

24/123



**Universidad Nacional Autónoma de México**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**BIOLOGIA COMPARATIVA ENTRE INDIVIDUOS MASCULINOS  
Y FEMENINOS DE Chamaedorea tepejilote (Palmae).**

**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 :**

**Oyama Nakagawa Alberto Ken**

México, D. F.

Julio, 1984



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 está 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.

FE DE ERRATAS\*

pp.	línea	Dice	Debe decir
44	10	...tomado de Harper & Dirzo, 1982).	...tomado de Dirzo & Harper, 1982).
47	22	...en el aparato...	...en el apartado...
49	14	.. Carlquist (1966)	.. Carlquist (1966) <sup>3</sup>
49	18	.. Thomson (1880) y	.. Thomson (1880) <sup>3</sup> y
49	27	...en la Tabla 3.1,...	...en la Tabla 1.3,...
53	21	...en <u>Jacaratia dolieha-cela</u>	...en <u>Jacaratia dolichau-la</u>
122	5	...como unidades en este sitio...	...como unidades de muestreo á todos los individuos de <u>Ch. tepejilote</u> - presentes en este sitio...
132	33	...0 a 2.0m, 2.0 a 3.5m en adelante)	...0 á 2.0m, 2.0 a 3.5m y de 3.5m en adelante...
139	4	...de Kruskal Wallis (Tabla 6.2(b))...	...de Kruskal Wallis y una prueba de comparación múltiple no paramétrica (Tabla 6.2(b))...
140	8	(b). Análisis de varian-za no paramétrica (prueba de Kruskal Wallis) - para...	(b). Prueba de comparación múltiple no paramétrica - (Zar, 1974) para...
201	6	...y desde luego su evolución.	...y desde luego su mantenimiento en la naturaleza.

---

\* En la siguiente fe de erratas se incluyen únicamente las modificaciones de los errores que puedan causar confusión en la lectura del texto. No se incluyen correcciones de errores mecanográficos menores como omisiones de letras, de subrayados, etc.

## INDICE GENERAL.

Agradecimientos

Presentación

1

### I. Introducción General.

5

1. Los estudios poblacionales en el campo de la evolución,

5

2. La regulación natural de las poblaciones.

11

3. Características generales de la interacción herbívoro-planta y estudios de coevolución.

20

4. El dioicismo en plantas.

47

### II. Objetivos.

63

### III. Descripción del sitio y sistema de estudio.

66

### IV. Estructura de la comunidad y estructura poblacional de Chamaedorea tepejilote.

72

Introducción.

72

Materiales y Métodos.

76

Resultados.

80

Discusión.

111

### V. Atributos poblacionales de Calyptocephala marginipennis.

120

Introducción.

120

Materiales y Métodos.

122

Resultados y Discusión.

123

### VI. La interacción herbívoro-planta entre Calyptocephala marginipennis (Coleptera) y Chamaedorea tepejilote (Palmae).

128

Introducción.

128

Materiales y Métodos.

131

Resultados.

137

Discusión.

149

### VII. Estudios fisiológicos asociados a la herbivoría.

153

Introducción.

153

Materiales y Métodos.

161

Resultados

164

Discusión.

178

### VIII. Discusión General.

188

Bibliografía.

201

Apéndices.

218

## AGRADECIMIENTOS.

En este trabajo fueron muchas las personas que desinteresadamente y de distinta manera contribuyeron en la elaboración de la misma. A todos ellos mi más sincero agradecimiento.

A Rodolfo Dirzo por su valiosa asesoría en todas las etapas de este trabajo. Desde los mínimos detalles en la elaboración de los diseños experimentales hasta su colaboración en el arduo trabajo de campo y de análisis de datos. Además, de su constante respaldo ante cualquier eventualidad surgida a lo largo de estos dos años y medio de trabajo.

A Miguel Martínez, de quién siempre recibí consejos e ideas para mejorar este trabajo, a pesar de no estar involucrado directamente en este proyecto.

A Guillermo Ibarra, ya que gracias a su valiosa colaboración el capítulo IV de esta tesis llegó a feliz término.

A Betty Benrey y Susana Guzmán quienes en su corta estancia dentro del grupo de trabajo de "herbivoría" tuvieron una larga y paciente labor en el trabajo de campo.

A Francisco Espinoza, Rafael Díaz, Enrique Solís, Rocío Esteban, Clara Tinoco y Ana Mendoza por su contribución y asesoría en el análisis de metabolitos secundarios, bromatológico y fisiológico de las plantas.

A los compañeros y amigos Juan Nuñez, Oscar Chávez, Betty Benrey, Francisco Espinoza, Jorge Soberón. Luis Eguiarte y Steve Bullock por la valiosa revisión que hicieron del manuscrito final de este trabajo.

A los miembros del jurado, también amigos y compañeros, Daniel Piñero, Carlos Vazquez-Yanes, Laura Arriaga y Adolfo Olea por sus comentarios.

A mi hermano Eishu por sus gráficas y esquemas.

A Angelina Martínez y Ana Mendoza por todas las facilidades y "concesiones" otorgadas en el trabajo técnico y bibliográfico.

A Tere Medina por su rápida y eficiente labor mecanográfica.

A los compañeros trabajadores de la Estación de "Los Tuxtlas" por su compañía y apoyo.

Muy especialmente, a todos los compañeros del Laboratorio de Ecología del Instituto de Biología por todas las experiencias compartidas.

Finalmente y de una manera especial a Graciela.

## PRESENTACION.

El presente trabajo forma parte de un proyecto general diseñado para investigar patrones generales de herbivoría en una comunidad de Selva Alta Peremifolia, que pretende contribuir a esclarecer el papel de la depredación en la regulación natural de las poblaciones de árboles en comunidades naturales.

Este proyecto se viene realizando en el Laboratorio de Ecología del Departamento de Botánica del Instituto de Biología, UNAM, desde el año de 1980, bajo la dirección del Dr. Rodolfo Dirzo. Probablemente este sea uno de los primeros trabajos en el campo de las interacciones biológicas de la interfase herbívoro-planta que se realiza en México con este enfoque.

El interés de los estudios de interacción entre un herbívoro y una planta no sólo radica en detectar en sí la interacción, sino en analizar y descubrir los efectos que presente un componente sobre el otro y las posibles consecuencias demográficas y fisiológicas que resultan de la misma. Además de poder evaluar las evidencias obtenidas en la perspectiva de la historia evolutiva de la interacción.

En este contexto, el presente trabajo intitulado "Biología Comparativa entre Individuos Masculinos y Femeninos de Chamaedorea tepejilote (Palmae)" pretende experimentar y canalizar una forma de estudio de un sistema biológico con la intención de aportar evidencias en el estudio de la evolución de los

organismos, particularmente en el campo de la Ecología Evolutiva. A pesar de la posible especificidad de este trabajo, la inquietud es ejemplificar con un sistema natural los distintos componentes que están involucrados en la interacción entre un herbívoro y una planta.

El componente planta es una especie dioica (individuos masculinos y femeninos claramente diferenciados) y es evaluado como una expresión de un sistema polimórfico (dimórfico) sujeto a presiones selectivas como producto de diferentes demandas entre sexos. El componente animal Calyptocephala marginipennis (Chrysomelidae), un herbívoro específico de Ch. tepejilote, es investigado como una expresión de los múltiples elementos que están actuando como presiones selectivas sobre la sobrevivencia y fecundidad de la planta. Además, se analizan algunos aspectos involucrados en la interacción específica entre el herbívoro y la planta, y se exploran algunas consecuencias fisiológicas y demográficas como producto de esta interacción.

Considerando lo anterior, la presente tesis se encuentra organizada de la siguiente manera. En la introducción general se presentan los siguientes apartados. En primer lugar, una breve revisión sobre algunos trabajos que han aportado tanto información como metodologías en el estudio de la evolución. En concordancia con esto, se presenta en segundo lugar, un resumen de las teorías más generales acerca de la regulación natural de las poblaciones, que en gran medida son las contribuciones actuales de los conceptos de "lucha por la existencia" y "selección

natural" propuestos por los naturalistas del siglo pasado. En tercer lugar, se plantean las distintas ideas sobre las interacciones poblacionales entre herbívoros y plantas, desde las evidencias más ecológicas hasta los ejemplos más claros de coevolución, pasando por las distintas hipótesis y aproximaciones en el estudio de la interacción planta-insecto. Finalmente, se presenta una revisión acerca del dioicismo enfatizando los aspectos estructurales y señalando algunas ideas sobre su origen y evolución.

En un segundo capítulo, se detallan los principales objetivos que persigue la presente tesis.

En el tercer capítulo, se presenta la ubicación de los sitios de estudio y la descripción del sistema: Ch. tepejilote y C. marginipennis.

Para una mejor estructuración de los materiales y métodos, y los resultados de los distintos componentes estudiados, se presentan como capítulos separados siguiendo el orden de esta presentación. Es decir, el capítulo IV versará sobre las características del componente planta, analizando su ubicación e importancia dentro de la comunidad y las características poblacionales más sobresalientes. El capítulo V, comprende la determinación de algunos parámetros poblacionales del componente animal. En el capítulo VI, se describe la naturaleza de la interacción herbívoro-planta. En el capítulo VII, se discuten las consecuencias fisiológicas y demográficas relacionadas con la herbivoría. Estos cuatro últimos capítulos están precedidos de una

breve introducción y finalizan con una discusión parcial de cada tema, para que, finalmente, en el capítulo VIII se presenta una discusión general sobre las principales ideas involucradas en este trabajo.

## I. INTRODUCCION GENERAL,

### 1. LOS ESTUDIOS POBLACIONALES EN EL CAMPO DE LA EVOLUCION.

Actualmente, dentro de la biología, una de las teorías más aceptadas es la de la evolución de las especies a través de la selección natural y la adaptación propuesta por primera vez por Darwin y Wallace en el siglo pasado. La contribución central de esta teoría es que explica el mecanismo a través del cual los organismos han evolucionado y explica en gran medida la gran diversidad del mundo orgánico.

Sin embargo, una de las principales preocupaciones posteriores a este hecho, ha sido dilucidar con mayor detalle los mecanismos que regulan el comportamiento de las poblaciones y demostrar la existencia de la selección natural y la adaptación en la naturaleza.

Partiendo de la concepción darwiniana de la evolución, el razonamiento más simple de cómo evoluciona una población es el siguiente. Una población presenta una variación genética que se ve expresada bajo diferentes formas en diversos fenotipos. Estos, ante diversas presiones selectivas, responderán diferencialmente trayendo como consecuencia que sólo una parte de la población sobreviva y se reproduzca, dando lugar a una contribución diferencial de los genotipos en las siguientes generaciones. El proceso a través del cual se lleva adelante esta sobrevivencia y reproducción diferencial es lo que se conoce como selección natural y la representación diferencial de genotipos

como adecuación ("fitness").

Siguiendo este razonamiento, el problema a dilucidar es por un lado, conocer la variación genética de las poblaciones, y de ésta, ver cuál es importante para la adecuación individual. Por otro lado, es importante identificar las presiones selectivas que actúan en determinado momento en la regulación natural de las poblaciones.

A principios de siglo, los estudios de genética evolutiva que prevalecían eran los ensayos biológicos con Drosophila, que analizaban los efectos de mutaciones individuales sobre los fenotipos con el interés de discriminar el peso de cada variante. Como consecuencia de esto, se postula como modelo poblacional (modelo clásico) un conjunto de individuos homocigos para la mayoría de las características y eventualmente organismos mutantes heterocigos. Estos, podrían mantenerse en la población en la medida que contribuyeran a la adecuación individual y se fijaran posteriormente (Dobzhansky et al., 1977).

Al generalizarse el estudio de las poblaciones en condiciones naturales se detecta que la estructura de una población es mucho más variable y compleja, descartándose la idea de que existe un "tipo" o alelo normal en las poblaciones. Las frecuencias alélicas que prevalecen en la población son un arreglo de genotipos ("norma adaptativa") que presentan una adecuación para varios medios ambientes. Bajo esta hipótesis se supone que este arreglo de genotipos es mantenido en la población por mecanismos de selección natural como la selección disruptiva, la

selección dependiente de la frecuencia y la heterosis. Esto a lo que conduce es a la conformación de poblaciones polimórficas.

Uno de los ejemplos clásicos en el estudio de sistemas polimórficos en condiciones naturales es el caso del "melanismo industrial" en la especie Biston betularia (Kettlewell, 1961), donde formas oscuras de esta palomilla son menos depredadas en los bosques cercanos a las zonas industriales y las formas claras en los bosques alejados de las ciudades. En este caso, es claro el papel de la depredación como presión selectiva, y es claro también las distintas formas de color (polimorfismo) como un mecanismo de "escape" (mimetismo) a esta presión selectiva.

En 1964, Ford publica un libro intitulado "Ecological Genetics" en el que busca sintetizar los avances desarrollados en la primera mitad de este siglo en el campo de la evolución y a su vez propone una nueva metodología para el estudio de la misma. Un primer punto que enfatiza es la necesidad de combinar estudios genéticos experimentales en el laboratorio con observaciones directas de poblaciones naturales. Asimismo, propone como sistemas de estudio situaciones que, presentándose en la naturaleza, puedan desarrollarse lo suficientemente rápido y que puedan estar sujetas a observación y manipulación adecuadamente. Sugiere que hay tres posibles situaciones con estas características: 1) Cuando existen fluctuaciones numéricas marcadas que afecten comunidades aisladas; 2) Cuando caracteres poligénicos son estudiados tanto en poblaciones que habitan áreas ecológica-

mente distintas y aisladas, como poblaciones no aisladas pero sujetas a presiones selectivas fuertes; y 3) en todos los tipos de polimorfismos genéticos.

A diferencia de los estudios clásicos de genética evolutiva, el objeto de estudio que se toma aquí es el de los lepidópteros fundamentalmente. Es interesante hacer notar que el contemplar este grupo de organismos, en lugar de bacterias o Drosophila, contribuyó a desarrollar nuevas metodologías en el análisis experimental. Podemos mencionar el método de muestreo de "captura-marcaje-recaptura" y métodos estadísticos aplicados a la biología (como por ejemplo el análisis de varianza) propuestos por Fisher en los años '30 como dos aspectos importantes que recoge y combina la genética ecológica.

De las situaciones mencionadas es importante señalar el interés por analizar, en condiciones naturales, una población cuya genética sea conocida y que fenotípicamente exprese diversas adaptaciones morfológicas y que pueda analizarse ecológicamente.

Para el caso particular de esta tesis, especial interés merece el tercer tipo de sistemas de estudio, el de los polimorfismos genéticos. El mismo Ford (op. cit.) define estos sistemas como la presencia de dos o más morfos discontinuos de una especie, en una misma localidad, en tales proporciones que la forma más rara no pueda mantenerse por mutaciones recurrentes. Con esta definición se excluyen las razas geográficas y los caracteres determinados por poligenes.

La mayoría de los polimorfismos genéticos son balanceados, siendo los morfos mantenidos en la naturaleza por ventajas y desventajas adaptativas en un nivel determinado por la fuerza relativa de las presiones selectivas opuestas a las cuales están sujetas. Ésto asegura una diversidad permanente. La existencia de los dos sexos en una especie, como podría ser el caso del dioicismo en plantas, suministra el ejemplo más universal de polimorfismo, aparentemente balanceado. Otros ejemplos universales de polimorfismos genéticos son el de la heterostilia en las plantas (Stebbins, 1966), el del mimetismo batesiano (Ford, 1964), el de la anemia falciforme (Dobzhansky et al., 1977), etc.

Watson & Crick (1953) al publicar su trabajo sobre la transferencia de información de ADN y ARN a proteínas, transforma radicalmente muchas de las concepciones e ideas que prevalecían hasta ese momento en la biología. Este trabajo dió un impulso muy importante a la investigación en diversas áreas de la biología. Para el caso de la evolución de las poblaciones naturales, la contribución de Watson & Crick, influyó de manera determinante en dos aspectos. En primer lugar, se empezó a gestar una nueva idea de la evolución a nivel molecular con la teoría que conocemos como "la teoría neutra de la evolución molecular" (Kimura, 1979). En segundo lugar, se empieza a analizar la variabilidad genética de las poblaciones naturales por las variantes enzimáticas que se presentan en diversas proteínas como un reflejo de variantes a nivel molecular de los genes. Aún más, se busca correlacionar estas variantes (isoenzimas) con posibles adapta-

ciones fisiológicas de los organismos a diferentes condiciones. Este análisis se lleva adelante a dos niveles, a nivel de loci individuales y de loci múltiples. Cabe destacar que este tipo de estudios es una continuación de las ideas expuestas por Ford (1964) sobre los polimorfismos genéticos.

Según Johnson (1979) algunos de los ejemplos sobre polimorfismos en loci individuales son: 1) el trabajo de Day et al., (1975, en Johnson, op.cit.) sobre el polimorfismo de la deshidrogenasa alcohólica en Drosophila como una adaptación aparente a niveles tóxicos de alcohol en la fermentación de la fruta; ii) el de Merrit (1972, en Johnson, op.cit.) sobre el polimorfismo en la deshidrogenasa láctica en peces como una adaptación a los niveles redox fisiológicos para cambios de temperatura; iii) el del mismo Johnson (1976, en Johnson, op.cit.) sobre el polimorfismo en la deshidrogenasa del alfa glicerofosfato en insectos como una adaptación a los niveles redox del músculo del vuelo a cambios en la temperatura; iv) el de Ingram et al., (1975, en Johnson, op.cit.) sobre el polimorfismo de la hemoglobina y de la deshidrogenasa 6-fosfato que contiene resistencia a los parásitos de la malaria y v) el de Kohen (1977, en Johnson, op.cit.) sobre la leucino-amino-peptidasa en mejillones marinos como una adaptación aparente al balance iónico al "stress" salino.

Para el caso del loci múltiples, también señalado por Johnson (1979), existen pocos trabajos sobre poblaciones naturales. Un ejemplo es el de él mismo (Johnson, 1977)

sobre poblaciones naturales de mariposas de la especie Colias meadii en el que se analizaron 14 loci, detectándose que ciertos alelos en diferentes loci presentaban una mayor frecuencia en ciertas localidades, sugiriéndose con esto evidencias de respuestas diferenciales de los organismos a diferentes presiones selectivas.

De lo anterior podemos notar que la elección de los sistemas de estudio y el desarrollo de metodologías adecuadas han jugado un papel importante en el estudio de la evolución. Para el caso del presente trabajo, y retomando las ideas de Ford (1964), cabe destacar que el diocismo en plantas puede ser un sistema de estudio idóneo en este campo.

Por otra parte, un elemento esencial para explicar la evolución de las poblaciones es entender aquellos factores que influyen en la regulación natural de las poblaciones. En el siguiente apartado se discuten algunas ideas sobre esta temática y se enfatizará el papel de los herbívoros en esta regulación. Este, es precisamente el otro punto involucrado en el sistema de estudio (herbivoría-planta) de este trabajo.

## 2. LA REGULACION NATURAL DE LAS POBLACIONES.

Bajo este concepto, regulación natural de las poblaciones, es donde confluyen diversos trabajos que intentan explicar los mecanismos que determinan el número y calidad de los individuos que conforman una población en un momento determinado. Igualmente, bajo este concepto se engloban dos de los elementos

centrales de la teoría darwiniana, lo que Darwin denominó "lucha por la existencia" y "selección natural". La siguiente cita tomada del "origen de las especies" (Darwin, 1859) nos puede ilustrar la naturaleza de este problema:

"Para cada especie probablemente entran en juego muchos obstáculos diferentes, obrando en distintos períodos de la vida y durante diferentes estaciones o años, siendo por lo general un obstáculo, ..., pero concurriendo todos a determinar el promedio de individuos y aún la existencia de las especies en algunos casos puede demostrarse que obstáculos muy diversos actúan sobre la misma en diferentes regiones..." (p. 85).

De este párrafo y de la lectura del capítulo III del "origen de las especies" podemos señalar dos problemas involucrados en el estudio de la regulación natural de las poblaciones. Uno es el referente a los factores que delimitan el crecimiento de una población en una localidad, y otro es explicar por qué una población varía en número de una región a otra.

Desde principios de siglo, se han propuesto diferentes hipótesis sobre los mecanismos (o los obstáculos según Darwin) que determinan el tamaño de una población conformándose "escuelas" dependiendo del énfasis a determinados factores.

