tiempo sus hojas (Figura 8). Primero, la planta requiere de toda su energía para el mantenimiento de su metabolismo básico y para continuar creciendo. Gran parte de esa energía se deriva de la producción de carbohidratos de las hojas que retiene. Sería un proceso muy costoso y muy arriesgado desprenderse de hojas funcionales que le proporcionan un beneficio.

Por otro lado, sabemos que las regiones en crecimiento de una planta (hojas, raíces, frutos, etc.), compiten entre sí por los productos de la fotosíntesis (Kramer y Kozlowski 1960; Addicott y Lyon 1973; Addicott 1978). Si las hojas remanentes son capaces de incrementar su capacidad fotosintética, entonces, al haber más recursos disponibles en la planta, se reduce la competencia entre los diferentes órganos, con el resultado de que se pueden seguir produciendo hojas. Por otro lado, vimos que las palmas defoliadas se desprenden con mayor rapidez de hojas seniles y poco funcionales. Esta capacidad de respuesta a la defoliación permite que las palmas mantengan una copa con hojas que, en su mayoría son jóvenes y por lo tanto, fotosintéticamente más activas. Además, estas hojas, por su edad, permanecen durante más tiempo en la palma, de ahí que la abscisión de hojas en un individuo defoliado sea significativamente menor que la abscisión de una palma no tratada.

Como consecuencia de prolongar la vida de una hoja, las palmas defoliadas ganan más hojas que una palma control (Figuras 8 y 9, Tabla 10). La mecánica entonces es producir hojas y conservarlas por más tiempo, de manera que el crecimiento sea más eficiente.

El hecho de que la ganancia de hojas y la tasa de cambio foliar neto sea mayor conforme avanza la edad de los individuos

significa que las palmas más viejas tienen una mayor capacidad de respuesta a la defoliación, probablemente por tener más recursos almacenados y por estar en estratos de la selva donde se cuenta con niveles energéticos mucho más favorables. Esto obviamente se realiza a un costo energético que puede ser alcanzable en los individuos que cuentan con más reservas y están en niveles de captación de energía más favorables. Dicho costo energético puede resultar en la muerte de los individuos más jóvenes, con menos reservas y donde las condiciones de captación de energía son menos favorables. Esto es precisamente lo que ocurre con los individuos defoliados y se discutirá en la sección 3.3. (Sobrevivencia).

La manera de responder ante dos situaciones diferentes, confirma la hipótesis de Addicott y Lyon (1973) en el sentido de que las plantas son capaces de percibir cambios en el ambiente, integrarlos y responder adecuadamente mediante la abscisión, o retrasarla cuando las condiciones sean desfavorables. Esto nos conduce a pensar que la regulación de la abscisión foliar podría ser una estrategia de valor adaptativo (Addicott 1978) en la sobrevivencia de Astrocaryum mexicanum.

3.2. Reproducción.

3.2.1. Probabilidad de reproducción.

La probabilidad de reproducción en los individuos mayores de 25 años para 1978 y 1979 se muestran en la Tabla 11. En esta tabla se presentan los valores obtenidos tanto para los individuos control como para las palmas defoliadas. Como se puede apreciar, en el período reproductivo inmediatamente después de la defoliación (1978), las probabilidades de reproducirse son muy semejantes, tanto para las palmas control como para las defoliadas.

Los valores se compararon por medio de la prueba de "t" con transformación arcoseno y no se encontraron diferencias significativas entre sí. Sin embargo, en el siguiente año reproductivo la comparación de los valores entre individuos mostró ser significativa mente diferente ($P < 0.001$). Puede entonces concluirse que la probabilidad de reproducirse es mayor en las palmas control que en aquéllas que perdieron superficie fotosintética.

3.2.2. Inflorescencias producidas por individuo reproductivo.

El promedio de las inflorescencias producidas por individuo reproductivo se muestran en la Tabla 12. Se presentan los valores promedio de inflorescencias producidas por los individuos control

TABLA 11.- Probabilidad de reproducirse en individuos defoliados y en individuos en sitios estables de A. mexicanum para 1978 y 1979. Los valores no unidos por una línea difieren significativamente entre sí (P < 0.01).

	Control	Defoliados
1978	0.51 (n = 267)	0.45 (n = 83)
1979	0.43 (n = 267)	0.20 (n = 83)

y para los defoliados durante dos años reproductivos. Como se puede apreciar, en 1978 un individuo promedio sometido a defoliación produce un número mayor de inflorescencias que una palma no tratada. La comparación estadística entre condiciones de defoliación y no defoliación muestra que ambos difieren significativamente entre sí ($P < 0.05$).

En 1979 los valores promedio de producción de inflorescencias son muy similares para ambas condiciones, siendo el valor de los individuos defoliados ligeramente menor que el de los no defoliados. A pesar de esta diferencia, los análisis estadísticos no detectaron diferencias significativas en la producción de inflorescencias entre un individuo defoliado y un individuo control.

3.2.3. Frutos producidos por individuo reproductivo.

La Tabla 13 muestra el número de frutos producidos por los individuos en sitios estables y por los individuos defoliados durante los dos años reproductivos observados. Se puede observar que en 1978 los valores de las palmas control y las tratadas son muy semejantes entre sí, mientras que en 1979, los valores obtenidos para los individuos defoliados son un poco menores que los obtenidos para los controles. Sin embargo, los resultados de los

TABLA 12.- Número de inflorescencias producidas por individuos sujetos a defoliación y por individuos en sitios estables de A. mexicanum, durante los años de 1978 y 1979. $\bar{x} \pm D.S.$ Los valores no unidos por una línea difieren significativamente entre sí ($P < 0.05$).