Howard & Fiske (1911 en Krebs, 1978) y Nicholson (1957) se les considera como los primeros exponentes de la llamada "escuela biótica" de regulación natural. Estos autores enfatizaron que los factores biológicos como la depredación, el parasitismo y la competencia mantenían el "balance natural" de las poblaciones. Por su parte Bodenheimer (1928 en Krebs, op.cit.) y Uvarov (1931 en Krebs, op.cit.) señalaron que el elemento principal que

actúa en la regulación es un factor físico o climático. Utilizaron como argumentos estudios fisiológicos del efecto de la temperatura sobre la tasa de desarrollo de los organismos. Smith (1935 en Huffaker et al., 1971) estableció la distinción entre factores dependientes de la densidad (factores biológicos) y los factores independientes de la densidad (factores climáticos), señalando que únicamente los primeros actúan en la regulación natural de las poblaciones, aunque puntualizó que en algunas ocasiones el clima puede jugar un papel importante en dependencia de la densidad.

Otra forma de ver el problema de la regulación es analizando la variación individual de los organismos que conforman una población ("escuela autorreguladora"). Algunas de las ideas que recoge esta escuela son: i) el planteamiento de la acción de la selección natural sobre la variación genética de las poblaciones y como resultado de esto, la sobrevivencia diferencial de los organismos y por tanto regulación natural (Ford, 1931 en Ford, 1964); ii) el considerar pautas de comportamiento como el establecimiento de territorios para garantizar el suministro de alimento y sujetos a una selección de grupo (Wynne-Edwards, 1964); iii) una regulación a nivel del sistema endocrino que influye sobre la reproducción como una respuesta al efecto de la densidad (Christian, 1971 en Krebs, 1978).

Por su parte, Andrewartha & Birch (1954) consideran que son cuatro los componentes (el clima, el alimento, el hábitat y otros animales) que determinan la distribución y abundancia de los organismos.

Como podemos observar y como bien señala Krebs (1978), las teorías de regulación natural de las poblaciones no son mutuamente excluyentes sino que se sobreponen y una síntesis de varios puntos de vista puede ser más útil al tratar de explicar problemas prácticos. Igualmente, la regulación natural es una de las áreas críticas de la ecología teórica debido al papel central que juega en varias cuestiones de la ecología de las comunidades y por sus consecuencias prácticas.

Por otro lado es evidente que el problema de la regulación, toca directamente los aspectos demográficos que caracterizan a las poblaciones.

### 2.1. Demografía y Regulación Natural.

Experimentalmente la influencia de los factores dependientes e independientes de la densidad sobre la dinámica de las poblaciones de plantas ha sido bien estudiada (ver Harper, 1977). En términos de la regulación, ésta solamente se puede llevar a cabo por procesos dependientes de la densidad, aunque la abundancia relativa final de una población estará determinada por los efectos combinados de todos los factores y procesos que inciden sobre la misma. Esto conduce a diferenciar entre factores que determinan la mortalidad total, factores que son importantes en la determinación de las fluctuaciones en la tasa de mortalidad y factores que son importantes en la regulación natural de las poblaciones (Begon & Mortimer, 1981).

Silvertown (1982) menciona que existen dos métodos experimentales en el estudio de la regulación de plantas. El primero, basado en experimentos de competencia llamados de adición o sustracción, en los que a través de agregar o quitar individuos en diferentes estadios del ciclo de vida, se pueden observar los efectos que conllevan en los siguientes estadios. Otro método, basado en el estudio de la dinámica poblacional de insectos, es considerar tablas de vida tomadas para generaciones discretas por varios años, sobre las cuales se puede calcular el "factor  $k$ " ( $\log N_x - \log N_{x-1}$ ) o "factor clave" que refleja la intensidad de mortalidad para cada momento del ciclo de vida del organismo en función del tiempo.

En el estudio de las poblaciones de plantas se ha utilizado el término de "auto-aclareo" ("self-thinning") para la mortalidad dependiente de la densidad. Bajo este concepto, se han elaborado trabajos experimentales donde se han relacionado el tamaño poblacional (densidad) con la tasa de crecimiento individual bajo diferentes condiciones (de nutrientes, de calidad de suelo, de intensidad luminosa); estos estudios han conformado la llamada "ley de la potencia de los  $-3/2$ " como una relación de auto aclareo (Yoda et al., 1963), en la que el logaritmo de la densidad de una población y el logaritmo del tamaño poblacional individual están relacionados por una línea con pendiente de  $-3/2$ . Tal relación se ha observado en monocultivos de más de 100 especies, desde hierbas efímeras hasta árboles longevos (White, 1980). Bazzaz & Harper (1976) han extendido esta relación a situaciones de dos especies y Dirzo & Harper (1980) han demostrado el ajuste

a la ley de los  $-3/2$  en poblaciones sujetas al ataque de herbívoros, éstos produjeron el ajuste ya sea afectando la densidad poblacional o el tamaño individual.

## 2.2. El papel de los herbívoros como reguladores de las poblaciones de plantas.

El papel de regulador de los herbívoros ha sido ejemplificado a través del control biológico de malezas (cuando éstas se reproducen de tal forma que se vuelven una plaga). Dos de los ejemplos más citados en la literatura, son el control biológico por un insecto, Cactoblastis cactorum, sobre especies Opuntia que ocupaban aproximadamente  $242.8 \times 10^6 \text{ m}^2$  en Australia, y el control de la maleza Hypericum perforatum en el oeste de Estados Unidos por parte de un coleóptero Chrysolina quadrigemina (Huffaker et al., 1971; DeBach, 1974).

El interés del control biológico radica en establecer una limitación al crecimiento poblacional de una especie, en este caso las malezas, manteniendo su densidad por debajo de un umbral que no ocasione perjuicios. Biológicamente esta regulación (control) debe de ser de tal forma que influya sobre la habilidad competitiva y/o sobre la capacidad reproductiva de la especie y no necesariamente determinando directamente la mortalidad de las plantas. Un ejemplo que puede ilustrar ésto, es el caso de Procecidochares utilis, insecto llevado de Hawaii a Estados Unidos para el control de Eupatorium adenophorum (Andres & Goeden, 1971). El insecto forma agallas en los tallos de la planta reduciendo

con ésto el crecimiento del mismo y la producción del follaje en tal magnitud que la planta pierde gran parte de su habilidad competitiva.

El efecto de la regulación debe influir también en el momento adecuado sobre el ciclo de vida de la planta para que disminuya sus posibilidades de sobrevivencia. El mismo ejemplo de Ch. quadrigemina e H. perforatum nos puede ilustrar ésto. Las larvas y los adultos del insecto se alimentan de las hojas basales de la planta e influyen en el sistema de absorción de las raíces. El período de alimentación de este insecto se lleva a cabo durante los meses húmedos, de tal forma que la planta no puede mantener una eficiencia hídrica adecuada que le permita retener la humedad durante las épocas secas del año.

Existen ejemplos de control biológico donde los resultados no son tan sorprendentes e inmediatos, lo que de alguna manera refleja la complejidad del problema de la regulación natural de las poblaciones. Un caso interesante es el control de la maleza Lantana camara en Hawaii que fue introducida en el siglo pasado como una planta ornamental, pero que actualmente ocupa  $1.79 \times 10^6 \text{ m}^2$ , convirtiéndose en un problema. Para el control de esta maleza inicialmente se introdujo un insecto folívoro Teleonemia scrupulosa, pero se observó que solamente controlaba las poblaciones de la planta durante una época del año (en verano) permitiendo su recuperación en los meses posteriores. En 1952 se introdujeron tres especies de lepidópteros folívoros (Catabaena esula, Syngamia haemorrhoidalis e Hypena strigata) con diferentes

hábitos (diurnos y nocturnos). Este complejo de cuatro especies dió buenos resultados en el control de la maleza, pero solamente en las localidades más secas, por lo que se introdujo un insecto barrenador Plagiohamus spinipennis para el control en lugares húmedos (Andrés & Goeden, 1971).

Otra fuente donde se puede visualizar el papel regulador de los herbívoros sobre las poblaciones de plantas, es en los trabajos agronómicos sobre el efecto del pastoreo en pastizales. Harper (1977) recoge algunos de estos casos, por ejemplo, el efecto de la herbivoría o del pastoreo sobre la diversidad de especies en una comunidad como ocurre en pastizales calcícolas de Gran Bretaña. El pastizal posee una gran riqueza florística, la cual, al excluir experimentalmente a los conejos (los principales herbívoros de la comunidad), cambia dramáticamente a un pastizal monótono dominado por Zerna erecta (Tansley & Adamson, 1925 en Harper, 1977). Otros casos, incluyen aquellos en donde la intensidad del pastoreo influye en gran medida en la tasa o velocidad de los cambios genéticos de las especies que componen el pastizal (Brougham & Harris, 1967 en Harper, 1977).

Por otro lado, la acción de un depredador o de un herbívoro sobre una planta no se encuentra aislado de otros componentes que pueden influir en la regulación natural. Por ejemplo, la planta Ulex europaeus al no estar bajo el efecto de sombra de otras plantas es atacada por conejos que se alimentan de las yemas superiores de la planta, estimulando con esto el desarrollo de las yemas inferiores. En condiciones de una alta densidad

(en competencia con otras especies) la tasa de mortalidad de la población de plantas aumenta. De esto podemos desprender, que tanto el depredador actuando conjuntamente con el efecto de la competencia tiene un impacto importante en la regulación de las plantas (Chater, 1931 en Crawley, 1983).

Otra idea del papel de los herbívoros en los sistemas naturales ha sido desarrollada en el trabajo de Janzen (1970) donde trata de explicar algunas características de los bosques tropicales como una alta diversidad de especies, una baja densidad de individuos adultos de cada especie y las relativamente grandes distancias entre adultos conespecíficos. En este estudio desarrolla una serie de hipótesis donde resalta el papel de los depredadores y parásitos. Señala que existen dos tipos de respuestas de los depredadores, una que responde a la densidad y otra que responde a la distancia, en cuanto a la disposición de semillas o plántulas. Ambos tipos de respuestas contribuyen a aumentar la distancia entre los individuos (plantas) y a disminuir la densidad de los adultos nuevos. Esto a su vez origina mayor espacio disponible que permite el establecimiento de otras especies. A pesar de que estas ideas no han sido corroboradas con evidencias de campo, se plantea un razonamiento lógico del papel que juegan los depredadores para incrementar, en última instancia, la diversidad de especies en una comunidad. Sin embargo, Hubbell (1980) considera que la varianza asociada a la producción de semillas, a la intensidad de depredación y la dispersión de las mismas es muy alta comparando un individuo con otro y de un año

a otro en el mismo árbol, por lo que sugiere que difícilmente se puede establecer un patrón en la distribución espacial que pueda contribuir a generar diversidad en una comunidad. Además, considera que otros factores como las características del microhábitat pueden jugar un papel importante en el establecimiento y sobrevivencia de las plantas.

### 3. CARACTERISTICAS GENERALES DE LA INTERACCION HERBIVORO-PLANTA Y ESTUDIOS DE COEVOLUCION.

Generalmente, dentro de la literatura de las interacciones ecológicas, y en particular entre herbívoros y plantas, se cita el trabajo, ya considerado como clásico, de Ehrlich & Raven (1964) sobre la coevolución entre mariposas y plantas. Este consiste en una revisión muy amplia de la superfamilia Papilio-noidea (Lepidóptera), que se caracteriza por una amplia diversidad de especies, en relación a las especies vegetales de las que se alimenta.

En esta revisión se postulan algunas ideas sobre la evolución de las mariposas y plantas, y de las relaciones biológicas entre estos grupos. La diversificación alimenticia por parte de las mariposas de esta superfamilia es muy amplia. Existen numerosos grupos de mariposas que se alimentan de ciertas familias de plantas muy específicas que posiblemente, dicen los autores, pueden representar grupos fenéticos similares. Tal es el caso de los Pierinae que se alimentan de plantas de las familias Capparidaceae y Cruciferae; de las Danainae sobre Apocynaceae y Asclepiadaceae,

etc. Asimismo, se observa una similitud química (en términos de compuestos secundarios) entre las plantas que son atacadas por grupos específicos de mariposas. Por otro lado, existen familias de plantas que no son utilizadas por las mariposas como ocurre con las Rubiaceae, Menispermaceae, Vitaceae, Mirtaceae, etc. Hay pocas evidencias de relaciones de mariposas y gimnospermas, y casi ninguna con grupos de plantas inferiores como helechos, briofitas, etc.

La explicación de estas relaciones se atribuye a la aparición (por mutación y recombinación) de elementos que modificarán químicamente a la planta, que al presentar ventajas selectivas, ampliarían y/o generarían nuevas zonas adaptativas, las cuales a su vez podrán provocar respuestas similares de los insectos fitófagos.

Con base en este tipo de evidencias, los autores sugieren que la interfase entre herbívoros y plantas puede ser la zona de mayor interacción que ocasiona la diversidad orgánica terrestre.

A partir de este trabajo, los casos de interacciones entre herbívoros y plantas han recibido una considerable atención (ver Janzen, 1970; Levin, 1976; Feeny, 1976). A continuación se presentan algunas ideas generales que han contribuido a entender la dinámica de este tipo de interacciones.

### 3.1. Los componentes de la interacción.

Al estudiar la historia natural de las interacciones nos enfrentamos al hecho de tener que interpretar, basados en las

evidencias actuales, la historia de las interacciones. Generalmente suponemos que la capacidad de los participantes de la interacción (v.g. herbívoro-planta) para responder a los efectos del medio, dependen por un lado, de la variabilidad genética individual de los miembros de la población, y por otro, de los patrones de comportamiento general de las especies. Estas respuestas se expresan a través de cambios cualitativos y cuantitativos en las características inherentes a su crecimiento y reproducción, así como en la asignación de recursos para mecanismos que amortiguen estos efectos (por ej. defensa en ambos componentes de la interacción). El estudio de estos cambios puede ser útil para entender cuales han sido los pasos evolutivos que han permitido el establecimiento de estas interacciones.

Dentro de este juego evolutivo de la interacción herbívoro-planta, podemos encontrar los siguientes resultados: a) que los herbívoros determinen en gran medida el comportamiento de las plantas; b) que las plantas presenten respuestas que amortiguen los efectos de los herbívoros; c) que los herbívoros presenten características que contrarresten las respuestas de las plantas; d) otras respuestas que incluyen la diversificación de características de las plantas, la especialización o generalización de un recurso por parte de los herbívoros, etc.

### 3.1.1. El efecto de los herbívoros sobre las plantas.

Sobre este punto, los ejemplos más impactantes son los sistemas manejados por el hombre como el caso del control bio-

lógico tratado en el capítulo anterior (2.2). Sin embargo, dentro de la historia natural de los organismos podemos encontrar casos en donde el desarrollo de las interacciones entre herbívoros y plantas establecen una relación más estrecha por lo que las consecuencias poblacionales o demográficas no se manifiestan inmediatamente. Varios autores han sugerido que los herbívoros han influido en la evolución y en la dinámica poblacional de las plantas terrestres (Ehrlich & Raven, 1964; Feeny, 1976).

El efecto de los herbívoros sobre las plantas puede ser muy variado. Por un lado, depende del tipo del tejido vegetal que se ha removido, y por otro, del momento del ataque en relación al desarrollo de la planta. La defoliación, la pérdida de la savia de la planta por succión, el tejido removido por la formación de agallas, la pérdida del meristemo, el daño en flores y frutos, y la podación de raíces presentan diferentes efectos sobre la adecuación ("fitness") de una planta. Igualmente los herbívoros afectan la tasa de crecimiento de una planta directamente reduciendo el área fotosintética, alterando el balance de carbohidratos, interfiriendo con el consumo del agua y nutrientes, y debilitando la estructura física de la planta (Crawley, 1983). En última instancia, el punto crucial es que el efecto último de los herbívoros puede ser el decrecer el éxito reproductivo o la adecuación de las plantas de las que se alimentan.

### 3.1.1.a. El efecto de los herbívoros sobre la tasa de crecimiento de las plantas.

En muchos casos, los efectos de los herbívoros sobre las plantas no son muy notorios, y para demostrar, por ejemplo, el

impacto de los herbívoros sobre la productividad neta de una población o de una comunidad, es necesario estudiar los sistemas a largo plazo. Un ejemplo interesante es el trabajo de Morrow & Lamarche (1978) en bosques subalpinos de Eucalyptus en el SE de Australia. Las especies de este árbol (E. pauciflora y E. stellulata) están sujetas a ataques de insectos continuamente y se ha estimado que la pérdida del follaje por año alcanza de un 5 a un 50%. Algunos individuos llegan a perder totalmente el follaje. Después de tres años de observaciones, se encontró que los individuos a los que se les había aplicado insecticidas (para liberarlos de los fitófagos) presentaban un mayor crecimiento en relación a los individuos no tratados con insecticidas. Además, con base en estudios dendrocronológicos, se sugiere que estos ataques de insectos pudieron haber suprimido la productividad en los bosques de Eucalyptus desde hace varios años.

Rauscher & Feeny (1980) estudiaron los efectos de Battus philenor (Lepidoptera) sobre la dinámica poblacional de Aristolochia reticulata (Aristolochiaceae) y observaron que la intensidad del daño ocasiona la pérdida hasta de un 48% del follaje de la planta, lo cual influye incrementando sus probabilidades de mortalidad. La tasa de crecimiento de la planta, y particularmente de las raíces, disminuyó considerablemente trayendo como consecuencia un desbalance fisiológico (menor absorción de nutrientes) que ocasiona un crecimiento más lento de la planta lo cual a su vez disminuye las probabilidades de alcanzar la madurez reproductiva y por tanto el éxito reproductivo.

Kulman (1971) presenta una revisión sobre el efecto de insectos sobre el crecimiento de árboles con un interés forestal.

### 3.1.1.b. El efecto de los herbívoros sobre el éxito reproductivo.

Generalmente han sido trabajos agronómicos u observaciones de campo empíricas los que han documentado algunas de las consecuencias de la defoliación sobre el éxito reproductivo de las plantas. Rockwood (1973) señaló que los estudios sobre el efecto de la defoliación en la producción de semillas de plantas en sistemas naturales son muy limitados. Tratando de superar ésto, él defolió artificialmente a seis especies tropicales (Acacia farnesiana, Bauhinia unguilata, Cochlospermum vitifolium, Crescentia alata, Gliricidia sepium y Spondias purpurea) en Costa Rica. Los resultados obtenidos demuestran que el 80% de los individuos defoliados no produjeron semillas. Esto sugiere el autor, demuestra que cualquier carácter físico o químico que amortigue la defoliación (por ej. por herbívoros) constituiría una ventaja selectiva importante en la evolución de los organismos.

Un estudio sobre el efecto de la fauna de insectos en cultivos de Sarothamus scoparius mostró que después de diez años, en los lotes cultivados sujetos al ataque de insectos S. scoparius presentó una mayor mortalidad (49% más) en relación a los lotes tratados con insecticidas y la producción de semillas fue cuatro veces mayor en los sitios controlados (sin insectos) (Walloff & Richards, 1977).

### 3.1.2. Las respuestas de las plantas asociadas a herbivoría.

En general, las hojas de todas las plantas en los sistemas naturales presentan características que reducen en alguna medida la herbivoría. Estas, incluyen características físicas (espinas, pelos, etc.), reducción del contenido de nitrógeno de la planta, incremento en el contenido de lignina, reducción del contenido de humedad, la presencia de toxinas o compuestos secundarios reductores de la digestibilidad, etc. (Mooney & Gulmon, 1982).

Algunas de estas características se han agrupado bajo el término de "defensa" y Opler (1979) presenta una clasificación muy general del mismo: a) Químicos; b) Físicos; c) Temporales; d) Espaciales y e) Simbióticos.

#### 3.1.2.a. Defensa química.

El papel de los llamados compuestos secundarios o aleloquímicos (Whittaker & Feeny, 1971) en relación a la herbivoría ha recibido mucha atención en los últimos años (ver por ej. Levin, 1976; Rosenthal & Janzen, 1979).

Los sistemas de almacenamiento de estos compuestos y el grado de toxicación son muy variables. Crawley (1983) señala algunas posibilidades. Las toxinas de las plantas generalmente se encuentran en glándulas, en el látex o en las resinas de las plantas protegiendo sitios de una alta actividad fisiológica de la planta. Otros pueden estar como compuestos precursores e inactivos que en los momentos en que la planta es dañada se activan (al reaccionar con una enzima del herbívoro) como ocurre por ejemplo con los

glucósidos cianogénicos. Otros compuestos, solamente se activan cuando son metabolizados por el herbívoro. Por ej., el acetato de flúor presente en ciertas especies de la familia Dichapetalaceae, es metabolizado por los herbívoros a citrato de flúor, un inhibidor potente de las reacciones del ciclo de Krebs (McKey, 1979).

En la tabla 1.1. se sintetiza el papel que desempeñan algunos compuestos secundarios.

### 3.1.2.b. Defensa física.

Dentro de los mecanismos físicos asociados a la defensa en contra de herbívoros podemos mencionar estructuras como espinas, pubescencia, tricomas, textura, etc., presentes en distintas partes de la planta.

Gilbert (1971) presenta una evidencia muy clara del papel de los tricomas de Passiflora adenopoda como defensa en contra de las larvas de mariposas de la familia Heliconidae. Observaciones muy detalladas demuestran que la mortalidad de las larvas se debe al daño producido por los tricomas en el integumento de las mismas, ocasionando la pérdida de hemolinfa.

Feeny (1970) estudiando los insectos asociados a los encinos de Inglaterra detectó que el daño foliar ocasionado por las larvas de una especie de palomilla Operophtera brumata, variaba estacionalmente. El menor porcentaje de daño se observó en la estación de invierno y el cambio más evidente en las plantas se encontró en la textura de las hojas. Esta característica, entre otras,

TABLA 1.1. Metabolitos secundarios y sus posibles efectos contra herbívoros y otros organismos (modificado de Edwards & Wratten, 1980).

Tipo de compuesto	Número de estructuras	Estructura química	Distribución	Actividad fisiológica	Referencias.
Aminoácidos tóxicos no proteicos	400(2)	La mayoría son alfa aminoácidos de config.L (1)	Especialmente en semillas de Leguminosas, pero también en otras familias(2)	Efectos tóxicos y neurofisiológicos. Inhibidores del crecimiento (1)	(1) Rosenthal & Bell, 1979. (2) Edwards & Wratten, 1980.
Glucósidos cianogénicos	30(2)	Derivados de carbohidratos como beta-glucósidos y alfa hidroxinitrilo (1)	Amplia distribución. Principalmente, Rosaceae, Leguminosae, Araceae, Graminae, Compositae (1)	Envenenamiento por HCN (2)	(1) Conn, 1979. (2) Edwards & Wratten, 1980.
Alcaloides	5500(2)	Compuestos nitrogenados heterocíclicos (1)	Amplia distribución. Más de 100 familias - angiospermas (1)	Influyen en los mecanismos de replicación de ADN, de transcripción de ARN. Inhibe síntesis de proteínas. Altera procesos celulares, etc.(1)	(1) Robinson, 1979. (2) Edwards & Wratten, 1980.
Glucosinolatos	75(2)	Derivados de la hidrólisis de los tioglucósidos (1)	En las Cruciferae principalmente(1)	Influye en el funcionamiento de la tiroides. Produce sabor amargo y áspero(1,2)	(1) Van Etten & Tookey, 1979. (2) Edwards & Wratten, 1980.

(continúa ..)

Lactonas sesqui- terpénicas	900(1)	Polimerizacio- nes de unida- des C <sub>5</sub> isopen- tenoides piro- fosfato(1)	Principalmente en Compositae y en menor pro- porción en Um- belliferae, - Lauraceae(1)	Produce sabor amargo y rechaza herbívoros(1). Propiedades alergéni- cas(2).	(1) Mabry & Gill, 1979. (2) Edwards & Wra- tten, 1980.
Monoterpenos	1000(2)	"	Amplia distri- bución en acei- tes esenciales (2)	Propiedades tóxicas. - Inhibición de activi- dad bacteriana en el - rumen de mamíferos. In- hibición de respira- ción(1)	(1) Ibid. (2) Ibid.
Diterpenos	1000(2)	"	En Labiatae, Verbenaceae, - Ericaceae, - Euphorbiaceae (1)	Propiedades tóxicas. Inhibe la alimenta- ción. Influye en el - desarrollo de insectos (1)	(1) Ibid. (2) Ibid.
Triterpenos limonoides	100(2)	"	En Rutaceae, Meliaceae y Simaroubaceae (1)	Propiedades tóxicas. Inhibición de la ali- mentación(1)	(1) Ibid. (2) Ibid.
cucurbitacinas	50(2)	"	En Cucurbita- ceae(1)	"	(1) Ibid. (2) Ibid.
Saponinas	500(2)	Compuestos que contienen la - aglicona poli- cíclica de un esteroide o - triterpenoide unido a una ca- dena de carbo- hidratos(1)	Amplia distri- bución. En 80 familias(1)	Sabor amargo que in- hibe la alimentación. Inflamación del abdo- men. Inhibición de - la respiración y de actividad enzimática (1)	(1) Applebaum & Birk, 1979. (2) Edwards & Wra- tten, 1980.

(continúa ...)

Flavonoides	2000(1)	Compuestos heterocíclicos - derivados de la flavona que presenta un anillo gama-pirona con un éter ligado a un oxígeno(1)	Amplia distribución. Angiospermas y helechos(1)	Produce sabor amargo - que inhibe la alimentación. Propiedades tóxicas. Efectos indirectos sobre la cap. rep. de mamíferos(1)	(1) Harborne,1979.
Taninos	?	Compuestos fenólicos de estructura variable(1)	Amplia distribución(1)	Reduce las proteínas solubles de las plantas disminuyendo el valor nutricional. Inhibe la digestibilidad. Inhibe crecimiento de bacterias y hongos(1)	(1) Swain, 1979.
Ligninas	?	Compuestos fenólicos heteropolímeros que se derivan de la condensación oxidativa del fenilpropano(1)	Amplia distribución(1)	Igual que los taninos	(1) Ibid.
Fitohemaglutininas	?	Compuestos similares a la lectina(1)	Amplia distribución. Muy común en Leguminosas(1)	Probablemente defensa. Poca evidencias (1)	(1) Liener,1979.
Inhibidores de proteinasas	?	Similares a proteínas de bajo peso molecular(1)	Amplia distribución. Muy común en Solanaceae, Gramineae y Leguminosae(1)	Igual que las fitohemaglutininas(1)	(1) Ryan, 1979.

juegan un papel importante en la disminución del daño foliar en esta estación.

Singh et al. (1971 en Edwards & Wratten, 1980) al analizar la relación entre el grado de infestación por insectos sobre diversas variedades de soya que presentaban diferentes grados de pubescencia, encontraron que las plantas glabras fueron las más afectadas influyendo sobre su tasa de crecimiento, mientras que las más pubescentes fueron las menos afectadas.

Dirzo (1980) elaboró una serie de ensayos biológicos para determinar el grado de aceptabilidad de treinta especies de plantas por el molusco Agriolimax caruanae. De las treinta especies probadas por el molusco, el autor encontró tres categorías o grados de aceptabilidad: plantas rechazadas, plantas ligeramente aceptadas y plantas muy aceptadas. Este patrón fue relacionado con varias características de las plantas como textura, longevidad (anual, bianual o perenne), hábitat, pelos y hábitos de crecimiento, encontrándose una relación con las dos primeras características (textura e historia de vida).

Las plantas también varían considerablemente en las propiedades mecánicas de sus hojas. Hojas con bordes muy dentados como las de Ilex aquifolium son más difíciles de "morder" que las plantas con una cutícula muy delgada como en Corylus avellana o con borde entero. Estas propiedades pueden variar dentro de una estación de crecimiento, con la edad de las hojas o dependiendo de su posición en el dosel (Hodkinson & Hughes, 1982).

En muchas ocasiones se pueden presentar mecanismos combinados de defensa, entre efectos físicos y químicos por ejemplo. Levin (1973) señala algunos ejemplos. Los tricomas glandulares secretan diferentes tipos de compuestos que en la mayoría de los casos aún no se conoce bien su composición química. Sin embargo, se ha sugerido que estas sustancias presentan un mecanismo y una composición análoga a la de los compuestos secundarios. A pesar de que ha sido demostrado en pocos casos el papel de estos tricomas Thurston et al. (1966 en Levin, 1973) reportaron que los tricomas de Nicotiana producen alcaloides que al ser ingeridos por los insectos paralizan las extremidades de estos animales y ocasionan su muerte. Dos especies de tabaco, N. benthamiana y N. glauca son altamente resistentes a los áfidos y producen nicotina, mornicotina y anabisina, alcaloides sumamente tóxicos. Igualmente ocurre con los exudados de varias especies de Solanum, que al ponerse en contacto con los insectos, principalmente áfidos, secretan una sustancia que reacciona con el oxígeno libre y produce una sustancia insoluble que se precipita sobre los áfidos inmovilizándolos.

### 3.1.3. La respuesta de los herbívoros de las plantas.

Uno de los ejemplos más generalizados de selección direccional es la resistencia de los insectos a la aplicación de insecticidas en los cultivos. Estos casos ilustran la capacidad de los organismos (insectos) para enfrentarse a los compuestos tóxicos. En la naturaleza, hay numerosos casos en donde se muestran herbí-

voros adaptados a alimentarse de plantas que presentan compuestos secundarios. Kircher et al. (1967) encontraron que existe una alta especificidad de Drosophila pachea para utilizar al cacto Lophocereus schottii en el Desierto de Sonora, a pesar de que el cacto presenta dos tipos de alcaloides (pilocereína y lofocereína) que se consideran sumamente tóxicos. Esto se corroboró al poner experimentalmente a ocho especies de Drosophila a dietas con estos alcaloides. Todas las especies se murieron después de veinte días con dietas con una concentración de 1% de alcaloides excepto D. pachea. Además, se detectó que el cacto contiene esterol y escotanol que son esenciales en el metabolismo de D. pachea y no para otras especies.

Igualmente ocurre con el caso, probablemente muy conocido, de las mariposas "monarca" que metabolizan los glucósidos cardíacos de algunas plantas de la familia Asclepiadaceae, y ésto a su vez, les confiere protección en contra de sus depredadores (Brower, 1969).

Uno de los procesos metabólicos más eficientes como mecanismos de desintoxicación se logra por la acción de las "oxidasas de función mixta" que son enzimas que están involucradas en el metabolismo primario de compuestos lipofílicos (ver Brattsen, 1979).

Krieger et al. (1971) demostraron que la función principal de las oxidasas de función mixta era la de desintoxicar compuestos secundarios, analizando las actividades de estas enzimas

(estimando la tasa a la cual el aldrin era epoxidizado a dieldrin) en los tractos digestivos de larvas de 35 especies de lepidópteros.

La diversidad de mecanismos que pueden presentar los animales puede ilustrarse analizando los siguientes casos. Se ha demostrado que la nicotina es un compuesto sumamente tóxico. Los áfidos Myzus persicae presentan un comportamiento que evitan este compuesto a través de alimentarse únicamente del floema de la planta la cual no presenta nicotina. Manduca sexta, Heliothis virescens y Trichoplusia ni son organismos que presentan un sistema excretor muy eficiente que no permite la acumulación de compuestos tóxicos. Bombyx mori presenta un tubo neural impermeable a iones, de tal forma que evita que los alcaloides entren al sistema nervioso. Conoderus vespertinus, Lasioderma serricorne y Melanoplus differentialis presentan sistemas de enzimas de función mixta que evitan la intoxicación por compuestos secundarios (Brattsen, 1979).

Un ejemplo que ilustra una contraadaptación a una barrera física es el trabajo de Rathcke & Poole (1975) sobre la interacción específica entre Mechanitis isthmia y Solanum hirtum. Esta planta presenta tricomas bien desarrollados y la adaptación de las larvas contra esta estructura consiste en "construir" una red de seda sobre los tricomas de las hojas y alimentarse de las partes de la hoja que carecen de tricomas. Además, han desarrollado un comportamiento gregario tanto para la alimentación como en la elaboración de la red, hábito que probablemente es única para este grupo de mariposas.

### 3.1.4. Defensa óptima y estrategias de ciclo de vida.

Los ejemplos analizados en los párrafos anteriores ilustran las estrechas relaciones entre un herbívoro y una planta a través de una serie de características adaptativas. Es importante señalar que éstas se encuentran relacionadas con un complejo de características que combinadas pueden enmarcarse dentro del concepto de "estrategias de ciclo de vida" propuesto por MacArthur & Wilson (1967).

Opler (1979) utilizando este concepto incorpora explícitamente la defensa química como un elemento más en la caracterización del continuo r-K, y señala que un estratega K presentará más defensas químicas que un estratega r. Force (1972 en Opler, 1979) sugiere que en las comunidades naturales, grupos de herbívoros con una estrategia particular pueden estar asociadas con plantas de estrategias similares. De la misma forma, Opler (op. cit.) señala que las características de historia de vida de las plantas pueden influir o delimitar las características de los herbívoros conformando lo que él llama "síndromes de coevolución".

En este orden de ideas, Feeny (1976) y Rhoades & Coates (1976) proponen dos tipos generales de plantas en función de la herbivoría, con base en características como tamaño, forma de crecimiento, persistencia, abundancia y defensas químicas. Estos dos tipos son las llamadas plantas "aparentes" y "no aparentes". La primera, se considera que son plantas susceptibles a ser descubiertas por los herbívoros, pero a su vez, presentan una gran cantidad de recursos que les confiere una mayor habilidad competitiva.

Las "no aparentes" son plantas efímeras, de rápido crecimiento y alto rendimiento reproductivo que se les asocia generalmente a estadios sucesionales tempranos. Cates & Orians (1975) presentaron ideas muy similares a éstas para plantas en distintos estadios sucesionales.

Opler (1974), con un enfoque basado en los principios de la biogeografía de islas (MacArthur & Wilson, 1967), establece, de manera similar, dos extremos de plantas con defensa en contra de herbívoros. Plantas con una distribución restringida y pocas defensas químicas por un lado, y por otro, plantas con una amplia distribución y con defensas químicas.

Por su parte, Janzen (1974) propuso como hipótesis que el costo para restituir los materiales perdidos por herbivoría, sería mayor en localidades con suelos pobres en nutrientes que en localidades ricos en nutrientes. Además, predijo que las plantas que se desarrollan en suelos pobres presentarían mayor cantidad de compuestos secundarios como taninos, saponinas y alcaloides.

De esta manera, podemos notar que dentro de los estudios de estrategias de ciclo de vida en plantas, están involucrados argumentos de presupuestos energéticos, como una forma de evaluar la cantidad de recursos asignado diferencialmente a estructuras reproductivas en relación a estructuras vegetativas como un reflejo de las respuestas de los organismos a un medio determinado. Se presenta este problema como un compromiso, entre lo reproductivo y lo vegetativo, para optimizar la adecuación individual.

Así, la asignación de recursos que presenta una planta hacia una estructura de defensa, sea esta química o física, representa un mecanismo de optimización (o que tiende a) de la habilidad competitiva que le confiere mayores probabilidades de sobrevivir. Contrariamente, una baja inversión a defensas repercutirá en otra estrategia de optimización, como por ejemplo, presentar una tasa reproductiva mayor.

### 3.1.5. Estudios de coevolución.

Bajo el término de coevolución o evolución conjunta se han agrupado diversas evidencias en donde se muestran relaciones muy estrechas entre dos o más componentes de un sistema ecológico, incluyendo la mayoría de las interacciones poblacionales conocidas como depredación, competencia, mutualismo, etc. Ehrlich & Raven (1964) se refieren a la coevolución como la evolución conjunta de dos o más taxa que tienen relaciones ecológicas estrechas, sin intercambio de genes, y cuyas presiones selectivas operan recíprocamente originando con ésto que la evolución de cada taxon sea dependiente del otro. Desde un punto de vista más estrecho, el término coevolución ha sido usado para hacer referencia primariamente a las interacciones evolutivas interdependientes entre plantas y animales, especialmente casos de herbivoría y polinización (Pianka, 1978).

Janzen (1980) llama la atención acerca de que el concepto de coevolución no debe de utilizarse como sinónimo de "interacción", "simbiosis", "mutualismo" e "interacción planta-animal",

ya que posiblemente varias de estas relaciones biológicas se desarrollaron por eventos circunstanciales. Dirzo (1983) retomando las ideas de Baker (1938 en Dirzo, op.cit.) sobre interpretaciones proximales (o ecológicas) y últimas (o evolutivas) de los fenómenos biológicos, señala que una respuesta ecológica producto de una interacción, no necesariamente se le puede asociar una interpretación última o evolutiva, ya que esta respuesta ecológica pudo presentarse como resultado de otra interacción. Asimismo, considera que para que pueda existir una interpretación coevolutiva, los componentes de una interacción deben presentar presiones y respuestas recíprocas que potencialmente pueden presentarse en numerosas ocasiones (respuestas últimas no definitivas).

Smith (1975) señala dos puntos que pueden ser útiles en la conceptualización del término coevolución. En primer lugar, establece una diferenciación entre las fuerzas selectivas que actúan sobre un sistema en función de las consecuencias a las que conllevan, denominándolas variables dependientes e independientes. Estas, no tienen su fundamento en las ideas de factores dependientes e independientes de la densidad utilizadas en la teoría de la regulación natural de las poblaciones, aunque presentan ciertas coincidencias. Como variables dependientes se señalan aquellas que el influir en algún cambio de un organismo presente un proceso de retroalimentación sobre esta variable, y este mecanismo de retroalimentación se aplica a ambos elementos de interacción. Generalmente estas variables dependientes se les asocia con

elementos biológicos como depredación, competencia, etc. Contrariamente, las variables independientes únicamente actúan de una manera direccional y no hay respuestas recíprocas inmediatas y directas. Elementos climáticos y geológicos están asociados con estas variables.

El segundo punto que es interesante destacar, es la generalización de la acción de estas variables a nivel de la evolución de una comunidad. Señala que en el momento de estabilización de una comunidad que coevoluciona está determinado, en última instancia, por la naturaleza del medio físico, mientras que los procesos para alcanzar este momento involucran mecanismos de retroalimentación dependientes entre las especies que coevolucionan conjuntamente en la comunidad.

En los estudios de coevolución podemos diferenciar, de manera arbitraria, dos niveles de estudio, los cuales no son excluyentes entre sí. Un primer nivel abarcaría estudios específicos sobre la interacción entre dos componentes, y en segundo lugar, estudios de interacciones que buscan integrarlos a nivel de una comunidad. A continuación se presentan algunos ejemplos.

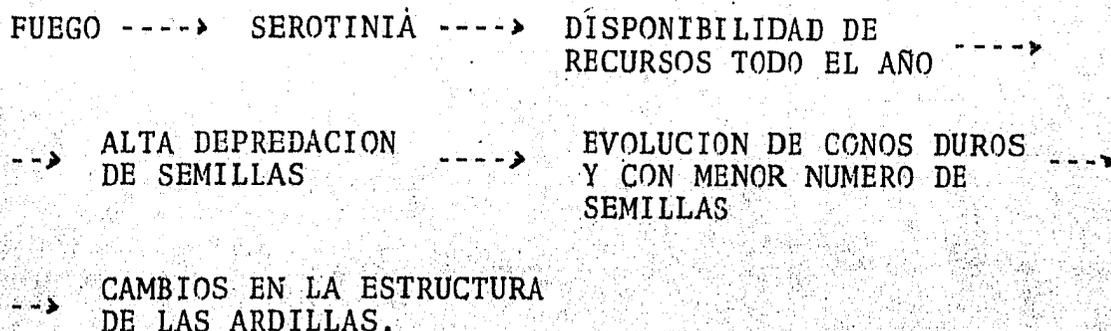
#### 3.1.5.a. Coevolución entre ardillas y pinos.

Smith (1970, 1975) presenta una de las evidencias más aceptadas de coevolución entre ardillas depredadoras (del género Tamiasciurus) de semillas de árboles de pino (Pinus contorta) en Norteamérica. Se estudiaron dos localidades situadas al este y al oeste de una cadena montañosa, la cual se encuentra influida

por el efecto local de sombra de lluvia orográfica que determina en gran medida las características climáticas particulares de cada localidad. La localidad del este es una zona seca con fuegos periódicos y la población de P. contorta es muy abundante. Los conos de estos árboles presentan el fenómeno de la serotinia (los conos permanecen cerrados por varios años después de madurar) lo cual está estrechamente relacionado con los mecanismos de dispersión de las semillas. Pero, a su vez, ocasiona que la disponibilidad de semillas en los árboles se presente por períodos prolongados de tiempo, por lo cual permanecen expuestos al ataque de los depredadores. Dentro de los depredadores se ha encontrado que Tamiasciurus douglasii es el más importante y aunque su preferencia alimenticia es por semillas de Pseudotsuga douglasii, por las características de este último (períodos sin producción de semillas), se ha observado que depende en gran medida de P. contorta. Contrariamente a esto, en la localidad del W, las poblaciones de P. contorta son más pequeñas, no son serotínicas y presentan como característica reproductiva años de mucha producción de semillas y períodos sin producción de semillas, ocasionando con esto que las poblaciones de ardillas sean poco estables.