	Control	Defoliados
1978	$\overline{1.74 \pm 0.74}$ (n = 126)	$\overline{2.11 \pm 0.94}$ (n = 37)
1979	$\overline{1.52 \pm 0.63}$ (n = 100)	$\overline{1.47 \pm 0.72}$ (n = 17)

TABLA 13.- Número de frutos producidos por individuos sujetos a defoliación y por individuos en sitios estables de A. mexicanum, durante 1978 y 1979. $\bar{x} \pm$ D.S. Los valores unidos por una línea no difieren significativamente entre sí.

	Control	Defoliados
1978	37.47 ± 19.90 (n = 132)	35.22 ± 29.45 (n = 37)
1979	36.17 ± 30.91 (n = 117)	26.18 ± 23.45 (n = 17)

análisis estadísticos aplicados para comparar los valores promedio de frutos producidos por las palmas control y las defoliadas indican que no hay diferencias significativas entre ambos para los dos años analizados.

3.2.4. Eficiencia de gasto reproductivo.

Una palma reproductiva puede producir una inflorescencia en la que, después de la polinización, las flores, o bien se desarrollan en frutos vanos, o se abortan. Por supuesto esto debe representar alguna inversión energética para la palma que debe influir en su programa de asignación energética. Una manera indirecta de evaluar esta inversión es a través del número de frutos viables que se desarrollan por inflorescencia producida.

Dado que el tamaño de una inflorescencia es significativamente constante, independientemente de la edad de las palmas y del sitio donde éstas se encuentren (Pifero y Sarukhán 1981), se puede presumir que el costo de producir una inflorescencia es constante y por lo tanto, el número de frutos producidos es una medida de la eficiencia con la que el costo reproductivo (constante) se convierte en frutos. A este parámetro lo hemos denominado "eficiencia de gasto reproductivo", cuyos valores promedio para 1978 y 1979 se muestran en la Tabla 14.

TABLA 14.- "Eficiencia de gasto reproductivo" (Número de frutos producidos por inflorescencia), en individuos de A. mexicanum, durante 1978 y 1979. $\bar{x} \pm$ D.S. Los valores no unidos por una línea difieren significativamente entre sí ($P < 0.001$).

	Control	Defoliados
1978	21.33 ± 6.34 (n = 235)	16.71 ± 11.13 (n = 78)
1979	18.94 ± 6.70 (n = 154)	17.80 ± 13.02 (n = 25)

Como se puede apreciar, durante el primer período reproductivo la eficiencia fue menor en los individuos defoliados, mientras que durante el segundo período los valores para ambos son muy semejantes. Al hacer la comparación estadística entre la eficiencia promedio de una palma control y aquella de un individuo defoliado, encontramos que, para 1978, los valores difieren significativamente ($P < 0.001$), pero en 1979, las pruebas estadísticas no detectaron diferencias entre ambos.

Estos resultados apoyan fuertemente la idea de que el proceso reproductivo se determina con la formación de las yemas florales mucho antes de que se presente la floración en marzo-abril. Consecuentemente, si se reduce considerablemente el área foliar entre la iniciación del proceso reproductivo y la floración (como sucedió en 1978), dicho proceso continúa. Así parecen indicarlo los datos que presentamos en la Tabla 11, donde podemos observar que los individuos defoliados tuvieron la misma probabilidad de reproducirse que aquellos individuos que no se les defolió.

Como la probabilidad de reproducción está en función de que un individuo produzca o no inflorescencias y sabiendo que además este parámetro es susceptible a cambios temporales, pensamos que una medida de qué tanto pudo haber afectado la defoliación en este comportamiento, es el número de inflorescencias produ-

cidas por individuo reproductivo (Tabla 12). En las palmas defoliadas el número de inflorescencias producidas sobrepasó significativamente el número producido por los individuos en sitios estables. Este resultado es sorprendente porque (i) si la reproducción ya estaba iniciada al momento de la defoliación, es difícil pensar que la pérdida de área foliar estimulara el desarrollo de las yemas florales y (ii) observaciones durante 5 años del comportamiento reproductivo en A. mexicanum en 6 sitios permanentes de observación muestran que la producción de inflorescencias es independiente de las variaciones ambientales entre los sitios (Piñero y Sarukhán 1981).

Por otro lado, se tiene evidencia de que en sitios de la selva perturbados por la caída de árboles, donde quedan aberturas en el dosel, el comportamiento reproductivo de las palmas se modifica (Martínez, Sarukhán y Piñero, en preparación). La cantidad y calidad de luz que reciben las palmas determina en gran medida que los parámetros reproductivos (probabilidad de reproducción, número de inflorescencias por individuo reproductivo y número de frutos por individuo reproductivo), sean mayores en estos sitios en relación con sitios no perturbados o estables. En consecuencia, no se descarta la posibilidad de que puedan existir condiciones ambientales más favorables en el sitio de los individuos defoliados que determinen el comportamiento observado. Hay que mencionar que el sitio se seleccionó con base en características

florísticas y estructurales similares a la de los sitios estables, pero no se contó con un estudio previo para determinar que ambos sitios tuviesen las mismas condiciones ambientales (vg. luz).