Al nacer la comparación entre conos de los pinos de las dos localidades se ha observado, que los conos de la primera localidad presentan un mayor grosor en la cubierta de las semillas. Curiosamente las ardillas de esta localidad presentan una musculatura mandibular más desarrollada y una configuración craneana

distinta a las de la segunda localidad. Con base en estas observaciones, Smith (1970 en Harper, 1977) interpreta y elabora la siguiente secuencia evolutiva.



Cabe mencionar que existen otras observaciones como la distribución de conos en los árboles de pinos, el gasto reproductivo tanto del depredador como de la población de árboles, la fenología de los pinos, etc., que considera el autor para reforzar su interpretación. Además, menciona que esta coevolución ha sido durante millones de años y señala que los géneros modernos de pinos aparecieron hace 65 millones de años durante el Paleoceno tardío-Eoceno de la era Cenozoica, y ésto coincide con la aparición de roedores y otros mamíferos placentados herbívoros.

### 3.1.5.b. Coevolución entre moluscos y tréboles.

Dirzo & Harper (1982a) en un estudio sobre la interacción entre cuatro especies de moluscos (Agriolimax caruanae, A. reticulatus, Arion ater y Helix aspersa) y el "trébol blanco" (Trifolium repens) sugieren un posible esquema coevolutivo.

Esta planta presenta polimorfismo bioquímico para la cianogénesis, determinado por un par de alelos como se muestra en la Tabla 1.2.

Tabla 1.2. Los fenotipos del polimorfismo para cianogénesis en *Trifolium repens*. (tomado de Dirzo & Harper, 1982).

Alelos	Contenido de la planta	Reacción
Ac - Li -	Glucósidos cianogénicos y enzima	Cianogénica
Ac - li li	Glucósidos cianogénicos y s/ "	No cianogénica
ac ac Li -	s/ " " y c/ "	No cianogénica
ac ac li li	s/ " " y s/ "	No cianogénica

Para que una planta sea cianogénica debe presentar glucósidos cianogénicos y una enzima particular (beta-glicosidasa) que hidroliza los glicósidos y libera ácido cianídrico, ésto, confiere una forma de protección en contra de depredadores a través de liberar este gas en la parte de la planta dañada. Además es importante la presencia/ausencia de la enzima ya que se encontró que la misma enzima ocurre en el tracto digestivo de los moluscos; sin embargo, experimentos de aceptabilidad demostraron que los animales son capaces de alimentarse de las plantas sin enzimas. Es de suponerse por lo tanto, que los moluscos, por su parte, presentan mecanismos desintoxicadores de estos compuestos en sus tubos digestivos.

A partir de estas observaciones, entre otras, Dirzo & Harper (op.cit.) sugieren el siguiente posible patrón evolutivo entre

moluscos y tréboles (ver Fig. 1.1.).

### 3.1.5.c. Coevolución entre mariposas y plantas.

Gilbert (1975) presenta un modelo cualitativo y empírico donde presenta en primera instancia, la interacción mutualista entre mariposas del género Heliconius y plantas de los géneros Passiflora y Anguria; y en segundo término, la influencia de esta interacción a nivel individual, poblacional y de comunidad de este sistema de interacción entre especies. Las especies de Passiflora, son las únicas plantas hospederas de las larvas de estas mariposas. La mayoría de las especies reportadas (más de 350 especies) son trepadoras tropicales que despliegan una variación notoria en las estípulas y en las formas de las hojas, tanto intra como interespecíficamente. Localmente, son poblaciones que se presentan con una baja densidad poblacional y con una diversidad que no sobrepasa el 5% del total de especies. Estas presentan un rango de compuestos químicos (principalmente glucósidos cianogénicos y alcaloides) que han sido interpretados como defensa en contra de depredadores, ésto a su vez, les ha conferido un cierto grado de especificidad de interacción con las larvas de Heliconius. La mayoría de las especies de Passiflora presentan glándulas con nectarios extraflorales sobre distintas estructuras (hojas, peciolo, estípulas, brácteas) que mantienen a ciertos himenópteros, ésto se ha asociado con otro mecanismo de defensa en contra de herbívoros (parásitos, parasitoides, etc.).

Las mariposas del género Heliconius son especies que se distribuyen comúnmente en bosques neotropicales y en los estadios

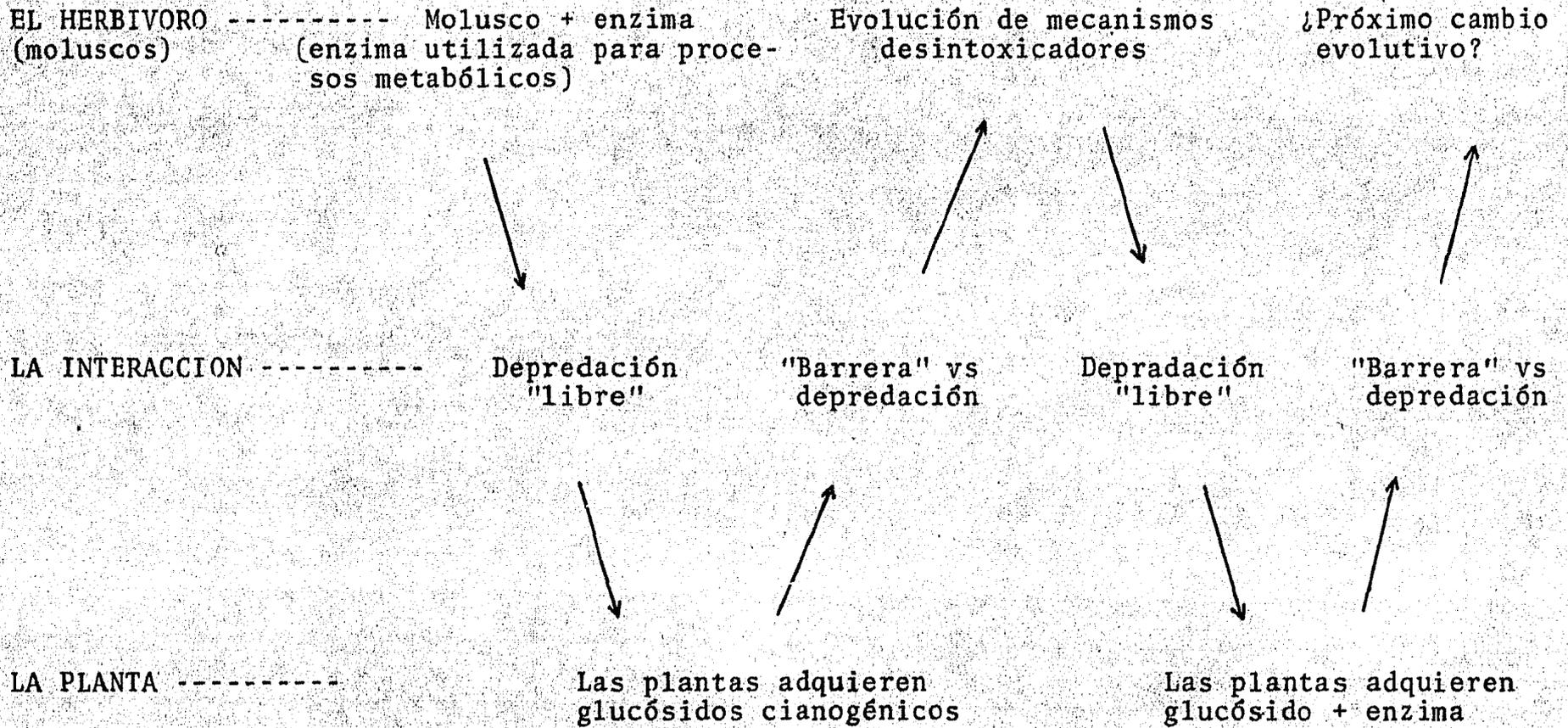


Fig. 1.1. Una interpretación co-evolutiva hipotética de la interacción entre moluscos y cianógenesis en Trifolium repens. (tomado de Harper & Dirzo, 1982).

larvarios se alimentan de las hojas de Passiflora, y se piensa que logran incorporar a sus tejidos los compuestos secundarios que presentan las plantas lo que les confiere, en el estadio adulto, un cierto grado de impalatabilidad en contra de sus depredadores (Brower & Brower, 1964 en Gilbert, 1975). Se han reportado aproximadamente 45 especies de Heliconius que se especializan cada una de ellas, a un subconjunto de especies de Passiflora en un hábitat dado, presentándose en estos hábitats una correspondencia entre la diversidad de plantas con la de las mariposas. Estos patrones de interacción, según Gilbert (op.cit.) tienen su explicación última en las relaciones coevolutivas entre Passiflora y Heliconius. Sin embargo, el comportamiento de las poblaciones de Heliconius es tan complejo que estas interacciones y sus consecuencias no sólo se explican por coevolución química, sino también se incluyen patrones conductuales.

El número de plantas que pueden ser utilizadas por los adultos de las mariposas es muy amplio. Sin embargo, se ha observado que especies de Anguria y Gurania son con las que ha coevolucionado. Al igual que en el caso de Passiflora, estos géneros presentan una diversidad consistente de localidad en localidad. La mayoría de las especies de Anguria (29 especies) y Gurania (73 especies) son dioicas y las poblaciones naturales presentan una mayor proporción de individuos masculinos. La interacción mutualista entre adultos de Heliconius y Anguria - Gurania, radica en que el primero sirve como un vector de polinización (de las especies dioicas) y las lianas presentan néctar

y polen que suministran alimento a las mariposas.

De esta manera, Gilbert (op.cit.) sugiere que la subcomunidad de larvas de Heliconius - Passiflora - adultos de Heliconius - Anguria/Gurania, han coevolucionado influyendo en la diversidad de especies de las comunidades locales en las que se han desarrollado.

### 3.1.5.d. Coevolución entre mamíferos herbívoros y pastos.

Con un enfoque más general, Stebbins (1981), presenta algunas ideas sobre la posible coevolución entre algunos grupos de mamíferos herbívoros y especies de pastos, a lo largo de la Era Cenozoica. Se presentan datos paleontológicos sobre estructuras de plantas (pastos), de mamíferos, registros climáticos y geológico, además del patrón de distribución de los organismos.

Se sugiere que en el Paleoceno (hace 65 millones de años) existían sólo mamíferos con hábitos "ramoneadores". En el Eoceno (hace 55 millones de años) se presentan los primeros registros sobre mamíferos con dientes hipsodontos del orden de los notoungulados y los primeros registros de cristales de opalina que se conoce se derivaron de las células epidérmicas de las hojas de ciertos pastos. Durante el Oligoceno (hace 35 millones de años) se da diversificación y especialización de los notoungulados para vivir en las savanas abiertas, aunque no se han encontrado registros que muestren una diversificación similar en las especies de pastos. Entre el Mioceno (hace 25 millones de años) y Plioceno (hace 12 millones de años) hay una diversificación

notoria de mamíferos en general y se presentan algunos registros de cristales de sílice de algunas especies de pastos. Finalmente en el Pleistoceno (hace 3 millones de años) se sugiere que después de las glaciaciones, los grupos de mamíferos herbívoros de América del Norte se vio alterada por la introducción o inmigración de otros mamíferos (como el borrego y el bisonte) de Eurasia, los cuales ocasionaron una mayor intensidad en los patrones de herbivoría sobre algunas especies de pastos. Curiosamente, en esta época se registran pastos que se les considera más resistentes a las presiones de pastoreo.

Con base en este tipo de evidencias, Stebbins (op.cit.), sugiere que pueden establecerse ciertos patrones coevolutivos entre dos grupos de organismos a través del tiempo geológico.

Una temática particular sobre estudios de herbivoría es la que concierne a la interacción entre herbívoros y plantas que presentan dimorfismo sexual como es el caso del diocismo. Bawa y Opler (1978) y Dirzo (1984) llaman la atención sobre el interés que representa este sistema de estudio y la casi nula información que existe al respecto. Para los objetivos del presente trabajo, éste es precisamente el sistema de interacción relevante, por lo que en el capítulo VI será tratado con mayor cuidado.

Asimismo, en el aparato siguiente se discutirán algunos aspectos relevantes de los sistemas dioicos en plantas.

#### 4. EL DIOCISMO EN LAS PLANTAS.

##### 4.1. La proporción de especies dioicas en las floras regionales.

En un estudio clásico los sistemas reproductivos en las angiospermas, Yampolsky & Yampolsky (1922 en Bawa, 1980) estiman que 3-4% de las especies son dioicas. Bawa (1980) en una revisión sobre la evolución del diocismo en las angiospermas, considera que esta afirmación es errónea porque en el trabajo de Yampolsky & Yampolsky no incluye el 7% de las especies monocotiledóneas y 14% de las dicotiledóneas. Además, recientemente se han presentado estudios taxonómicos y de biología reproductiva que reportan especies dioicas que originalmente eran consideradas con otro tipo de reproducción. Esto ha ocurrido con especies de los géneros de la familia Rubiaceae: Coussarea, Genipa, Mussaenda, Psychotria y Randia, y con cuatro géneros de Verbenaceae: Aegephila, Callicarpa, Citharexylum y Lippia. A esta lista podemos agregar a Copiosma pumila (Rubiaceae) (Lloyd & Horning, 1979), a especies de los géneros Cyathodes y Leucopogon (Epacridaceae), al género Gaultheria (Ericaceae) (Godley, 1957). Con base en esto, se sugiere que la descripción de floras en diversas regiones y en particular la descripción de especies dioicas está por realizarse.

En la Tabla 1.3 se presenta una descripción de las floras de varias regiones del mundo y el porcentaje de especies dioicas reportadas.

Tabla 1.3. Porcentaje de especies dioicas reportadas para algunas regiones del mundo (modificado y ampliado de Bawa, 1980).

AREA	PORCENTAJE	REFERENCIA
Isla de Barro Colorado, Panamá	9.0	Croat (1979) <sup>1</sup>
Islas Británicas	3.1	McComb (1966)
Inglaterra	2.4	Parsons (1958)
Ecuador	3.0	Gilmartin (1968)
Sur de Australia	3.9	Parsons (1958)
SW y W de Australia	4.4	McComb (1966)
Sur de California	2.5	Baker (1967)
Carolina del Norte	3.5	Conn et al. (1980) <sup>1</sup>
Hawaii	27.7	Carlquist (1974) <sup>1</sup>
Hawaii	44.6	Carlquist (1966)
Nueva Zelanda	12.0	Godley (1975) <sup>1</sup>
Nueva Zelanda	25.0	Millener (1961) <sup>2</sup>
Nueva Zelanda	14.5	Godley (1962) <sup>2</sup>
Nueva Zelanda	46.0	Thomson (1880) y Cockayne (1921) <sup>2</sup>
W de EUA	20.0	Freeman (1980)
Chamela, Jalisco, México	11.0	S. Bullock (com. pers.)

<sup>1</sup>Citado por Bawa, 1980.

<sup>2</sup>Citado en Carlquist, 1966.

<sup>3</sup>Incluye todos los sistemas diclinicos como andromonoicismo, ginomonoicismo, ginodioicismo, poligamodioicismo, poligamonoicismo y dioicismo.

Como puede verse en la Tabla 3.1, las floras de algunas islas presentan un porcentaje considerable de especies dioicas, como es el caso de la Isla de Hawaii y de la Isla de Nueva Zelanda. Carlquist (1966) plantea que en la colonización a islas a partir de los continentes, es decir en situaciones de dispersión a gran distancia, se verán favorecidos aquellos organismos que desencadenen una serie de eventos que incrementen la variabilidad

genética de las especies colonizadoras y señala que todas las formas diclínicas de reproducción tendrán mayores probabilidades de éxito. Por su parte, Baker (1967) sugiere que hay que ver con precaución las evidencias de Carlquist, y plantea que es más probable que sean individuos autocompatibles los que tengan mayores posibilidades de éxito.

Bawa & Opler (1975) y Bawa (1980) han realizado estudios sobre patrones reproductivos en especies tropicales de plantas en Costa Rica, y han detectado un porcentaje considerable (22%) de árboles tropicales dioicos. Además, señalan que la condición de dioicismo está fuertemente correlacionada con la forma de crecimiento y la longevidad de las especies, encontrándose un mayor porcentaje de dioicismo en especies perennes. Asimismo, se reporta que comparativamente existe una mayor proporción de especies dioicas en regiones tropicales que en las templadas, aunque en un trabajo reciente sobre zonas áridas del W de los Estados Unidos (Freeman et al., 1980) señalan que el porcentaje de especies dioicas en distintas localidades en esta región, alcanza hasta un 20%, y considerando la abundancia relativa en términos de la densidad de individuos, hasta un 54%.

Para el caso particular de la flora de México, existen pocos trabajos sistematizados sobre la proporción de los diferentes sistemas reproductivos en la flora de las diversas regiones del país. Un trabajo que es importante resaltar, por su interés taxonómico y evolutivo, es el de Reeder (1969) sobre las gramíneas dioicas de México. Esta familia de plantas es

considerada como una de las más grandes dentro de las angiospermas. Se considera que existen 22 géneros que contienen especies dioicas y de éstas, 19 son endémicas del hemisferio occidental. Lo interesante es que 15 de estos géneros son endémicos de la República Mexicana y 14 pertenecen a la misma subfamilia (Eragrostoideae). Dentro de los 15 géneros endémicos del país, 9 son estrictamente dioicos mientras que 6 ocasionalmente presentan monoicismo. Siguiendo las ideas de Lloyd (1972) sobre los sistemas idóneos para estudiar la evolución del dioicismo, este caso puede ser uno, por presentar especies estrechamente relacionadas con diferentes sistemas reproductivos.

Asimismo, Bullock (com.pers.) realiza un estudio sobre patrones reproductivos en árboles tropicales donde ha detectado que aproximadamente el 11% de las especies son dioicas.

#### 4.2. La evolución del dioicismo.

Para explicar la evolución del dioicismo en las plantas se han desarrollado tres enfoques distintos, no excluyentes unos de otros. El primero, y probablemente el más difundido, es la construcción de modelos teóricos sobre la evolución del dioicismo a partir de distintas vías (es decir, a partir del hermafroditismo, del monoicismo, de la heterostilia, etc.), pero siempre considerando la fecundación cruzada ("outcrossing") como la principal presión selectiva (Charlesworth & Charlesworth, 1978 y Ross, 1978).

Un segundo enfoque, es el propuesto por el botánico neozelandés Lloyd (1972, 1975), quien sugiere el estudio comparativo de la biología reproductiva de especies emparentadas o estrechamente relacionadas que presenten diferentes sistemas reproductivos, para de ahí, descubrir y sugerir los posibles mecanismos evolutivos que determinan la separación de sexos, así como la combinación de estudios genéticos y ecológicos.

Finalmente, un tercer punto de vista, es uno que podemos denominar "ecológico" (Bawa, 1980) ya que enfatiza el papel que juegan distintos factores ecológicos como presiones selectivas y recoge evidencias reales de campo para mostrar sus posibles efectos en la evolución del sexo en plantas.

De estos tres, el más relevante en el contexto de este tesis, es el tercero.

#### 4.2.1. Los estudios ecológicos.

##### 4.2.1.a. La proporción de sexos en las poblaciones naturales.

Concibiendo que el dimorfismo sexual en las plantas puede ser un buen sistema para estudiar mecanismos evolutivos, un primer elemento que sugiere la acción de presiones selectivas en un sistema dioico, es la detección de diferentes proporciones sexuales en las poblaciones naturales.

Teóricamente, y siguiendo los postulados de Fisher (1958), el gasto parental de cada sexo deberá ser igual en las especies dioicas debido a que la contribución genética de un sexo es

equivalente al del otro. Esto deberá dar una proporción de sexos igual a la unidad al término del cuidado parental a menos que los individuos de un sexo sean más costosos que el otro.

Sin embargo, las presiones selectivas que actúan a lo largo del ciclo de vida de los organismos, determinan en gran medida las características poblacionales y la historia de vida de los organismos, de tal forma que encontramos en la literatura diferentes trabajos donde se exhiben desviaciones en las proporciones sexuales (Zarycki & Rychlewski, 1972; Lloyd, 1973; Melampy & Howe, 1977; Opler & Bawa, 1978; Grant & Mitton, 1979; Hancock & Bringhurst, 1980; Webb & Lloyd, 1980; Barret & Helenurm, 1981; Cox, 1981; Meagher, 1981; Bawa et al., 1982; Willson, 1983).

Algunos trabajos en donde la proporción de sexos se ha reportado como cercano a la unidad son los siguientes. Wallace & Rundel (1979) con poblaciones de Simmondsia chinensis en diferentes localidades de zonas áridas, encontraron para todas las poblaciones una proporción de sexos aproximada de 1:1. Igualmente, Farmer (1964) con poblaciones de Populus deltoides en zonas templadas, detectó una proporción de sexos cercana a la unidad. Para el caso de árboles tropicales, Bullock & Bawa (1981), reportan una proporción muy cercana a la unidad en Jacaratia doliehacela y Bullock et al. (1983) para Guarea rhopalocarpa. Sin embargo, esto no significa que no existan presiones selectivas que estén manteniendo estas proporciones sexuales.

Según Meagher (1981) la proporción de sexos se puede evaluar en tres niveles: i) primario, a nivel de plántulas; ii) secundario,

a nivel de adultos y iii) terciario, en floración con los individuos que se reproducen cada período reproductivo.

Opler & Bawa (1978), Bullock & Bawa (op.cit.) y Bullock et al. (op.cit.) en un estudio de 25 especies de árboles dioicos tropicales en Costa Rica, determinaron la proporción sexual como la proporción de sexos de flores considerando la proporción de flores estaminadas y pistiladas por inflorescencia; la proporción de inflorescencias masculinas y femeninas por individuo; y la proporción de sexos poblacional, para detectar presiones selectivas en la biología de la polinización, dispersión y producción de frutos. Este último, como una medida de la adecuación individual de estas especies en estas localidades.

Lloyd (1981) propone una serie de términos para diferenciar distintos "tipos de sexos" para poder describirlos cuantitativamente. El sexo gamético (potencial) como aquellas combinaciones genéticas que definen el potencial sexual de los individuos masculinos y femeninos; el sexo fenotípico que ilustra las proporciones relativas de los órganos reproductivos masculinos y femeninos; y el sexo funcional como todas aquellas probabilidades relativas de los genes de contribuir en las generaciones siguientes a través de los gametos de ambos sexos.

Por otro lado, es interesante notar que en estudios de biología reproductiva en plantas, a veces se consideran como dioicas algunas especies con un "dioicismo funcional" (es decir, que se presenta una secuencia en la floración, de tal forma que no hay solapamiento entre las fases pistiladas y estaminadas de una

planta individual) a pesar de que estructuralmente corresponden a otros sistemas de reproducción. Se sugiere ésto para la especie monoica Cupania guatemalensis (Bawa, 1977), para la especie andromonoica Aralia hispida (Thomson & Barret, 1981) y para la especie monoica Cnidosculus spinosus (S.H. Bullock, com.pers.).

Lloyd (1973) y Webb & Lloyd (1980) plantean que se han postulado distintas categorías de explicaciones a la desviación de las proporciones sexuales: i) las proporciones de sexos se encuentran definidos por mecanismos genéticos de determinación sexual y no están directamente seleccionados; ii) la proporción de sexos como estrategias sexuales óptimas a nivel individual; y iii) las proporciones de sexos como estrategias sexuales óptimas a nivel poblacional.

Por su parte, Opler & Bawa (1978) y Meagher (1981) postulan dos niveles en los que se ve afectado la proporción de sexos: i) a nivel primario, cuando la proporción de sexos se encuentra definida por mecanismos genéticos de determinación sexual, por selección gamética que actúa antes de la fertilización y por apomixis. ii) A nivel secundario, cuando la proporción de sexos se encuentra definida por diferencias en la inversión parental de recursos, por mortalidad diferencial, por maduración reproductiva diferencial, por multiplicación vegetativa diferencial y por diferencias en las probabilidades de reproducción anual.

De esta manera, la desviación en las proporciones sexuales pueden atribuirse a diferentes factores y pueden producirse a

diferentes niveles. El dimorfismo sexual en las plantas va acompañado de una serie de características sexuales secundarias (Lloyd & Webb, 1977) que pueden estar asociadas a otras características ecológicas o fisiológicas, que de alguna manera confieren ventajas adaptativas particulares a cada sexo. Sin embargo, el establecer que proporciones sexuales particulares presentan valores adaptativos es un problema sumamente complejo.

#### 4.2.1.b. El patrón de distribución espacial de los sexos y la diferenciación de nichos ecológicos.

La proporción de sexos, analizada en la sección anterior, sugiere que existen numerosos casos en donde la desviación en las proporciones sexuales pueda deberse a un uso diferencial del espacio y de recursos en un sitio determinado.

Analizando estructuralmente una población dimórfica, es interesante conocer los patrones de distribución para detectar la segregación espacial de los morfos (sexos) en una determinada situación. Este tipo de estudios se han realizado fundamentalmente a dos niveles: uno a nivel intrapoblacional y otro, a nivel interpoblacional.

Sobre el primer tipo de trabajos, Bawa & Opler (1977) analizaron el patrón de distribución de 4 especies tropicales de Costa Rica, Guarea luxii, Triplaris americana, Zanthoxylum setulosum y Randia spinosa, detectándose en todos los casos una distribución independiente de individuos masculinos y femeninos, a pesar de que todas las poblaciones presentaban desviación en

las proporciones sexuales.

Bawa & Crisp (1980) encontraron el mismo patrón en Trophis involucrata. Se sugiere que este patrón de distribución de sexos independientes se debe a dos tipos de presiones selectivas que actúan sobre las especies dioicas en bosques tropicales. El primer tipo de presiones, se refieren a las probabilidades de apareamiento de una planta en donde los niveles óptimos de polinización se alcanzan en poblaciones no segregadas espacialmente. En segundo lugar, si el dioicismo es también una estrategia adaptativa empleada para escapar en función de la "respuesta a distancia" (ver sección I.2.2) de insectos que depredan semillas (Janzen, 1970), entonces su eficiencia dependerá de la distribución azarosa de las plantas.

Meagher (1980) en un trabajo donde utiliza una metodología más fina para detectar los patrones de distribución de Chamaelirium luteum detecta una segregación espacial de sexos intrapoblacional a microhábitats específicos. Señala que existen dos fuerzas evolutivas opuestas que actúan en las poblaciones de plantas. Por un lado, presiones selectivas que destacan la adecuación individual al incrementarse el grado de especialización en los sexos conllevando a una diferenciación ecológica y a un dimorfismo sexual, y por otro, presiones que decrecen la adecuación, incrementando las posibilidades de establecimiento de plántulas.

En los estudios a nivel interpoblacional es donde se han detectado más claramente la segregación de los individuos masculinos

y femeninos bajo diferentes condiciones.

Freeman et al. (1976) estudiaron 5 especies dioicas polinizadas por viento, y encontraron los siguientes resultados. En las poblaciones de Distichlis spicata se encontró una mayor proporción de individuos masculinos en sitios más salinos y una mayor proporción de individuos femeninos en sitios menos salinos. En poblaciones de Thalictrum fendlerii, Acer negundo, Ephedra viridis y Atriplex confertifolia se encontró una mayor proporción de individuos femeninos en sitios con mayor humedad. Estos datos demuestran una desviación en la proporción de sexos correlacionados con cambios marcados en el ambiente. A pesar de que consideran que no se conocen los mecanismos que explican la desviación en las proporciones sexuales, sugieren los autores, que la segregación espacial decrece la competencia intersexual, pero a su vez manifiesta una selección disruptiva para el éxito diferencial de individuos masculinos y femeninos en diferentes condiciones de humedad. Sitios más húmedos favorecerán el mejor desarrollo de hembras durante el momento de la reproducción, mientras que los individuos masculinos tendrán mejores condiciones de dispersión del polen por viento en sitios más secos.

Grant & Mitton (1979) detectaron una correlación entre un gradiente altitudinal y poblaciones de Populus tremuloides con distintas proporciones sexuales. A una mayor altitud las poblaciones presentaban una mayor proporción de individuos masculinos, además de que la tasa de crecimiento de los individuos femeninos

decrecía con respecto a los masculinos al aumentar la altitud.

Cox (1981) en un trabajo más específico, estudió diez poblaciones de Mercurialis perennis, de las cuales ocho de ellas presentaban proporciones sexuales desviadas, cuatro con mayor número de machos y cuatro con más hembras. Se observó, que esta segregación de sexos presentaba una correlación con características del suelo, en particular con el pH del suelo. En los sitios con un mayor pH, se encontraron las poblaciones con más individuos masculinos. En Trophis involuocrata, el mismo autor, detectó que las poblaciones con mayores proporciones de individuos femeninos se encontraban en suelos con mayor contenido de fósforo.

Al igual que Freeman et al. (1976), Cox (op.cit.) sugiere que las diferencias en nicho son el resultado de la selección natural para disminuir la competencia intersexual, aunque señala que existe otro factor antagónico que es una selección para la proximidad de los dos sexos para llevar a cabo la reproducción.

Barlow & Wiens (1976) estudiaron un muérdago dioico, Viscum fischeri, y encontraron una mayor proporción de hembras en las poblaciones estudiadas, sugiriendo como explicación que el exceso de hembras puede incrementar el potencial reproductivo, y ésto es importante para estas especies colonizadoras.

Cox (1981) estudiando poblaciones de Silene dioica, encuentra que los sexos de esta especie, que presenta dimorfismo sexual, utilizan diferencial y temporalmente el dosel, de manera que en un mes las hembras son dominantes, y en el mes siguiente la do-

minancia en el dosel se iguala por los dos sexos. Esto, señala el autor, es otra forma de utilización diferencial de un mismo recurso, a través de una especialización a una parte específica del nicho. Smouse (1971 en Cox, 1981) concluye que una población dioica puede incrementar su vigor competitivo sobre un ancestro bisexual, si la labor reproductiva puede dividirse entre los sexos acoplada con una división de recursos. Putwain & Harper (1972) y Onyekwelu & Harper (1979) encontraron una secuencia contraria (es decir, una mayor precocidad de machos), aunque la interpretación de la utilización temporal y diferencial de un recurso puede ser muy similar a la presentada por Cox (op.cit.).

#### 4.2.1.c. Proporción de sexos y asignación diferencial de recursos.

Es común encontrar como una explicación a la desviación en la proporción sexual la asignación diferencial de recursos, sobre todo cuando esta desviación es hacia una mayor cantidad de individuos masculinos.

Putwain & Harper (1972) en un estudio experimental en Rumex acetosa y R. acetosella, encontraron que los individuos masculinos asignaban una mayor cantidad de recursos al crecimiento vegetativo, principalmente a raíces y yemas de crecimiento, que los individuos femeninos.

Lloyd (1973) estudiando cerca de 70 especies de 5 géneros de la familia Umbelliferae, encuentra que en todos los casos hay una mayor proporción de individuos masculinos que femeninos. El autor sugiere que esta desviación se debe a que los individuos

masculinos asignan una mayor cantidad de recursos a actividades como crecimiento y mantenimiento, por lo que les confiere mayores probabilidades de sobrevivencia.

Lloyd & Webb (1977) presentan una evidencia de una desviación en la proporción de sexos debido a una sobrevivencia diferencial. Reportan para adultos de Aciphylla scott-thomsonii mayor número de individuos masculinos y señalan, como una posible explicación, que siendo mayor el costo reproductivo para las hembras, esta asignación diferencial de energía puede traer consecuencias en la sobrevivencia de las hembras.

En este mismo sentido, Barret & Helenurm (1981) y Bawa et al. (1982) mencionan que bajo la suposición de que el esfuerzo reproductivo es mayor en las hembras, ésto restringirá la propagación clonal de las hembras en comparación con la propagación de los machos, por lo cual, dicen los autores, ésto explica la desviación en la proporción sexual hacia los machos (en términos de "ramets" Harper, 1977) en Aralia rudicaulis.

El estudio sobre presupuestos energéticos en especies dioicas es todavía incompleto. En la mayoría de los casos, las evidencias son cualitativas y en ningún caso se presentan datos de presupuestos para uno o más años, por lo que es difícil establecer patrones claros. Aunado a ésto, hay que agregar todos los problemas metodológicos involucrados en la determinación de la asignación de recursos (ver Gadgil & Solbrig, 1972).

Dentro del estudio de la ecología evolutiva de los sistemas dioicos, se han propuesto otros factores como la polinización (ver Bawa, 1980), la dispersión (ver Bawa, op.cit.), la proporción de sexos en relación a la sucesión (Melampy & Howe, 1977; Falinski, J.B., 1980) etc., que no serán tratados en esta tesis, aunque es indudable la importancia de los mismos.

Cabe mencionar que la mayoría de los estudios ecológicos se han realizado en plantas herbáceas en regiones templadas, a pesar de que la mayor proporción de especies dioicas se ha reportado para árboles de zonas tropicales. Esto muestra la necesidad de explorar y realizar estudios ecológicos en este tipo de plantas.

La información vertida en esta introducción general, y lo mencionado en los antecedentes de la presente tesis, puede dar un contexto teórico dentro del cual está inmerso este trabajo. A continuación se presentan los objetivos específicos que se persiguen en este estudio.

## II. OBJETIVO.

El objetivo del presente trabajo consiste en estudiar comparativamente la biología de los individuos masculinos y femeninos de la planta dioica Chamaedorea tepejilote (Palmae) en función de su interacción con el insecto Calyptocephala marginipennis (Chrysomelidae), su herbívoro específico.

El marco conceptual y las hipótesis involucradas se encuentran integradas de la siguiente manera.

1. Una de las fuentes de diversidad intraespecífica más común en las poblaciones es la presencia de individuos con una definición sexual independiente, machos y hembras (dioicismo), a diferencia de poblaciones compuestas de organismos hermafroditas.
2. El dioicismo constituye un sistema polimórfico con dos morfos diferentes en lo que se refiere a su función sexual, pero en los cuales existe, por otra parte, un gran número de características comunes a la especie a la que pertenecen.
3. Esta variación intraespecífica, en un marco de referencia común, constituye un sistema natural ideal para evaluar el papel de una o varias (supuestas) presiones de selección y su papel como fuerzas naturales con un potencial balanceador del polimorfismo (sexual) en una población. Conceptualmente, este sistema constituye un sistema de estudio más refinado que el estudio ecológico comparado de dos especies cercanas (Harper et al., 1961).

5. Si la herbivoría es una presión de selección importante en un sistema dioico, se pueden plantear diversas hipótesis sujetas a estudio, como por ejemplo:

- a) ¿Existen diferencias en la forma en que los sexos "se presentan" (por ejemplo debido a su organización espacial, (distribución o apariencia) a los herbívoros?
- b) En el caso de que los dos sexos sean igualmente accesibles a los herbívoros, ¿existen diferencias en la aceptabilidad asociados a la diferenciación sexual?. Por ejemplo, si las hembras asignan una mayor proporción de sus recursos a la reproducción que los machos, es esperable que los recursos asignables a la defensa contra herbivoría sean menores en las hembras.
- c) ¿Existen reajustes fisiológicos para cada sexo asociados a los patrones de herbivoría que presentan?

Un objetivo más específico del presente estudio es producir una descripción de la ecología básica del sistema Chamaedorea tepejilote - Calyptocephala marginipennis a partir de observaciones de campo, estudios experimentales y descripciones de laboratorio con el fin de dar un marco de referencia para estudios subsecuentes de este sistema.

A continuación se presenta un esquema de trabajo para ilustrar los distintos elementos estudiados.

## PLANTA

## INSECTO

Ubicación dentro de la comunidad  
(Selva Alta Perennifolia)

Atributos poblacionales

1. Patrones estructurales
  - a. De distribución
  - b. De asociación entre sexos.
2. Demografía

Atributos poblacionales

1. Tamaño poblacional
2. Tasa de sobrevivencia

## LA INTERACCION

1. Especificidad de la interacción
2. Evaluación del daño
3. Experimentos de aceptabilidad

CARACTERISTICAS QUIMICAS Y FISIOLOGICAS  
ASOCIADAS A LA INTERACCION (Enfasis fito-  
céntrico)

1. Demografía foliar
2. Metabolitos secundarios
3. Características bromatológicas
4. Características fisiológicas
  - a. Estructurales
    - i. Densidad de estomas
    - ii. Peso foliar específico
  - b. Bioquímicas
    - i. Contenido de pigmentos
    - ii. Contenido de nitrógeno

### III. DESCRIPCION DEL SITIO Y SISTEMA DE ESTUDIO.

#### 1. Descripción general del sitio de estudio.

El presente trabajo se desarrolló en una comunidad de selva alta perennifolia ubicada en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" dependiente del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. La Estación comprende un área de aproximadamente 700 hectáreas de área natural y se encuentra ubicada en la vertiente del Golfo de México al SE del Estado de Veracruz en la región denominada como la Sierra de Los Tuxtlas (ver Fig. 3.1). Su localización geográfica se sitúa aproximadamente entre los 95°04' y 95°09' de longitud oeste y entre los 18°34' y 18°36' de longitud norte (Lot-Helgueras, 1976).

Clima. El clima de la región de Los Tuxtlas, abarca varios subtipos del clima "A" de Koppen modificado por García (1964). En general, el clima del área natural de la Estación es el clima cálido húmedo. Tomando en cuenta la estación meteorológica más cercana (Coyame, Ver., Fig. 3.2) el tipo que prevalece es el subtipo climático Af(m) que corresponde al más húmedo del tipo "A" de Koppen, con una temperatura promedio anual de 23.4°C y una precipitación anual de 4500 mm (para una descripción más detallada, ver Soto, 1976).

Los datos sobre suelos, vegetación, orografía e hidrografía han sido descritos con mucho detalle en varios trabajos (Lot-Helgueras, 1976; Piñero et al., 1977; Carabias, 1979; Martínez,

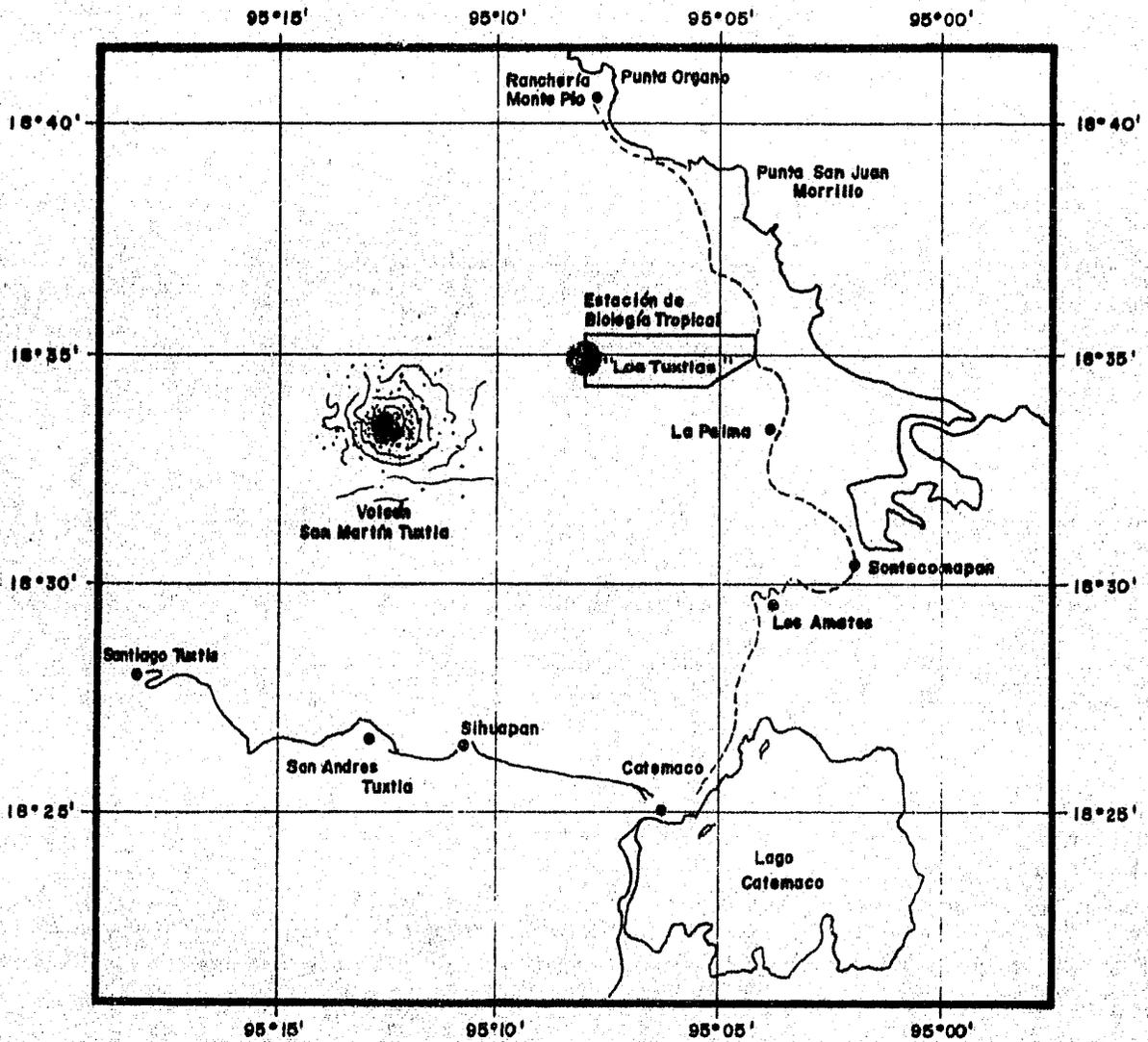


Figura 3.1. Localización de área natural de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (tomado de Lot-Helgueras, 1976).