El hecho de que no se haya registrado un incremento en el número de frutos, como en realidad ocurre en condiciones de mayor iluminación (Martínez, Sarukhán y Piñero en preparación), se puede deber al efecto de la defoliación que disminuye el número total de frutos como resultado de una disminución de la energía disponible, igualando entonces el número de frutos en estos sitios a la de los sitios estables, supuestamente más umbrios. En otras palabras, es probable que las condiciones ambientales del área de estudio del presente trabajo sean tales que propiciaron la producción de un número promedio mayor de frutos que en los sitios permanentes que sirvieron como control, pero los tratamientos de defoliación pudieron haber reducido esta mayor reproducción hasta un valor semejante al encontrado para los individuos controles.

Es de esperarse, como se observa en la Tabla 14, que si algunas inflorescencias no llegan a convertirse en frutos, el sistema opera por debajo del nivel óptimo de eficiencia. El hecho de que la eficiencia del gasto reproductivo de las palmas defoliadas sea significativamente menor en 1978 que aquél de las palmas

control, confirma que, una vez iniciado el desarrollo de las yemas florales, éstas continúan hasta convertirse en inflorescencias, pero si no hay suficiente energía para mantenerlas, el proceso no culmina en la producción de frutos. Es decir, individuos que habían iniciado el proceso reproductivo, al verse reducidos en sus recursos por la defoliación, abortaron las inflorescencias que estaban ya en el proceso de su formación. De esta manera continuará el proceso de desarrollo de tantas yemas florales como energía tenga el individuo para mantenerlas. Un evento como la defoliación puede, por lo tanto, cortar el suministro energético para continuar un proceso ya iniciado, volviendo el sistema inoperante o poco eficiente.

En 1979 la probabilidad de reproducción disminuyó significativamente respecto a la de 1978 en los individuos defoliados (Tabla 11). Si bien este parámetro también se redujo para los controles, la diferencia no fue significativa, no obstante que en estos últimos se han observado variaciones temporales significativas para otros años (Piñero y Sarukhán 1981). Esta observación muestra que la defoliación afectó la reproducción también en una escala temporal y que para iniciar la formación de yemas florales, se requiere de una concentración elevada de carbohidratos y de una cierta cantidad de área foliar para producirlos. Obviamente, no todos los individuos producen la misma energía, ni todos tienen la misma cantidad de recursos almacenados. Por lo

tanto, la reproducción de un individuo puede depender de: (i) la cantidad de área foliar y, (ii) de la eficiencia a la cual trabajan sus hojas. Si un individuo tiene una mayor proporción de hojas y además éstas son fotosintéticamente más activas, tendrá una probabilidad mayor de reproducirse que otro que tenga menos hojas y que además sean ineficientes.

Por otro lado, es claro que, a diferencia del año anterior en que el proceso reproductivo se había iniciado antes de la defoliación, en el segundo año la reproducción depende más de la energía disponible para iniciar o no el proceso. Según el nivel de energía que un individuo tenga, desarrollará yemas florales sólo en la medida que pueda mantenerlas, de manera que el sistema se vuelva eficiente. Así, se garantiza que si sólo tiene energía para producir una sola yema floral, hay la seguridad de que ésta seguirá el proceso de desarrollo normal hasta la producción de frutos, sin haber pérdidas energéticas. Es decir, sólo los individuos que "aseguran" tener los recursos necesarios para reproducirse con la máxima eficiencia (la de los controles), lo hacen.

Si observamos las Tablas 12 y 13, vemos que efectivamente esto fue lo que ocurrió, el número de inflorescencias y el número de frutos producidos por los individuos defoliados no difirió significativamente de los valores producidos por las palmas

control. Consecuentemente, la eficiencia del gasto reproductivo de los defoliados igualó a la eficiencia de una palma no defoliada (Tabla 14).

3.3. Sobrevivencia

3.3.1. Porcentaje de mortalidad

Los valores que se presentan en la Tabla 15 corresponden al porcentaje de mortalidad (número de individuos muertos del total de individuos en observación), obtenido para las palmas defoliadas en las cuatro categorías de edad, en un período que comprende 32 meses de observación. Como en las palmas control los registros corresponden a 36 meses, los valores para las palmas defoliadas se extrapolaron a este mismo período de tiempo.

Como se puede apreciar, tanto para las palmas control como para las defoliadas, la mortalidad es mayor en la categoría de infantiles (4 años) y va decreciendo a medida que aumenta la edad de los individuos. Dentro de esta tendencia, los individuos defoliados presentan, en todas las categorías de edad, porcentajes de mortalidad mayores que las palmas control.

Suponiendo que estos resultados se debieron a los efectos de la defoliación, se procedió a comparar, en cada categoría de edad,

TABLA 15 .- Porcentaje de mortalidad en individuos de diferentes edades de A. mexicanum sujetos a 3 intensidades de defoliación y el correspondiente porcentaje para las palmas control. Los valores en la columna de los defoliados representan los valores reales y los valores a la derecha, en paréntesis, representan los valores estimados (ver texto). Los valores no unidos por una línea difieren significativamente entre sí ($P < 0.05$).

EDAD (años)	Control	Defoliados
4	27% (n = 268)	38% (43%) (n = 61)
12	2% (n = 298)	11% (12%) (n = 83)
25	1% (n = 95)	8% (9%) (n = 85)
> 25	0.5% (n = 256)	1% (1%) (n = 83)

el porcentaje de mortalidad de los individuos defoliados con aquél de los controles mediante una prueba de "t" con transformación arco-seno. Los resultados de esta prueba muestran que para las categorías de 4, 12 y 25 años de edad, el porcentaje de mortalidad de los individuos defoliados es significativamente mayor ($P < 0.05$) que el porcentaje correspondiente a las palmas control. En la categoría de adultos mayores de 25 años, la prueba estadística aplicada para comparar ambos valores no detectó diferencias significativas.