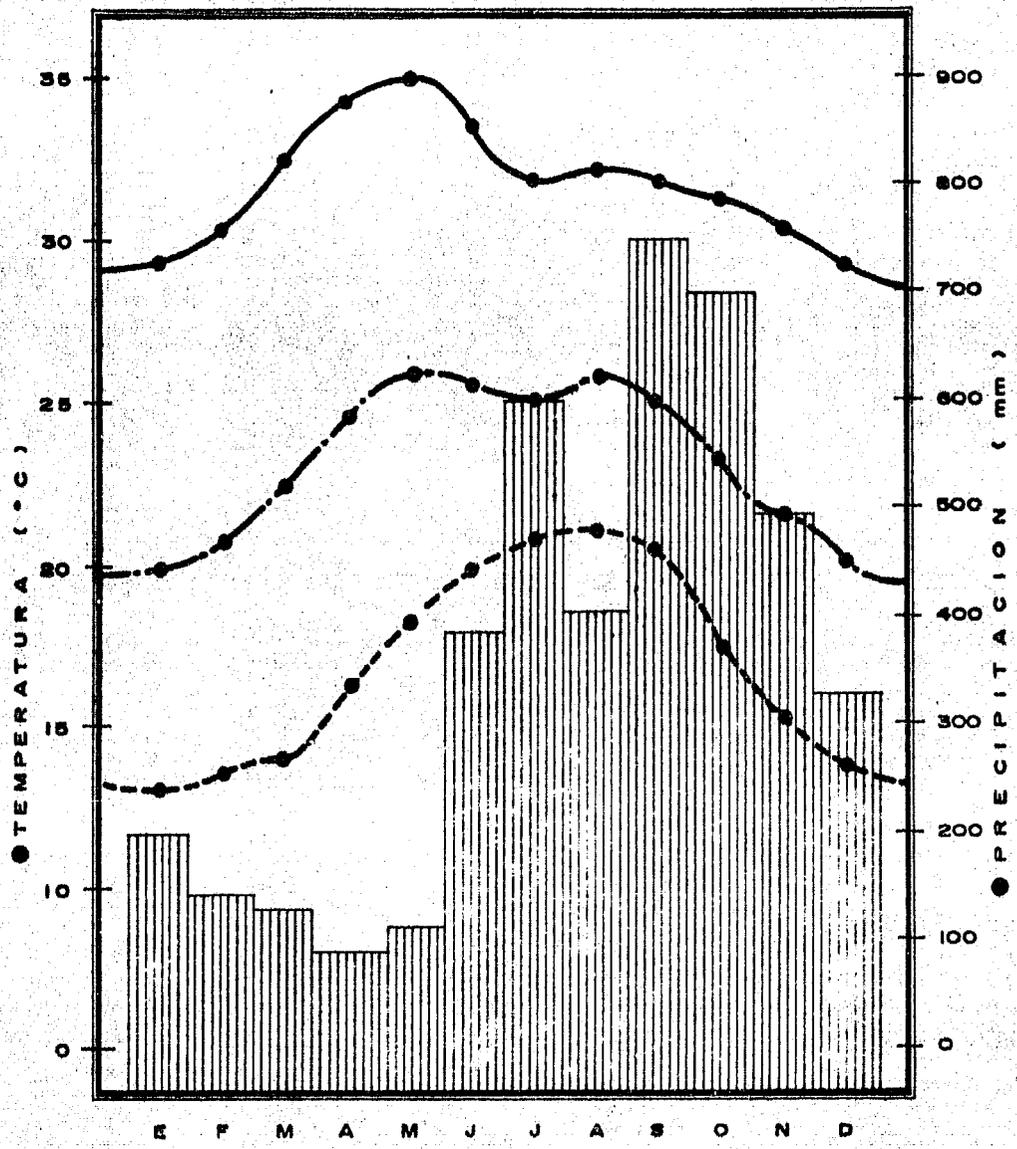


Figura 3.2. Climograma de la Estación Meteorológica de Coyame, Ver. (aproximadamente 30 km al sur de la Estación). (—○), temperatura máxima; (—·—○), temperatura promedio; (---○) temperatura mínima (tomado de Soto, 1976).

1980; Mendoza, 1981) por lo que no se mencionan en este trabajo.

2. Descripción del sistema de estudio: Chamaedorea tepejilote - Calyptocephala marginipennis.

La interacción entre estas dos especies, aparentemente muy específica, ha sido detectada en la comunidad de selva alta perennifolia dentro de la Estación de Los Tuxtlas. Dentro de ésta, existen cuatro especies de Chamaedorea (Ch. tepejilote, Ch. shiedeana, Ch. ternesti-augusti y Ch. elatior) de las cuales las dos primeras especies presentan un daño foliar muy característico diferenciable a simple vista.

Ch. tepejilote es una planta muy abundante en ciertas localidades llegando a formar parches bien definidos sobretodo en zonas de la selva que presentan un cierto grado de alteración. La mayoría de los individuos juveniles y adultos de esta especie, presentan hendiduras longitudinales entre las nervaduras que se prolongan a lo largo de las pinas de las hojas. Este daño es típico de esta especie y es producido por el coleóptero C. marginipennis. Este daño producido, en muchas ocasiones se amplia como producto de la caída de ramas u otros objetos, o por lluvia, ocasionando en muchas ocasiones la pérdida de las pinas de las hojas.

Observaciones preliminares de la interacción entre estas dos especies, muestran que los individuos adultos de C. marginipennis aparentemente presentan una preferencia alimenticia por los individuos femeninos de Ch. tepejilote, sugiriendo una herbi-

voría diferencial entre sexos,

Chamaedorea tepejilote Liebm. (Palmae). Se han reportado aproximadamente 100 especies del género Chamaedorea, que se encuentran distribuidas desde la parte central de la República Mexicana hasta Brasil y Bolivia. La mayor diversidad de especies se ha reportado para Guatemala y Chiapas (S.H. Bullock, com.pers.). Este género es ampliamente conocido por su importancia económica. En algunos países de Centroamérica las inflorescencias masculinas son muy solicitadas como alimento y en casi todos los países como planta de ornato.

Plántula. Las plántulas son criptocotilares, de germinación hipogea. Las hojas son alternas, simples, bifurcadas, coriáceas, brillantes en el haz y opacas en el envés. La venación es paralelinerve libre. Con una o dos vainas antes de la formación de las eófilas (Del Amo, 1978).

Estado joven (10 - 25 cm). Las características de las hojas son muy similares a las descritas para las plántulas. Sólo hay que agregar que el pecíolo de las hojas son finamente estriados y glabros (Del Amo, 1978).

Adulto. Esta especie es muy variable (para una descripción anatómica detallada ver Standley & Steyermark, 1958). En Los Tuxtlas, Ver. es una especie importante del estrato inferior de algunas localidades y llega a alcanzar alturas máximas de 6 metros. Es una especie dioica y florece en los meses de septiembre y octubre. Las inflorescencias de cada sexo son claramente

diferenciables por lo que la identificación sexual es muy clara en la época reproductiva, aunque no presentan características sexuales secundarias muy evidentes por lo que en los individuos juveniles y adultos que no se han reproducido es difícil la identificación del sexo.

Calyptocephala marginipennis Bohem. (Chrysomelidae). Se han descrito 8 especies de este género que se encuentran distribuidas en las regiones tropicales que van desde el SE de México hasta Brasil. En este género el primer y el segundo segmento ventral están "connados" y el mentum presenta un reborde (localizado más allá de la segunda mitad). El tipo de esta especie tiene el torax enteramente "testaceo", el élitro bordeado ceroso y los márgenes del élitro son muy ordinarios y puntuados irregularmente. El borde ceroso no siempre se extiende a los márgenes laterales y apicales del élitro. Los bordes algunas veces son ferruginosos tanto en el tipo como en la variedad. El tarso en algunas ocasiones se encuentra teñido. Las antenas son completamente negras (Baly & Champion, 1885-1894).

#### IV. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD Y ESTRUCTURA POBLACIONAL DE Chamaedorea tepejilote.

##### Introducción.

Dentro del campo de la ecología están considerados distintos niveles de organización que van desde el nivel individual hasta el comunitario. Cada uno de estos niveles se caracterizan por poseer atributos propios, pero determinados en gran medida por las propiedades de los restantes. Recientemente, se ha enfatizado la importancia de comprender el nivel individual y su variación, para desarrollar los estudios de ecología evolutiva. Sin embargo, este comportamiento individual se lleva a cabo en una matriz de organismos, de la misma especie y de otras especies, ubicados tanto en el mismo nivel trófico como en otros niveles.

En este contexto, en el presente capítulo se describen las características generales de la comunidad como marco de referencia, la ubicación de Ch. tepejilote dentro de esta comunidad y los atributos poblacionales de Ch. tepejilote como preámbulo a la información detallada de la comparación entre individuos masculinos y femeninos de esta especie.

Los estudios ecológicos para conocer la estructura de una comunidad vegetal datan desde hace varias décadas con los polémicos trabajos de Braun-Blanquet, Clements, Tansley, Ramensky, Gleason, Jenobles, entre otros (Krebs, 1978) sobre la "unidad fundamental" en el estudio de las comunidades vegetales (ver Whittaker, 1970).

Generalmente, los estudios de comunidades tropicales, han sido enfocados a conocer la estructura y composición de la comunidad, caracterizada por una alta diversidad de especies y por la complejidad de las relaciones biológicas que guardan éstas. Flores (1971) presenta una revisión sobre los principales trabajos realizados en las regiones tropicales del mundo y las metodologías seguidas por diversos autores.

Se han elaborado estudios que contemplan no sólo el conocimiento de la estructura de la comunidad per se, sino también la dinámica de la misma (Hartshorn, 1978; Martínez, 1980) a través de estudiar las tasas de renovación del dosel de la comunidad después de una serie de alteraciones naturales de la misma. Los resultados obtenidos predicen que las comunidades selváticas se renuevan cíclicamente de manera muy activa (Whitmore, 1978). De estos estudios se desprende que un enfoque poblacional demográfico puede ser una de las formas más fructíferas para entender la compleja estructura y dinámica de estos complejos ecosistemas.

Los estudios demográficos en especies de gran tamaño y longevidad (v.g. árboles perennes) han sido muy limitados, sobretudo en el caso de especies típicas de sistemas tropicales (Sarukhán, 1978). Dentro de éstos últimos, son contados los trabajos que existen. Hartshorn (1972) estudiando dos especies de árboles tropicales en Costa Rica, Pentaclethra macroloba y Stryphnodendron excelsum, fue el primero que dió un tratamiento demográfico al estudiar el ciclo de vida de estas dos especies. Posteriormente, Van Valen (1975) realiza un estudio detallado sobre Euterpe

globosa, una palma típica del estrato inferior de bosques tropicales de Puerto Rico.

Para el caso particular de México, desde 1975 se vienen realizando una serie de estudios demográficos en árboles tropicales en comunidades naturales (selva alta perennifolia y selva baja caducifolia) con el interés de establecer patrones generales que expliquen la regulación natural de las poblaciones. Algunos de los trabajos desarrollados hasta el momento incluyen: estudios demográficos intensivos con Astrocaryum mexicanum (Sarukhán, 1978), estudios sobre banco de semillas con Cordia eleagnoides (Guevara, 1977), estudios sobre sobrevivencia de plántulas de Nectandra ambigens (Córdova, 1979), estudios sobre asignación de recursos (Piñero, 1979) y comportamiento reproductivo en A. mexicanum (Piñero & Sarukhán, 1982).

Piñero et al. (1977) en un estudio enfocado fundamentalmente a la dinámica poblacional de A. mexicanum, una planta muy importante del estrato inferior de algunas selvas de México, realizaron un estudio sobre la estructura de la comunidad en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" restringiéndose a los sitios permanentes de observación de esta palma, que comprende seis zonas de 600 m<sup>2</sup>. En este trabajo se definió la importancia relativa de A. mexicanum en la comunidad y se documenta como varía esta especie en diferentes zonas de la selva de Los Tuxtlas.

El estudio de la estructura de la comunidad que se presenta en esta tesis, es muy similar al presentado por Piñero et al. (1977), aunque se basa únicamente en los datos obtenidos en tres

sitios permanentes de observación.

Como corolario, en una segunda sección de este capítulo, se presentan algunos datos preliminares de la estructura poblacional de la especie dioica Ch. tepejilote, principalmente la estructura de tamaños (como un indicador indirecto de la edad), los patrones de distribución y asociación entre sexos y la proporción de sexos. En cuanto a la dinámica poblacional, se presentan algunos datos preliminares sobre la sobrevivencia y la probabilidad reproductiva obtenidos a lo largo de un año.

## MATERIALES Y METODOS

En los estudios sobre la estructura y dinámica de una población, es importante conocer con precisión el destino individual de los organismos que componen una población que nos puede brindar información sobre los atributos demográficos y estructurales de la misma. Para ésto, se requiere la observación periódica y continua de los organismos por lo que es necesario el establecimiento de sitios permanentes de observación.

En el establecimiento de estos sitios para Ch. tepejilote, se siguió el mismo criterio utilizado por Piñero et al. (1977) que consiste brevemente en establecer sitios de  $600 \text{ m}^2$  (20m x 30m) con diferentes densidades de la especie en cuestión. Para el caso particular de esta tesis, se establecieron tres sitios con las características antes mencionadas (los sitios fueron enumerados en un orden de mayor a menor densidad). Estos sitios, fueron a su vez subdivididos en subcuadros de  $25 \text{ m}^2$  (5m x 5m) para facilitar la ubicación individual de los organismos.

### 1. Estructura de la comunidad.

#### a) Jerarquización de especies.

Para conocer la estructura de la comunidad y la importancia de Ch. tepejilote en los sitios permanentes de estudio, se procedió a cuantificar los valores de importancia de las especies vegetales de la siguiente manera:

$$\text{Valor de importancia de la especie } i = \text{Densidad relativa de la especie } i + \text{Frecuencia relativa de la especie } i + \text{Dominancia relativa de la especie } i$$

para lo cual se les midió a todos los individuos con un perímetro a la altura del pecho o 1.3 m (PAP) mayor o igual a 1.3 cm las siguientes características: altura total del individuo, PAP y cobertura. Simultáneamente se fue determinando la identidad específica de cada individuo.

b) Diversidad de especies.

Con base en la composición florística y abundancia relativa de cada especie dentro de cada uno de los sitios permanentes de observación, se determinaron los índices de diversidad para cada sitio. El índice utilizado fue el de Shannon-Wiener.

c) Similitudes florísticas.

Para detectar la similitud florística entre los sitios permanentes de observación se utilizó el índice de Sorensen (Chapman, 1976).

## 2. Atributos poblacionales de Ch. tepejilote.

a) Estructura de tamaños.

Para establecer la estructura poblacional de Ch. tepejilote, se realizó un censo en los sitios permanentes de observación identificando a cada individuo con una marca y midiéndoles la altura total, la cobertura, el PAP y el número de hojas que presentaba cada individuo. Con base en esto, se establecieron categorías discretas de tamaño utilizando como criterio intervalos de alturas de 0.50 m. Además, se procedió a elaborar un mapa a escala ubicando con precisión a cada individuo dentro de los sitios de estudio. Esto se hizo fundamentalmente para adultos y juveniles

(mayores a 0.30m) ya que en el caso de plántulas, no fue posible determinar la identidad de todas, debido a que en los sitios de estudio están presentes otras dos especies de Chamaedorea (Ch. shiedeana y Ch. ernesti-augusti) cuyas plántulas muestran una similitud fenotípica con las de Ch. tepejilote.

b) Proporción de sexos.

La proporción de sexos fue definida después de dos años de observación de todos los individuos adultos en los sitios de observación, que se reprodujeron por lo menos una vez en este período. A los individuos adultos que no se reprodujeron y los individuos juveniles no fue posible determinarles el sexo, ya que no se detectó alguna característica sexual secundaria evidente.

c) Patrones de distribución espacial y asociación entre sexos.

Para conocer el patrón de distribución espacial y asociación entre sexos se procedió a establecer cuadros de distinta magnitud (1m x 1m, 2m x 2m, 2.5m x 2.5m, 5 m x 5m, 5m x 7.5m) sobre el mapa a escala elaborado para ubicar a cada uno de los individuos. Los patrones fueron determinados utilizando como base de comparación el patrón de distribución de Poisson. Posteriormente, se utilizaron otros índices y pruebas estadísticas para definir el patrón particular. Para el patrón de distribución, se utilizaron la prueba de chi-cuadrada y el coeficiente de variación (cociente de la varianza entre la media), mientras que para la asociación, la prueba de chi-cuadrada, la prueba de chi-cuadrada con la corrección de Yates, la prueba de G (Zar, 1974), el índice

de Cole y el factor de correlación V (Poole, 1974).

d) Sobrevivencia.

Establecida la estructura de tamaños de las poblaciones, se definieron arbitrariamente categorías discretas de tamaños a intervalos de 0.50m. Con base en ésto, se realizaron observaciones periódicas cada 6 meses para conocer el número de individuos muertos para cada categoría de tamaño para cada sexo. Para el caso de plántulas no fue posible realizar estas observaciones por las razones descritas anteriormente. Con base en este registro, se elaboró una tabla preliminar de sobrevivencia para cada sexo.

e) Probabilidad reproductiva.

En el período reproductivo de Ch. tepejilote (septiembre a noviembre) se procedió a hacer observaciones del número de individuos que se reprodujeron. Con base en esta información, se determinó la probabilidad reproductiva de cada sexo para cada categoría discreta de tamaño.

## RESULTADOS

### 1. Estructura de la comunidad.

En las tablas 4.1 a la 4.6 se presentan los enlistados de las especies que están presentes en los sitios permanentes de observación, con base en sus valores de importancia sin discriminar el estrato vertical dentro del cual se ubican en la comunidad. En las tablas 4.1, 4.3 y 4.5 los valores de importancia fueron determinados con base en la cobertura relativa de las especies como indicador del valor de dominancia de las mismas. En estas tablas no se incluyen los bejucos, que en algunos sitios juegan un papel importante dentro de la estructura de la comunidad. En las tablas 4.2, 4.4 y 4.6 el valor de dominancia considerado fue el área basal, con lo que se incluyen los bejucos. En todos los casos se consideraron todos los individuos que presentaran un perímetro a la altura del pecho (PAP) de 1.3cm, con lo cual se incorporó un número considerable de individuos de varias especies del estrato inferior.

En la Tabla 4.1 podemos notar que la especie más importante es Ch. tepejilote seguida de Astrocaryum mexicanum, una palma que ha sido utilizada para caracterizar las comunidades de esta región de Los Tuxtlas. Analizando las especies del estrato inferior estas dos especies son las más importantes incluso considerando a las especies que dominan los estratos superiores. En este sitio, la diferencia en los valores de importancia entre estas dos especies de palmas no es muy notoria. Ch. tepejilote es 1.17 mayor que A. mexicanum.