Dado que los datos presentados hasta aquí muestran la mortalidad registrada en las palmas defoliadas (incluyendo para cada categoría de edad todos los tratamientos de defoliación aplicados), hemos considerado de interés hacer un análisis que nos permita evaluar en cuál intensidad de defoliación se registra la mayor mortalidad. Para ello, consideramos solamente el número de individuos muertos en cada categoría de edad para determinar el porcentaje de mortalidad bajo las tres intensidades de defoliación y bajo condiciones de no defoliación.

El procedimiento consistió primero en obtener la sumatoria de individuos muertos por categoría de edad. Del total de estos individuos se obtuvo la fracción (porcentaje) de muertos correspondiente a cada una de las tres intensidades de defoliación, así como la correspondiente a las palmas control. Cabe señalar que,

para hacer comparables los valores, éstos se estandarizaron al mismo tamaño de muestra.

Las diferentes proporciones de individuos muertos en cada categoría de edad se ilustran en la Figura 10. Como se puede apreciar en la categoría de 4 años de edad, la proporción de individuos muertos bajo condiciones naturales y bajo condiciones de defoliación parcial y total son muy similares, siendo la fracción correspondiente a no defoliación la menor y la fracción de individuos muertos por defoliación total la mayor. A medida que se incrementa la edad de los individuos, la mortalidad debida a defoliaciones parciales disminuye, mientras que la mortalidad a causa de la defoliación total aumenta considerablemente, hasta que, en la categoría de adultos mayores de 25 años, el 95% de la mortalidad es debida a defoliación total.

Todos los tratamientos en cada categoría de edad, incluyendo a las palmas control, se compararon entre sí mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Los resultados de este análisis estadístico muestran que, para todas las edades de las palmas, la defoliación total difiere significativamente ($P < 0.05$) de los otros tres grupos.

Estos resultados sugieren que, a cualquier edad de las palmas, la probabilidad de morir a causa de defoliación total es muy al-

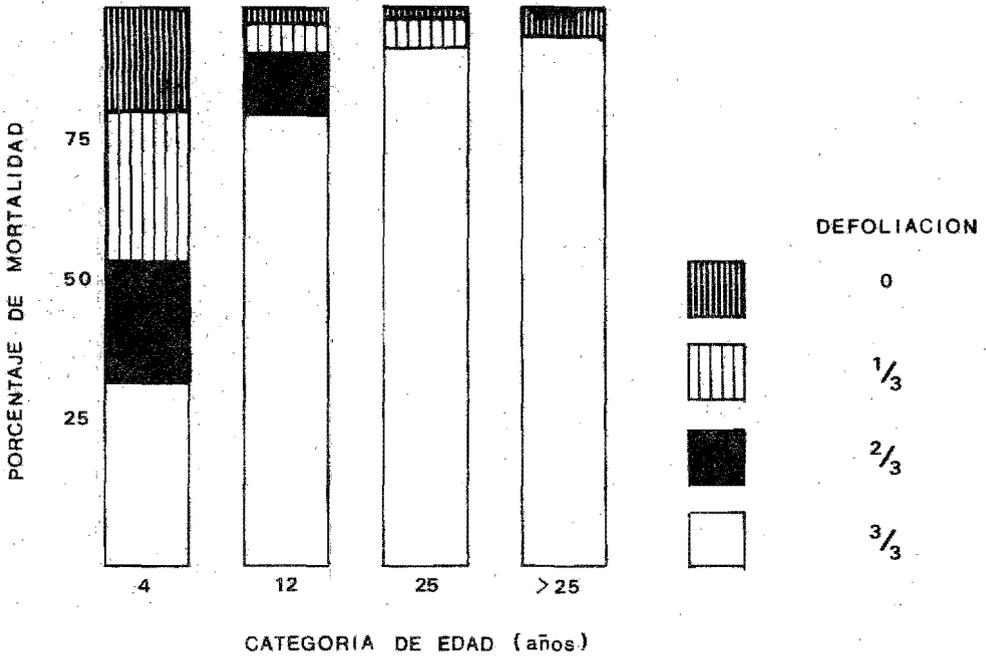


FIGURA 10.- Porcentajes de mortalidad para las tres intensidades de defoliación y para condiciones de no defoliación en las cuatro categorías de edad analizadas (ver texto).

ta. Si observamos nuevamente la Figura 10, encontramos que, en todas las categorías de edad, la mayor proporción de individuos muertos se concentra en el tratamiento de defoliación total, siendo el caso extremo la categoría de adultos mayores de 25 años. Aparentemente, en esta categoría, la única causa de muerte es que las palmas pierdan totalmente su follaje. A esta edad, los recursos almacenados por las palmas permiten que, bajo condiciones de defoliación parcial, la palma logra restablecer el tamaño de su copa y con él, continuar sus funciones de crecimiento y reproducción. Pero, bajo condiciones de defoliación total, la utilización de los recursos almacenados para la producción de estructuras foliares y/o reproductivas induce a un agotamiento de los recursos que conducen, con el tiempo, a la muerte de las palmas (ver apartado 3.1.3.).

Es de suponer, entonces, que el 5% de mortalidad registrada en los individuos adultos mayores de 25 años en los sitios estables es debida a defoliación total ocasionada por la caída de ramas que, además, causan daños en la yema apical, con lo que se anula el potencial de crecimiento futuro y por lo tanto, reproductivo de las palmas de A. mexicanum.

En la categoría de infantiles observamos que, aunque las palmas tiene altas probabilidades de morir por defoliación total, también encontramos que mueren (directa o indirectamente) a causa

de defoliaciones parciales. A esta edad, se conjugan una serie de factores que pueden ser los responsables de la muerte registrada. Primero, los individuos de esta categoría de edad cuentan con un área foliar no mayor de 3 hojas, lo que significa que, por ejemplo, perder una sola hoja representa el 33% de su área foliar total.

El hecho de perder área foliar no sólo implica perder el órgano de producción de carbohidratos, sino un órgano en el que se almacenan sustancias nutritivas y minerales. Esto, desde luego también es cierto para cualquier edad de las plantas, pero en individuos infantiles que aún no cuentan con sistemas de almacenaje de nutrientes bien desarrollados la pérdida de follaje debe representar una pérdida considerable de recursos. Esta situación quizás induzca a regresar al individuo a una edad fisiológica menor a la que se encontraba antes de la defoliación (Harper 1977). Por otro lado, la cantidad de luz que llega al piso de la selva donde se encuentran establecidos los infantiles, debe representar una fracción muy pequeña de la radiación total, razón por la cual, individuos de esta edad deben encontrarse en una situación de supresión lumínica. Si, además de estas características ambientales, los individuos pierden área foliar, los riesgos de muerte deben incrementarse considerablemente.

Los resultados que hemos presentado claramente demuestran que los infantiles son los más susceptibles de morir, tanto bajo condiciones naturales como bajo condiciones de defoliación. La curva de sobrevivencia para los individuos de A. mexicanum en sitios estables de la selva (Tipo III de Pearl 1928, citado en Krebs 1972), estimada por Sarukhán (1978), muestra una reducción en el número de individuos en los primeros estadios de vida de las palmas, debida principalmente a la depredación de frutos y a la mortalidad de infantiles.

De acuerdo con los datos que hemos presentado y a nuestras observaciones de campo, pensamos que, bajo condiciones naturales, una de las principales causas de mortalidad infantil en las palmas es debida a defoliaciones ocasionadas por la caída de partes vegetales (ramas, frutos, etc.), provenientes de árboles que se encuentran en estratos más altos de la selva. Resultados similares han sido reportados por Córdova (1978) en un estudio sobre dinámica de poblaciones de plántulas de Nectandra ambigens, quien encontró que los daños mecánicos ocasionados por la caída de partes vegetales, son uno de los factores de mortalidad en las plántulas de esta especie dominante del estrato superior de la selva de "Los Tuxtlas".

Connell (1970) ha demostrado que la mortalidad en árboles tropicales es mayor durante los primeros estadios de desarrollo de

las plantas que cuando éstos son más avanzados. Los porcentajes de mortalidad para los individuos en sitios estables y para los individuos defoliados de todas las edades (Tabla 15), indican que, también en A. mexicanum, los riesgos de muerte disminuyen a medida que los individuos tienen más edad. Esto se explica en parte porque, por un lado, al aumentar la edad de los individuos se incrementan los órganos de almacenamiento de recursos como tallos, hojas, raíces y, segundo, porque con la edad de los individuos las condiciones microclimáticas son más favorables al aumentar la altura de las palmas e interceptar éstas mayor cantidad de luz.

Por lo antes expuesto pensamos que aquellos individuos que se encuentren en condiciones lumínicas adecuadas y que tengan recursos almacenados y la habilidad para translocarlos hacia los sitios de producción foliar, tendrán mayor probabilidad de sobrevivir después de una defoliación parcial en el caso de los infantiles, y a una defoliación total, en el caso de las palmas de mayor edad, siempre y cuando otros factores no intervengan.

VI. CONCLUSIONES

1. Crecimiento.

a) El crecimiento de las palmas posterior a la defoliación es independiente de la edad de las hojas defoliadas, de la cantidad de área foliar removida y del estado de desarrollo en el que se encuentren las palmas al momento de la defoliación.

b) A pesar de que los tratamientos de defoliación de la porción vieja de la copa y de defoliación total ocasionan mayor acumulación de hojas en individuos de todas las edades, se sugiere que, mientras en los primeros se restablece el tamaño de su copa en un período más corto de tiempo, en los segundos se incrementa la probabilidad de morir.

c) La capacidad de respuesta a la defoliación, expresada como incremento en el tamaño de la copa, aumenta progresivamente con la edad de los individuos.

2. Reproducción.

a) La edad de la porción defoliada no modifica el comportamiento reproductivo de las palmas durante la primera reproducción (probabilidad de reproducción y producción de frutos), pero las palmas defoliadas operan por debajo de la máxima eficiencia de gasto reproductivo.

b) La defoliación total ocasiona que se anule el potencial reproductivo de las palmas que, a pesar de producir inflorescencias, éstas o no se desarrollan en frutos o éstos se abortan, en tanto que las defoliaciones parciales ocasionan una disminución en la fecundidad individual de las palmas durante el primer evento reproductivo.

c) Se sugiere que el primer año, el desarrollo del proceso reproductivo se había iniciado al momento de la defoliación y ésta no tuvo el efecto de detenerlo, con excepción de la defoliación total.

d) Los efectos de la defoliación se hicieron más aparentes durante el segundo período reproductivo, donde las palmas defoliadas de las porciones joven e intermedia producen significativamente menos frutos, aunque no se registró una reducción en la probabilidad de reproducción. Se sugiere que esta calidad de hojas contribuye más a la reproducción de las palmas.

e) Sólo individuos defoliados de 1/3 de su copa tuvieron una alta probabilidad de reproducirse el segundo año. En este período los individuos que produjeron inflorescencias continuaron el proceso hasta la formación de frutos, excepto los individuos totalmente defoliados. Se estima que pérdidas foliares mayores del 33% repercuten en el comportamiento reproductivo de las palmas.

f) La defoliación tuvo el efecto de reducir la probabilidad de reproducción de las palmas el segundo período reproductivo, pero el número de frutos y por lo tanto, la eficiencia del gasto reproductivo, igualan a la de los controles. Se sugiere que la reproducción el segundo año posterior a la defoliación, depende más de la energía para iniciar o no el proceso reproductivo, donde sólo se desarrollan inflorescencias que con mayor probabilidad se convertirán en infrutescencias, de manera que la eficiencia de gasto reproductivo sea máxima.