Considerando el área basal como valor de dominancia, Tabla 4.2, la importancia de Ch. tepejilote no disminuye, es decir, sigue conservándose como la especie más importante, mientras que A. mexicanum disminuye su valor de importancia relativa. En este caso Ch. tepejilote es 1.34 más importante que A. mexicanum.

En el sitio número 2, Tabla 4.3, también Ch. tepejilote se presenta como la especie más importante a pesar de que la diversidad de especies se incrementa. En esta situación, el valor de importancia de Ch. tepejilote en relación con A. mexicanum es de 1.44 veces mayor. Al considerar el área basal para determinar la ordenación de especies en el sitio número 2, la riqueza de especies se incrementa notablemente por la influencia de los bejucos. A pesar de ésto, Ch. tepejilote sigue siendo la especie más importante, mientras que A. mexicanum disminuye su importancia relativa. La diferencia entre ambas palmas es de 1.76 veces.

Para el caso del sitio número 3, en las Tablas 4.5 y 4.6 se presentan los enlistados de especies. En esta localidad de importancia de Ch. tepejilote disminuye considerablemente, mientras que A. mexicanum es la especie más importante. En este sitio, la diversidad es muy similar a la del sitio número 2, sólo que la topografía de esta localidad es distinta, es decir, este sitio presenta una pendiente muy marcada que probablemente influya en las probabilidades de establecimiento de los individuos de Ch. tepejilote.

En la Figura 4.1 se presentan las distribuciones de las frecuencias de alturas de las especies arbóreas que presentaron un

PAP mayor o igual a 1.3 cm en los tres sitios permanentes de observación. Fundamentalmente podemos diferenciar dos estratos bien representados, el estrato inferior con individuos cuyas alturas alcanzan hasta 12.5 m y un segundo estrato con individuos hasta de 23 m aproximadamente. El estrato superior, en todos los casos, se encuentra subrepresentado.

El estrato inferior está constituido principalmente por especies como A. mexicanum, Ch. tepejilote, Ch. shiedeana, Bactris trichophylla, Aegiphilla costaricensis e individuos juveniles de Sapranthus microcarpus, Poulsenia armata, etc.

El estrato medio, está representado principalmente por individuos de Pseudolmedia oxyphyllaria, y en menor medida por Pleuroanthodendron lindenii, Cymbopetalum baillonii, Orthion oblanceolatum, Croton nitens, etc.

En el estrato superior se presentan Nectandra ambigens, Ficus sp., Spondias mombin, Cordia megalantha, todos con pocos individuos.

De la Figura 4.1, también podemos notar que el porcentaje de individuos de las distintas especies se concentran principalmente en la primera categoría de alturas, sobretodo en el sitio número 1 donde alcanza casi un 80% de individuos. En los sitios 2 y 3, se presenta aproximadamente un 50% del total. Esto nos puede estar indicando que la regeneración de especies en estos sitios, sobretodo en el sitio 1, es considerable.

En la Tabla 4.7 se presentan los valores de diversidad para cada uno de los sitios permanentes de observación. El sitio número 3 es donde se presenta la mayor diversidad de especies, mientras que el sitio número 1 es el menos diverso siguiendo el índice de Shannon-Wiener. Para conocer si las diferencias entre estos índices eran estadísticamente significativas, se procedió a aplicar una prueba de t (Hutcheson, 1970 en Zar, 1974). De esta prueba se concluye que los índices de diversidad difieren entre los sitios 1 y 2, y 1 y 3, pero entre los sitios 2 y 3 no difieren significativamente. Relacionando estos resultados con los valores de importancia de Ch. tepejilote, podemos notar que en el sitio menos diverso es donde Ch. tepejilote es la especie más importante.

Para conocer el porcentaje de especies que comparten los sitios permanentes de observación, se procedió a analizar la diversidad de especies en función de la similitud de especies que se presentan entre estos sitios. En todos los casos, es decir, comparando los sitios 1 y 2, 1 y 3 y 2 y 3, se presenta un porcentaje de similitud de especies de aproximadamente 50%. Esto se presenta en la Tabla 4.8.

La lista florística de las especies encontradas en los sitios permanentes de trabajo se presentan en el Apéndice A.

Tabla 4.1. Lista de las especies vegetales con base en sus valores de importancia, para el sitio 1, utilizando como valores de dominancia a la cobertura. Se incluyen todos los individuos con un PAP mayor o igual a 1.3 cm. El número total de individuos fue de 214.

ESPECIE	FAMILIA	DENSIDAD RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DOMINANCIA RELATIVA	VALOR DE IMPORTANCIA
1. Chamaedorea tepejilote	(Palmae)	37.68	16.80	5.36	59.84
2. Astrocaryum mexicanum	(Palmae)	19.81	14.28	17.00	51.09
3. Pseudolmedia oxyphyllaria	(Moraceae)	2.90	5.04	13.19	21.13
4. Guarea grandifolia	(Meliaceae)	1.45	2.52	10.25	14.22
5. Ficus sp.	(Moraceae)	0.48	0.84	11.37	12.69
6. Chamaedorea schiedeana	(Palmae)	4.83	6.72	0.20	11.75
7. Cymbopetalum baillonii	(Annonaceae)	1.45	2.52	7.60	11.57
8. Psychotria sp. I*	(Rubiaceae)	2.90	3.36	4.59	10.85
9. Pleuroanthodendron lindenii	(Flacourtiaceae)	2.42	3.36	3.80	9.58
10. Nectandra ambigens	(Lauraceae)	1.45	2.52	4.68	8.65
11. Capparis baduca	(Capparidaceae)	1.93	3.36	3.18	8.47
12. Sapranthus microcarpus	(Annonaceae)	1.93	3.36	2.50	7.79
13. Guarea glabra	(Meliaceae)	1.93	2.52	1.97	6.42
14. Nectandra sp. I*	(Lauraceae)	0.48	0.84	4.66	5.98
15. Bactris trichophylla	(Palmae)	1.93	3.36	0.63	5.92
16. Croton nitens	(Euphorbiaceae)	1.93	2.52	1.23	5.68
17. Poulsenia armata	(Moraceae)	1.45	2.52	0.20	4.17
18. Spondias mombin	(Anacardiaceae)	0.97	1.68	1.23	3.88
19. Pouteria compechiana	(Sapotaceae)	0.97	1.68	1.01	3.66
20. Aegiphila costaricensis	(Verbenaceae)	0.97	1.68	0.74	3.39
21. Hamelia sp.	(Rubiaceae)	0.97	1.68	0.62	3.27
22. Nectandra sp. II*	(Lauraceae)	0.48	0.84	1.72	3.04
23. Psychotria faxlucens	(Rubiaceae)	0.97	1.68	0.27	2.92
24. Quararibea funebris	(Bombaceae)	0.97	1.68	0.14	2.79
25. Erythrina folkersii	(Leguminosae)	0.48	0.84	0.69	2.01
26. Orthion oblanceolatum	(Violaceae)	0.48	0.84	0.36	1.68
27. Quararibea guatemalteca	(Bombacaceae)	0.48	0.84	0.19	1.52

(continua...)

28. <i>Geonoma oxycarpa</i>	(Palmae)	0.48	0.84	0.16	1.48
29. Lauraceae II*	(Lauraceae)	0.48	0.84	0.11	1.43
30. <i>Piper hispidum</i>	(Piperaceae)	0.48	0.84	0.10	1.42
31. <i>Urea alata</i>	(Urticaceae)	0.48	0.84	0.09	1.41
32. <i>Cytharexylon pterocladum</i>	(Verbenaceae)	0.48	0.84	0.04	1.36
33. <i>Stemmadenia donell-smithii</i>	(Apocynaceae)	0.48	0.84	0.04	1.36
34. <i>Eugenia</i> sp.	(Myrtaceae)	0.48	0.84	0.03	1.35
35. <i>Amphitecna tuxtliensis</i>	(Bignoniaceae)	0.48	0.84	0.02	1.34
36. <i>Acalypha skuchii</i>	(Euphorbiaceae)	0.48	0.84	0.02	1.34

---

\*Individuo no determinado cuya numeración (en números romanos) corresponde a una nomenclatura provisional local del proyecto "Flora de la Estación de Los Tuxtlas".

Tabla 4.2. Lista de las especies vegetales con base en sus valores de importancia, para el sitio 1, utilizando como valor de dominancia el área basal. Se incluyen todos los individuos con un PAP mayor o igual a 1.3 cm. El número total de individuos fue de 214.

ESPECIE	FAMILIA	DENSIDAD RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DOMINANCIA RELATIVA	VALOR DE IMPORTANCIA
1. Chamaedorea tepejilote	(Palmae)	37.68	16.80	0.82	55.30
2. Ficus sp.	(Moraceae)	0.48	0.84	53.32	54.64
3. Astrocaryum mexicanum	(Palmae)	19.81	14.28	7.29	41.38
4. Pseudolmedia oxyphyllaria	(Moraceae)	2.90	5.04	5.90	13.84
5. Guarea grandifolia	(Meliaceae)	1.45	2.52	7.91	11.88
6. Chamaedorea schiedeana	(Palmae)	4.83	6.72	0.01	11.56
7. Nectandra sp. I*	(Lauraceae)	6.48	0.84	8.31	9.63
8. Nectandra ambigens	(Lauraceae)	1.45	2.52	4.80	8.77
9. Psychotria sp. I*	(Rubiaceae)	2.90	3.36	2.19	8.45
10. Pleuroanthodendron lindenii	(Flacourtiaceae)	2.42	3.36	1.43	7.21
11. Cymbopetalum ballonii*	(Annonaceae)	1.45	2.52	2.60	6.57
12. Sapranthus microcarpus	(Annonaceae)	1.93	3.36	0.57	5.86
13. Capparis baduca	(Capparidaceae)	1.93	3.36	0.17	5.46
14. Bactris aff. trichophylla	(Palmae)	1.93	3.36	0.04	5.33
15. Croton nitens	(Euphorbiaceae)	1.93	2.52	0.65	5.10
16. Guarea glabra	(Meliaceae)	1.93	2.52	0.44	4.89
17. Poulsonia armata	(Moraceae)	1.45	2.52	0.01	3.98
18. Spondias mombin	(Anacardiaceae)	0.97	1.68	0.89	3.54
19. Pouteria campechiana	(Sapotaceae)	0.97	1.68	0.53	3.18
20. Aegiphilla costaricensis	(Verbenaceae)	0.97	1.68	0.20	2.85
21. Hamelia sp. I*	(Rubiaceae)	0.97	1.68	0.06	2.71
22. Connarus schultesii	(Connaraceae)	0.97	1.68	0.04	2.69
23. Psychotria faxlucens	(Rubiaceae)	0.97	1.68	0.03	2.68
24. Quararibea funebris	(Bombacaceae)	0.97	1.68	0.01	2.66
25. Urera alata	(Urticaceae)	0.48	0.84	0.63	1.95
26. Nectandra sp. II*	(Lauraceae)	0.48	0.84	0.27	1.59
27. Erythrina folkersii	(Leguminosae)	0.48	0.84	0.27	1.59

(continua...)

28. <i>Orthion oblanceolatum</i>	(Violaceae)	0.48	0.84	0.13	1.45
29. <i>Geonoma oxycarpa</i>	(Palmae)	0.48	0.84	0.04	1.36
30. <i>Cytharexylon pterocladum</i>	(Verbenaceae)	0.48	0.84	0.04	1.36
31. <i>Quararibea guatemalteca</i>	(Bombacaceae)	0.48	0.84	0.01	1.33
32. <i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	(Appcynaceae)	0.48	0.84	0.01	1.33
33. Lauraceae II*	(Lauraceae)	0.48	0.84	0.01	1.33
34. <i>Piper hispidum</i>	(Piperaceae)	0.48	0.84	0.01	1.33
35. <i>Eugenia</i> sp.	(Myrtaceae)	0.48	0.84	0.01	1.33
36. <i>Ipomea phyllomega</i>	(Convolvulaceae)	0.48	0.84	0.01	1.33
37. <i>Amphitecna tuxtliensis</i>	(Bignoniaceae)	0.48	0.84	0.004	1.32
38. <i>Acalypha skuchii</i>	(Euphorbiaceae)	0.48	0.84	0.002	1.32

---

\*Individuo no determinado cuya numeración (en números romanos) corresponde a una nomenclatura local provisional del proyecto "Flora de la Estación de Los Tuxtlas".

Tabla 4.3. Lista de las especies vegetales con base en sus valores de importancia, para el sitio 2, utilizando como valor de dominancia la cobertura. Se incluyen todos los individuos con un PAP mayor o igual a 1.3 cm. El número total de individuos fue de 288.

ESPECIE	FAMILIA	DENSIDAD RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DOMINANCIA RELATIVA	VALOR DE IMPORTANCIA
1. Chamaedorea tepejilote	(Palmae)	32.76	14.57	5.84	53.17
2. Astrocaryum mexicanum	(Palmae)	12.93	11.92	11.97	36.82
3. Pseudolmedia oxyphyllaria	(Moraceae)	6.03	8.61	14.28	28.92
4. Trophis mexicana	(Moraceae)	4.31	6.63	3.53	14.47
5. Poulsenia armata	(Moraceae)	3.44	4.64	5.58	13.66
6. Chamaedorea schiedeana	(Palmae)	7.30	4.64	0.69	12.63
7. Cymbopetalum baillonii*	(Annonaceae)	2.20	3.31	5.66	11.17
8. Cordia megalantha	(Boraginaceae)	0.43	0.66	9.98	11.07
9. Lauraceae I	(Lauraceae)	1.30	1.99	7.59	10.88
10. Bactris trichophylla	(Palmae)	3.44	5.30	1.26	10.00
11. Sapranthus microcarpus	(Annonaceae)	3.01	4.64	2.33	9.98
12. Dendropanax arboreus	(Araliaceae)	1.70	2.65	5.10	9.45
13. Pleuroanthodendron mexicana*	(Flacourtiaceae)	0.43	0.66	5.45	6.54
14. Mortoniodendron guatemalense	(Tiliaceae)	0.90	1.32	0.27	6.44
15. Brosimum alicastrum	(Moraceae)	1.30	1.99	2.02	5.31
16. Capparis baduca	(Capparidaceae)	1.70	2.65	0.81	5.16
17. Aegiphila costaricensis	(Verbenaceae)	1.70	1.99	1.24	4.93
18. Acalypha skuchii	(Euphorbiaceae)	1.72	2.65	0.09	4.46
19. Pouteria sp. I*	(Annonaceae)	1.33	1.32	1.27	3.92
20. Rheedea edulis	(Guttiferae)	1.30	1.32	1.12	3.74
21. Allophilus campostachis	(Sapindaceae)	0.40	0.66	2.44	3.50
22. Nectandra ambigens	(Lauraceae)	0.90	1.32	0.88	3.10
23. Hampea nutricia	(Malvaceae)	0.43	0.66	1.43	2.52
24. Guarea grandifolia	(Meliaceae)	0.90	1.32	0.27	2.49
25. Psychotria I*	(Rubiaceae)	0.43	0.66	0.91	2.00
26. Orthion oblanceolatum	(Violaceae)	0.43	0.66	0.67	1.76
27. Eugenia sp.	(Myrtaceae)*	0.43	0.66	0.64	1.73

(continua...)

28. Annonaceae I*	(Annonaceae)	0.43	0.66	0.48	1.57
29. Turpinia occidentalis	(Staphyleaceae)	0.43	0.66	0.45	1.54
30. Psychotria faxlucens	(Rubiaceae)	0.43	0.66	0.39	1.48
31. Amphitecna tuxtliensis	(Bignoniaceae)	0.43	0.66	0.31	1.40
32. Geonoma oxycarpa	(Palmae)	0.43	0.66	0.27	1.36
33. Rinorea guatemalensis	(Violaceae)	0.43	0.66	0.20	1.29
Aspidosperma megalocarpon	(Apocynaceae)	0.43	0.66	0.20	1.29
35. Quararibea guatemalteca	(Bombacaceae)	0.43	0.66	0.07	1.16
Croton nitens	(Euphorbiaceae)	0.43	0.66	0.07	1.16
Brosimum alicastrum	(Moraceae)	0.43	0.66	0.07	1.16
38. Hamelia longipes	(Rubiaceae)	0.43	0.66	0.05	1.14
Quararibea funebris	(Bombacaceae)	0.43	0.65	0.05	1.14
40. Rubiaceae I*	(Rubiaceae)	0.43	0.66	0.04	1.13
41. Piper nitidum	(Piperaceae)	0.43	0.66	0.03	1.12
42. Inga sp.	(Leguminosae)	0.43	0.66	0.02	1.11

---

\*Individuo no determinado cuya numeración (en números romanos) corresponde a una nomenclatura local provisional del proyecto "Flora de la Estación de Los Tuxtlas".

Tabla 4.4. Lista de las especies vegetales con base en sus valores de importancia, para el sitio 2, utilizando como valor de dominancia el área basal. Se incluyen todos los individuos con un PAP mayor o igual a 1.3 cm. El número total de individuos fue de 288.

ESPECIE	FAMILIA	DENSIDAD RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DOMINANCIA RELATIVA	VALOR DE IMPORTANCIA
1. Chamaedorea tepejilote	(Palmae)	28.57	11.89	1.53	41.99
2. Cordia megalantha	(Boraginaceae)	0.38	0.54	23.81	24.73
3. Pseudolmedia oxyphyllaria	(Moraceae)	5.26	7.03	11.72	24.01
4. Astrocaryum mexicanum	(Palmae)	11.28	9.74	2.90	23.92
5. Poulsenia armata	(Moraceae)	3.01	3.78	9.22	16.01
6. Lauraceae I*	(Lauraceae)	1.13	1.62	10.71	13.46
7. Cymbopetalum baillonii	(Annonaceae)	1.88	2.70	7.16	11.74
8. Trophis mexicana	(Moraceae)	3.76	5.40	1.66	10.82
9. Chamaedorea schiedeana	(Palmae)	6.39	3.78	0.08	10.25
10. Nectandra ambigens	(Lauraceae)	0.75	1.08	8.41	10.24
11. Dendropanax arboreus	(Araliaceae)	1.50	2.16	5.29	8.95
12. Mortoniodendron guatemalense	(Tiliaceae)	0.75	1.08	5.74	7.57
13. Bactris trichophylla	(Palmae)	3.01	4.32	0.20	7.53
14. Sapranthus microcarpus	(Annonaceae)	2.63	3.78	1.00	7.41
15. Bignonaceae III*	(Bignoniaceae)	2.63	3.78	0.26	6.67
16. Salacia megistophylla	(Hippocrateaceae)	2.25	3.24	0.17	5.66
17. Bignoniaceae II*	(Bignoniaceae)	1.88	2.70	0.27	4.85
18. Pleuroanthodendron lindenii	(Flacourtiaceae)	0.38	0.54	3.34	4.26
19. Capparis baduca	(Capparidaceae)	1.50	2.16	0.26	3.92
20. Acalypha skuchii	(Euphorbiaceae)	1.50	2.16	0.03	3.69
21. Aegiphila costaricensis	(Verbenaceae)	1.50	1.62	0.39	3.51
22. Brosimum alicastrum	(Moraceae)	1.13	1.62	0.36	3.11
23. Rheedea edulis	(Guttiferae)	1.13	1.08	0.73	2.94
24. Machaerium floribundum	(Leguminosae)	1.13	1.62	0.17	2.92
25. Pouteria sp. I*	(Sapotaceae)	1.13	1.08	0.66	2.87
26. Paragonia pyramidata	(Bignoniaceae)	0.75	1.08	0.27	2.10
27. Guarea grandifolia	(Meliaceae)	0.75	1.08	0.15	1.98

(continua...)