3. Sobrevivencia.

a) El porcentaje de mortalidad registrado en las palmas tratadas es una consecuencia del efecto producido por la defoliación en las categorías de 4, 12 y 25 años de edad.

b) La edad de las palmas es un factor determinante en la sobrevivencia de esta especie. El mayor porcentaje de mortalidad se registra en los infantiles, mortalidad que va disminuyendo con la edad de las palmas.

c) Del total de individuos muertos en las tres intensidades de defoliación, el mayor porcentaje de mortalidad se registró en el tratamiento de defoliación total. Se sugiere que, mientras defoliaciones parciales y totales pueden ocasionar la muerte de los

infantiles, a medida que avanza la edad de las palmas, la defoliación total se convierte en el principal factor de mortalidad. Aparentemente en los adultos mayores de 25 años la única causa de muerte es la defoliación total.

e) Se sugiere que una de las principales causas de mortalidad de esta especie bajo condiciones naturales, es debida a los efectos de daños mecánicos ocasionados por la caída de ramas y árboles.

VII. BIBLIOGRAFIA

- Addicott, F.T. 1978. Abscission strategies in the behavior of tropical trees. In: Tropical Trees as Living Systems. P. B. Tomlinson y M.Z. Zimmermann, eds. Cambridge University Press. Cambridge.
- Addicott, F.T. y J. L. Lyon. 1973. Physiological ecology of abscission. In: The shedding of plant parts. T. T. Kozłowski, ed. Academic Press, London.
- Allison, J.C.S. y D.J. Watson. 1966. The production and distribution of dry matter in maize after flowering. *Ann. Bot.* 30: 365-81.
- Bazzaz, F.A. y J.L. Harper. 1977. Demographic analysis of the growth of Linum usitatissimum. *New Phytol.* 78: 193-208.
- Belyea, R.M. 1952. Death and deterioration of Balsam Fir weakened by spruce budworm defoliation in Ontario. *J. Forest.* 50: 729-738.
- Brown, R.H., R.B. Cooper y R.E. Blaser. 1966. Effects of leaf age on efficiency. *Crop Sci.* 6: 206-209.
- Bruce, D. 1956. Effects of defoliation on growth of longleaf pine seedlings. *Forest Sci.* 2: 31-35.
- Carabias, J. 1979. Análisis de la vegetación de la Selva Alta Perrenifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálida húmeda de México. Tesis Profesional. Fac. de Ciencias. UNAM.

- Carlisle, A., A.H.F. Brown y E. J. White. 1966. Litterfall, leaf production and the effects of defoliation by Totrix viridana in a sessile oak (Quercus petraea) woodland. J. Ecol. 54: 65-85.
- Carlson, G.E. 1966. Growth of clover leaves after complete or partial leaf removal. Crop Sci. 6: 419-422.
- Churchill, G.B., H.H. John, D.P. Duncan y A.C. Hodson. 1964. Long-term effect of defoliation of Aspen by the forest tent caterpillar. Ecology 45: 630-633.
- Clapp Jr., J.G., D.S. Chamblee y H.D. Gross. 1965. Interrelationships between defoliation systems, morphological characteristics, and growth of "Coastal" Bermudagrass. Crop Sci. 5: 468-471.
- Collins, W.J. y Y Aitken. 1970. The effect of leaf removal on flowering time in subterranean clover. Aust. J. Agric. Res. 21: 893-903.
- Connell, J.H. 1970. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: P.J. den Boer y G.R. Gradwell eds. Dynamics of Populations Proc. Adv. Study Inst. Dynamics of Numbers in Populations. Oosterbeek, the Netherlands, 7-18 Sept. 1970. Centre for Agr. Publ. & Doc. Wageningen.
- Córdova, C., B. 1979. Efectos de la densidad, la distancia al árbol progenitor y la depredación en el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de Nectandra ambigens (Blake). Tesis profesional. Fac. de Ciencias. UNAM.

- Dade, E. 1966. Effects of clipping on red clover seed yields and seed-yield components. *Crop. Sci.* 6: 348-350.
- Davidson, J.L. y F.L. Milthorpe. 1966a. Leaf growth in Dactylis glomerata following defoliation. *Ann. Bot.* 30: 173-184.
- Davidson, J.L. y F.L. Milthorpe. 1966b. The effect of defoliation on the carbon balance in Dactylis glomerata. *Ann. Bot.* 30: 185-198.
- Davidson, J.L. y W. Birch. 1972. Effects of defoliation on growth and carbon dioxide exchange of subterranean clover swards. *Aust. J. Agric. Res.* 23: 981-993.
- Dickinson G., Jean, 1976. Non-parametric methods for quantitative analysis. Holt Reinhart & Winston.
- Doodson, J.K., J.G. Manners y A. Myers. 1964. The distribution pattern of ¹⁴carbon assimilated by the third leaf of wheat. *J. Exp. Bot.* 15: 96-103.
- Eaton, F.M. y D.R. Engle. 1954. Effects of shade and partial defoliation on carbohydrate levels and the growth fruiting and fiber properties of cotton plants. *Plant Physiol.* 29: 39-49.
- Feeny, P.P. y H. Bostock. 1968. Seasonal changes in the tannin content of oak leaves. *Phytochemistry* 7: 871-880.
- Flores, S. 1971. Estudio de la vegetación del cerro "El Vigía" de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz. Tesis Profesional. Fac. de Ciencias. UNAM.

- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Offset Larios, México, D.F.
- Graham, S.A. 1956. The larch sawfly in the Lake States. *Forest Sci.* 2: 132-160.
- Grant, S.A. y R.F. Hunter. 1966. The effects of frequency and season of clipping on the morphology, productivity and chemical composition of Calluna vulgaris (L.) Hull. *New Phytol.* 65: 125-133.
- Gill, A.M. y P.B. Tomlinson. 1971. Studies on the growth of red mangrove (Rhizophora mangle L.). 3. Phenology of the shoot. *Biotropica* 3: 109-124.
- Hale, Ch. R. y R.J. Weaver. 1962. The effect of developmental stage on direction of translocation of photosynthate in Vitis vinifera. *Hilgardia* 33: 89-131.
- Harper, J.L. 1967. The regulation of numbers and mass in plant populations. In: *Population Biology and Evolution*. R.C. Lewontin, eds. Syracuse University Press.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. London.
- Harper, J.L. 1978. The demography of plants with clonal growth. *Verh. Kon. Nederland. Akad. Wet., Afd. Nat.* 70: 27-48.
- Harper, J.L. y A.D. Ball. 1979. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. In: *Population dynamics*, 20th Symp. Brit. Ecol. Soc., ed. R.M. Anderson, B. D. Turner, L.R. Taylor. Oxford: Blackwell Sci. Publ.

- Harper, J.L. y J. White. 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 419-463.
- Harris, P. 1974. A possible explanation of plant yield increase following insect damage. Agro-Ecosystems 1: 219-225.
- Hartt, C.E., H.F. Kortschak y G.O. Burr. 1964. Effects of defoliation, deradication and darkening the blade upon translocation of C^{14} in sugarcane. Pl. Physiol. 39: 15-22.
- Ho, L.C. y A.F. Shaw. 1977. Carbon economy and translocation of ^{14}C in leaflets of the seventh leaf of tomato during leaf expansion. Ann. Bot. 41: 833-848.
- Ho, L.C. y A.F. Shaw. 1979. Net accumulation of minerals and water and the carbon budget in an expanding leaf of tomato. Ann. Bot. 43: 45-54.
- Hopkinson, J. 1964. Studies on the expansion of the leaf surface. IV. The carbon and phosphorus economy of a leaf. J. Ex. Bot. 15: 125-137.
- Humphries, E.C. 1963. Dependence of net assimilation rate on root growth of isolated leaves. Ann. Bot. 27: 175-183.
- Humphries, E.C. 1968. The effect of growth regulators, CCC and B9, on protein and total nitrogen of bean leaves (Phaseolus vulgaris) during development. Ann. Bot. 32: 497-507.
- Jameson, D.A. 1963. Responses of individual plants to harvesting. Bot. Rev. 29: 532-594.

- Jones, H., R.V. Martin y H.K. Porter. 1959. Translocation of ^{14}C in tobacco following assimilation of ^{14}C Dioxide by a single leaf. *Ann. Bot.* 23: 493-508.
- Joy, K.W. 1964. Translocation in sugar-beet. I. Assimilation of CO_2 and distribution of materials from leaves. *J. Exp. Bot.* 15: 485-494.
- Kays, S. y J.L. Harper. 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *J. Ecol.* 62: 97-105.
- Khan, A. y G.R. Sagar. 1969a. Alteration of the pattern of distribution of photosynthetic products in the tomato by manipulation of the plant. *Ann. Bot.* 33: 753-762.
- Khan, A. y G.R. Sagar. 1969b. Changing patterns of distribution of the products of photosynthesis in the tomato plant with respect to time and age of a leaf. *Ann. Bot.* 33: 763-779.
- Kozlowski, T.T. 1969. Tree physiology and forest pests. *J. Forest.* 67: 118-123.
- Kramer, P.J. y T.T. Kozlowski. 1960. Physiology of trees. McGraw-Hill. New York.
- Krebs, Ch. J. 1972. Ecology. Harper & Row Publ. New York.
- Kulman, H.M. 1965. Effects of artificial defoliation of pine on subsequent shoot and needle growth. *Forest Sci.* 11: 90-98.
- Kulman, H.M. 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. *A. Rev. Entom.* 16: 289-324.

- Langer, R.H.M. 1956. Growth and nutrition of timothy (Phleum pratense L.). I. The life history of individual tillers. Ann. Appl. Biol. 44: 166-187.
- Larson, P.R. y J.C. Gordon. 1969. Leaf development, photosynthesis, and ^{14}C distribution in Populus deltoides seedlings. Amer. J. Bot. 56: 1058-1066.
- Maggs, D.H. 1964. Groth rates in relation to assimilate supply and demand. I. Leaves and roots as limiting regions. J. Ex. Bot. 15: 574-583.
- Maggs, D.H. 1965. Growth rates in relation to assimilate supply and demand. II. The effect of particular leaves and growing regions in determining the dry matter distribution in young apple-trees. J. Exp. Bot. 16: 387-404.
- Marshall, C. y G.R. Sagar. 1965. The influence of defoliation on the distribution of assimilates in Lolium multiflorum Lam. Ann. Bot. 29: 385-370.
- Marshall, C. y G.R. Sagar. 1968. The distribution of assimilates in Lolium multiflorum Lam. following differential defoliation. Ann. Bot. 32: 715-719.
- Martínez, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis Profesional. Fac. de Ciencias. UNAM.
- Matheson, N.K. y J.M. Wheatley. 1962. Starch changes in developing and senescing tobacco leaves. Aust. J. Biol. Sci. 15: 445-458.
- Miranda, F. y E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Mex. 28: 29-179.

- Morris, C.L., W.J. Schroeder, K.A. Knox. 1964. Growth loss in short leaf and Virginia pines from sawfly defoliation. J. Forest. 62: 500-501.
- Moss, D.N. y D.E. Peaslee. 1965. Photosynthesis of maize leaves as affected by age and nutrient status. Crop Sci. 5: 280-1.
- Neals, T.F. y L.D. Incoll. 1968. The control of leaf photosynthesis rates by the level of assimilate concentration in the leaf: A review of the hypothesis. Bot. Rev. 34: 107-125.
- O'Neil, L.C. 1962. Some effects of artificial defoliation on the growth of jack pine (Pinus banksiana Lamb.). Can. J. Bot. 40: 273-280.
- Ong, C.K. y C. Marshall. 1979. The growth and survival of severely-shaded tillers in Lolium perenne L. Ann. Bot. 43: 147-155.
- Pianka, E.R. 1974. Evolutionary Ecology. Harper & Row Publ. New York.
- Piñero, D. 1979. El presupuesto energético y sus consecuencias demográficas en una palma tropical. Tesis M. en C. Fac. de Ciencias. UNAM.
- Piñero, D. y J. Sarukhán. 1981. The average reproductive behavior and its individual variability in a tropical palm. (Enviado para su publicación a J. of Ecol.).
- Piñero, D., J. Sarukhán y P. Alberdi. 1981. The cost of reproduction in a tropical palm. (Enviado para su publicación a J. of Ecol.).

- Piñero, D., J. Sarukhán y E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas. Astrocaryum mexicanum Liebm. 1. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. Mex. 37: 69-118.
- Redmond, D.R. 1959. Mortality of rootlets in balsam fir defoliated by the spruce budworm. Forest Sci. 5: 64-69.
- Rockwood, L.L. 1973. The effects of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. Ecology 54: 1363-1369.
- Sackston, W.E. 1959. Effects of artificial defoliation on sunflowers. Can. J. Plant Sci. 39: 108-118.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. In: Tropical trees as living systems. P.B. Tomlinson y M.H. Zimmermann (eds.). Cambridge University Press. Cambridge.
- Sarukhán, J. 1980. Demographic problems in tropical systems. In: Demography and evolution in plant populations. O.T. Solbrig (ed.). Botanical Monographs 15. Blackwell Scientific Publ. Oxford.
- Schuster, J.L. 1964. Root development of native plants under three grazing intensities. Ecology 45: 63-70.
- Sellek, K. (en preparación). Mineral movement at leaf death. Manuscrito no publicado.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1969. Biometry. Freeman. London.

- Soto, M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de "Los Tuxtlas", Ver. In: Regeneración de Selvas. A. Gómez-Pompa et al (eds.). CECSA. México.
- Staley, J.M. 1965. Decline and mortality of red and scarlet oaks. *Forest Sci.* 11: 2-17.
- Stickler, F.C. y A.W. Pauli. 1961. Leaf removal in grain sorghum. I. Effects of certain defoliation treatments on yield and components of yield. *Agron. J.* 53: 99-102.
- Stillwell, A. 1956. Pathological aspects of severe spruce budworm attack. *Forest Sci.* 2: 174-180.
- Sweet, G.B. y P.F. Wareing. 1966. Role of plant growth in regulating photosynthesis. *Nature* 210: 77-79.
- Thaine, R., S.L. Ovenden y J.S. Turner. 1959. Translocation of labelled assimilates in the soybean. *Aust. J. Biol. Sci.* 12: 349-372.
- Thomas, G.D., C.M. Ignoffo, K.D. Biever y D.B. Smith. 1974. Influence of defoliation and depodding on yield of soybeans. *J. Econ. Entomol.* 67: 683-685.
- Thomas, G.D., C.M. Ignoffo y D.B. Smith. 1976. Influence of defoliation and depodding on quality of soybeans. *J. Econ. Entomol.* 69: 737-740.
- Thorne, G.N. 1959. Photosynthesis of lamina and sheath of barley leaves. *Ann. Bot.* 23: 365-370.

- Thrower, S.T. 1962. Translocation of labelled assimilates in the soybean. II. The pattern of translocation in intact and defoliated plants. *Aust. J. Biol. Sci.* 15: 629-649.
- Todd, J.W. y L.W. Morgan. 1972. Effects of hand defoliation on yield and seed weight of soybeans. *J. Econ. Entomol.* 65: 567-570.
- Troughton, A. 1973. Mineral nutrition and the reaction of Lolium perenne to defoliation. *Plant and Soil* 38: 95-111.
- Turnispeed, S.G. 1972. Response of soybeans to foliage losses in South Carolina. *J. Econ. Entomol.* 65: 224-229.
- Vengris, J., E.R. Hill y D.L. Field. 1966. Clipping and re-growth of Barnyardgrass. *Crop Sci.* 6: 342-344.
- White, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 109-145.
- Yoda, K. 1974. Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia. *Jap. J. Ecol.* 24: 247-254.
- Zar, J. H. 1974. *Biostatistical analysis.* Prentice-Hall, Londres.