28.	<i>Fornsteronia viridescens</i>	(Apocynaceae)	0.75	1.08	0.11	1.94
29.	<i>Connarus schultesii</i>	(Connaraceae)	0.75	1.08	0.07	1.90
30.	<i>Ipomoea phyllomega</i>	(Convolvulaceae)	0.75	1.08	0.02	1.85
31.	<i>Orthion oblanceolatum</i>	(Violaceae)	0.38	0.54	0.48	1.40
32.	<i>Hampea nutricia</i>	(Malvaceae)	0.38	0.54	0.47	1.39
33.	<i>Eugenia</i> sp.	(Myrtaceae)	0.38	0.54	0.36	1.28
34.	<i>Allophylus campostachis</i>	(Sapindaceae)	0.38	0.54	0.35	1.27
35.	<i>Psychotria</i> I*	(Rubiaceae)	0.38	0.54	0.32	1.24
36.	Annonaceae I*	(Annonaceae)	0.38	0.53	0.30	1.22
37.	<i>Amphitecna tuxtlenis</i>	(Bignoniaceae)	0.38	0.54	0.27	1.19
38.	<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	(Apocynaceae)	0.38	0.54	0.23	1.15
	<i>Psychotria faxlucens</i>	(Rubiaceae)	0.38	0.54	0.23	1.15
40.	<i>Turpinia occidentalis</i>	(Staphyleaceae)	0.38	0.54	0.09	1.01
41.	Solanaceae I*	(Solanaceae)	0.38	0.54	0.07	0.99
42.	<i>Geonoma oxycarpa</i>	(Palmae)	0.38	0.54	0.06	0.98
	<i>Strichnos tabascana</i>	(Loganiaceae)	0.38	0.54	0.06	0.98
44.	Moraceae I*	(Moraceae)	0.38	0.54	0.02	0.94
	<i>Davilla aspera</i>	(Dilleniaceae)	0.38	0.54	0.02	0.94
	<i>Quararibea guatemalteca</i>	(Bombacaceae)	0.38	0.54	0.02	0.94
	<i>Paullinia</i> sp.	(Sapindaceae)	0.38	0.54	0.02	0.94
	<i>Desconocida</i> I*	( )	0.38	0.54	0.02	0.94
49.	<i>Piper nitidum</i>	(Piperaceae)	0.38	0.54	0.008	0.93
	<i>Hamelia longipes</i>	(Rubiaceae)	0.38	0.54	0.008	0.93
	<i>Quararibea funebris</i>	(Bombaceae)	0.38	0.54	0.008	0.93
	<i>Croton nitens</i>	(Euphorbiaceae)	0.38	0.54	0.008	0.93
53.	Rubiaceae I*	(Rubiaceae)	0.38	0.54	0.004	0.92
	<i>Rinorea guatemalensis</i>	(Violaceae)	0.38	0.54	0.004	0.92
	<i>Inga</i> sp.	(Leguminosae)	0.38	0.54	0.004	0.92
	<i>Trichilia pallida</i>	(Meliaceae)	0.38	0.54	0.004	0.92

\*Individuo no determinado cuya numeración (en números romanos) corresponde a una nomenclatura local provisional del proyecto "Flora de la Estación de Los Tuxtles".

Tabla 4.5. Lista de las especies vegetales con base en sus valores de importancia, para el sitio 3, utilizando como valor de dominancia la cobertura. Se incluyen todos los individuos con un PAP mayor o igual a 1.3 cm. El número total de individuos fue de 163.

ESPECIE	FAMILIA	DENSIDAD RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DOMINANCIA RELATIVA	VALOR DE IMPORTANCIA
1. <i>Astrocaryum mexicanum</i>	(Palmae)	30.20	17.39	15.27	62.86
2. <i>Chamaedorea tepejilote</i>	(Palmae)	11.41	10.43	0.87	22.71
3. <i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	(Moraceae)	4.70	6.09	10.12	20.91
4. <i>Psychotria</i> sp. I*	(Rubiaceae)	3.35	4.35	4.57	12.27
5. <i>Spondias mombin</i>	(Anacardiaceae)	1.34	1.74	8.72	11.80
6. <i>Orthion oblanceolatum</i>	(Violaceae)	3.35	4.35	4.67	11.37
7. <i>Bursera simaruba</i>	(Burseraceae)	0.67	0.87	9.70	11.24
8. <i>Bactris trichophylla</i>	(Palmae)	4.70	4.35	0.83	9.88
9. <i>Turpinia occidentalis</i>	(Staphylleaceae)	0.67	0.87	7.76	9.30
10. <i>Aegiphila costaricensis</i>	(Verbenaceae)	3.36	4.35	1.16	8.87
11. <i>Chamaedorea schiedeana</i>	(Palmae)	3.36	4.35	0.10	7.81
12. <i>Sapranthus microcarpus</i>	(Annonaceae)	2.68	3.48	1.36	7.52
13. <i>Nectandra ambigens</i>	(Lauraceae)	0.67	0.87	5.32	6.86
14. <i>Malmea depressa</i>	(Annonaceae)	2.68	2.61	0.85	6.14
15. <i>Trophis mexicana</i>	(Moraceae)	2.01	2.61	1.19	5.81
16. <i>Croton nitens</i>	(Euphorbiaceae)	2.01	2.61	1.07	5.69
17. <i>Quararibea funebris</i>	(Bombacaceae)	1.34	1.74	2.44	5.52
18. Lauraceae I*	(Lauraceae)	0.67	0.87	3.53	5.07
19. <i>Brosimum alicastrum</i>	(Moraceae)	1.34	1.74	1.90	4.98
20. <i>Acalipha skuchii</i>	(Euphorbiaceae)	2.01	2.61	0.35	4.97
21. <i>Rheedia edulis</i>	(Guttiferae)	2.01	2.61	0.35	4.97
22. <i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	(Apocynaceae)	1.34	1.74	1.49	4.57
23. <i>Dendropanax arboreus</i>	(Araliaceae)	0.67	0.87	2.94	4.48
24. <i>Cymbopetalum baillonii</i> *	(Annonaceae)	1.34	1.74	1.26	4.34
25. <i>Faramea occidentalis</i>	(Rubiaceae)	1.34	1.74	0.79	3.87
26. <i>Cupania dentata</i>	(Sapindaceae)	0.67	0.87	2.20	3.74
27. <i>Lunania mexicana</i>	(Flacourtiaceae)	0.67	0.87	1.83	3.37

(continua...)

28. Piper sp.	(Piperaceae)	0.67	0.87	1.41	2.95
29. Annonaceae II*	(Annonaceae)	0.67	0.87	1.22	2.76
30. Guarea glabra	(Meliaceae)	0.67	0.87	1.15	2.69
31. Aspidosperma megalocarpon	(Apocynaceae)	0.67	0.87	0.85	2.39
32. Brosium sp.	(Moraceae)	0.67	0.87	0.81	2.35
33. Trichilia martiana	(Meliaceae)	0.67	0.87	0.35	1.89
34. Annonaceae I*	(Annonaceae)	0.67	0.87	0.24	1.78
35. Capparis baduca	(Capparidaceae)	0.67	0.87	0.14	1.68
36. Bunchosia lindeniana	(Malpighiaceae)	0.67	0.87	0.12	1.66
37. Piper aff. amalago	(Piperaceae)	0.67	0.87	0.03	1.57
38. Poulsonia armata	(Moraceae)	0.67	0.87	0.01	1.55
Sapotaceae II*	(Sapotaceae)	0.67	0.87	0.01	1.55
Psychotria faxlucens	(Rubiaceae)	0.67	0.87	0.01	1.55

---

\*Individuo no determinado cuya numeración (en números romanos) corresponde a una nomenclatura local provisional del proyecto "Flora de la Estación de Los Tuxtles".

Tabla 4.6. Lista de las especies vegetales con base en sus valores de importancia, para el sitio 3, utilizando como valor de dominancia el área basal. Se incluyen todos los individuos con un PAP mayor o igual a 1.3 cm. El número total de individuos fue de 163.

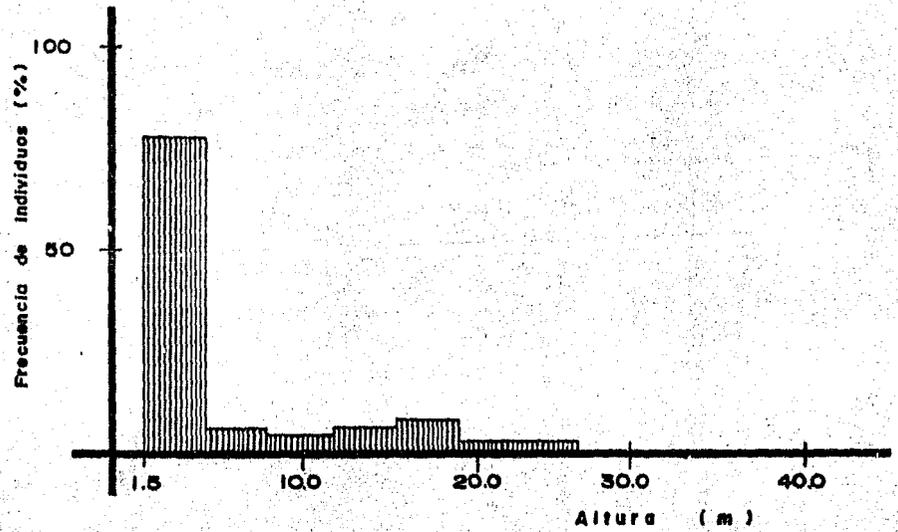
ESPECIE	FAMILIA	DENSIDAD RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	DOMINANCIA RELATIVA	VALOR DE IMPORTANCIA
1. <i>Astrocarym mexicanum</i>	(Palmae)	27.78	15.62	3.33	46.73
2. <i>Spondias mombin</i>	(Anacardiaceae)	1.23	1.56	20.12	22.91
3. <i>Chamaedorea tepejilote</i>	(Palmae)	10.49	9.37	0.27	20.13
4. <i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	(Moraceae)	4.32	5.47	8.03	17.82
5. <i>Bursera simaruba</i>	(Burseraceae)	0.62	0.78	12.85	14.25
6. Lauraceae I*	(Lauraceae)	0.62	0.78	11.66	13.06
7. <i>Dendropanax arboreus</i>	(Araliaceae)	0.62	0.78	10.54	11.94
8. <i>Orthion oblanceolatum</i>	(Violaceae)	3.09	3.91	3.96	10.96
9. <i>Bactris trichophylla</i>	(Palmae)	4.32	3.91	0.34	7.34
10. <i>Aegiphila costaricensis</i>	(Verbenaceae)	3.09	3.91	0.34	7.34
11. <i>Nectandra ambigens</i>	(Lauraceae)	0.62	0.78	5.91	7.31
12. <i>Chamaedorea schiedeana</i>	(Palmae)	3.09	3.91	0.01	7.01
13. <i>Sapranthus microcarpus</i>	(Annonaceae)	2.47	3.13	0.28	5.88
14. <i>Salacia megistophylla</i>	(Hippocrateaceae)	2.47	3.13	0.09	5.69
15. <i>Psychotria I*</i>	(Rubiaceae)	1.85	2.34	1.22	5.41
16. <i>Turpinia occidentalis</i>	(Staphyleaceae)	0.62	0.78	3.79	5.19
17. <i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	(Apocynaceae)	1.23	1.56	2.20	4.99
18. <i>Malmea dupressa</i>	(Annonaceae)	2.47	2.34	0.10	4.91
19. <i>Croton nitens</i>	(Euphorbiaceae)	1.85	2.34	0.57	4.76
20. <i>Trophis mexicana</i>	(Moraceae)	1.85	2.34	0.22	4.41
21. <i>Quararibea funebris</i>	(Bombacaceae)	1.23	1.56	1.60	4.39
22. <i>Acalipha skuchii</i>	(Euphorbiaceae)	1.85	2.34	0.06	4.25
23. <i>Guarea glabra</i>	(Meliaceae)	0.62	0.78	2.77	4.17
24. <i>Lunania mexicana</i>	(Flacourtiaceae)	0.62	0.78	2.66	4.06
25. <i>Cupania dentata</i>	(Sapindaceae)	0.62	0.78	2.51	3.91
26. <i>Rheedia edulis</i>	(Guttiferae)	1.85	1.56	0.12	3.53
27. <i>Cymbopetalum baillonii</i>	(Annonaceae)	1.23	1.56	0.39	3.18

(continua...)

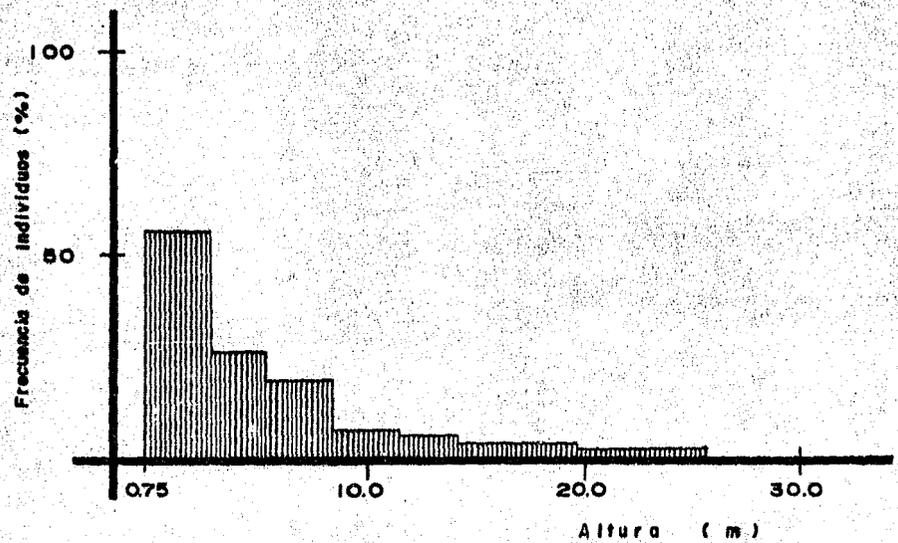
28.	<i>Brosium alicastrum</i>	(Moraceae)	1.23	1.56	0.37	3.16
29.	Bignonaceae III*	(Bignoniaceae)	0.62	0.78	1.59	2.99
30.	<i>Faramea occidentalis</i>	(Rubiaceae)	1.23	1.56	0.19	2.98
31.	<i>Fornesteronia viridescens</i>	(Apocynaceae)	1.23	1.56	0.09	2.88
32.	<i>Randia retroflexa</i>	(Rubiaceae)	1.24	1.56	0.017	2.82
33.	Moraceae I*	(Moraceae)	0.62	0.78	0.98	2.38
34.	<i>Piper aff. amalago</i>	(Piperaceae)	0.62	0.78	0.87	2.27
	<i>Piper sp.</i>	(Piperaceae)	0.62	0.78	0.87	2.27
36.	<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	(Apocynaceae)	0.62	0.78	0.53	1.93
37.	Annonaceae II*	(Annonaceae)	0.62	0.78	0.32	1.72
38.	<i>Trichilia martiana</i>	(Meliaceae)	0.62	0.78	0.10	1.50
39.	<i>Capparis baduca</i>	(Capparidaceae)	0.62	0.78	0.08	1.48
40.	<i>Bunchosia lindeniana</i>	(Malpighiaceae)	0.62	0.78	0.06	1.46
	Annonaceae I*	(Annonaceae)	0.62	0.78	0.06	1.46
42.	<i>Paullinia sp.</i>	(Sapindaceae)	0.62	0.78	0.04	1.44
	Bejuco desconocido	( )	0.62	0.78	0.04	1.44
44.	Bignonaceae II*	(Bignoniaceae)	0.62	0.78	0.02	1.42
	Bignonaceae IV*	(Bignoniaceae)	0.62	0.78	0.02	1.42
46.	<i>Psychotria faxlucens</i>	(Rubiaceae)	0.62	0.78	0.009	1.41
	Sapotaceae II*	(Sapotaceae)	0.62	0.78	0.006	1.41
	<i>Connarus schultesii</i>	(Connaraceae)	0.62	0.78	0.006	1.41
	<i>Poulsenia armata</i>	(Moraceae)	0.62	0.78	0.006	1.41

\*Individuo no determinado cuya numeración (en números romanos) corresponde a una nomenclatura local provisional del proyecto "Flora de la Estación de Los Tuxtlas".

● SITIO 1 n = 208



● SITIO 2 n = 243



● SITIO 3 n = 148

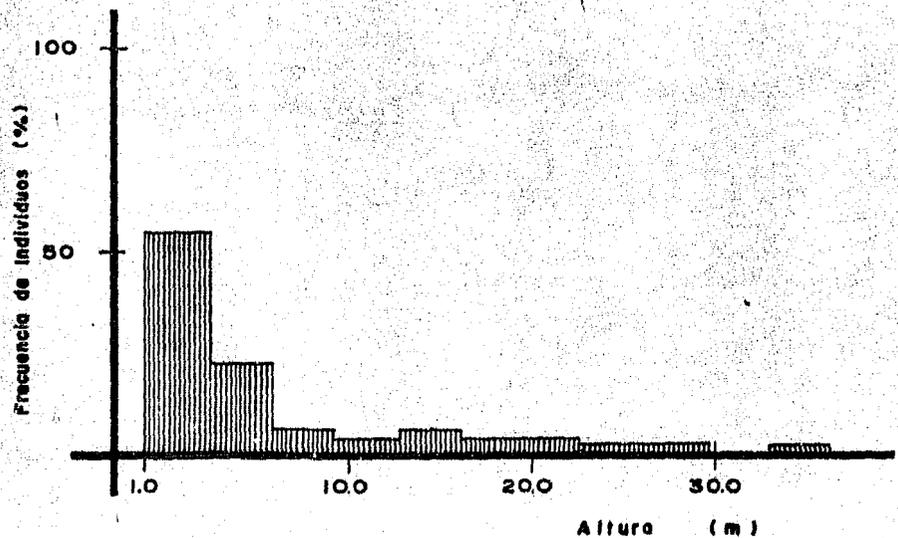


Figura 4.1. Distribución de frecuencias de alturas de las especies arbóreas con un PAP mayor o igual a 1.3 cm de los tres sitios permanentes de observación.

Tabla 4.7. Comparación de los valores de diversidad en los tres sitios permanentes de observación.

Sitio	Indice de diversidad (H')*	Comparación ( )**
1	1.069	1 y 2 - < 0.01
2	1.336	2 y 3 - n.s.
3	1.377	3 y 1 - < 0.001

\*Indice de Shannon-Wiener.

\*\*Valor de probabilidad utilizando prueba de t para comparar índices de diversidad (Hutcheson, 1970 en Zar, 1974).

Tabla 4.8. Comparación de la similitud de especies entre los tres sitios permanentes de observación.

Sitios	Coefficiente de similitud (c)*
1 y 2	52%
2 y 3	58%
1 y 3	48%

\*Coeficiente de similitud de Sorensen (Brower & Zar, 1977).

## 2. Atributos poblacionales de Ch. tepejilote.

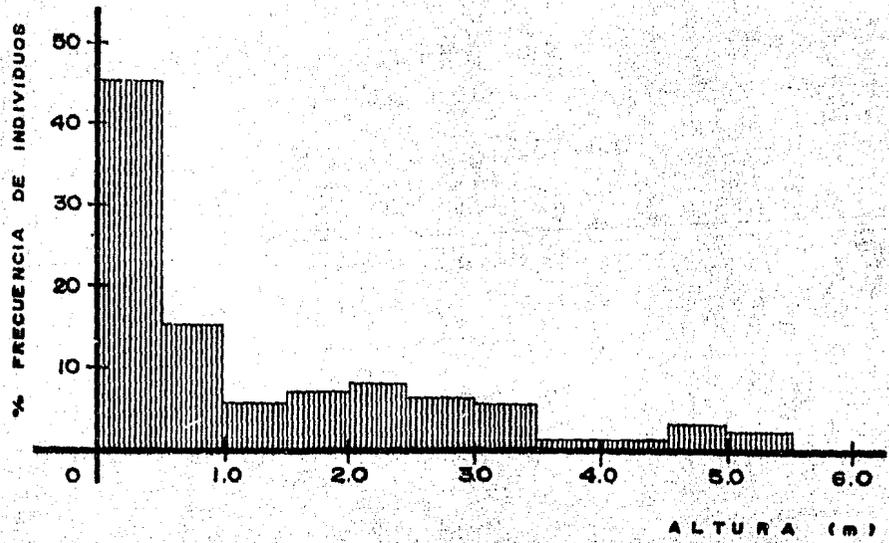
En la Figura 4.2 se presentan los datos de la densidad poblacional y de la estructura de tamaños de las tres poblaciones estudiadas. El sitio designado como el número 1, es donde existe una mayor densidad poblacional con 286 individuos, le sigue el sitio número 2 con 241 individuos y el sitio 3 con 130 individuos.

Para el sitio 1 se puede observar que existen tres intervalos que nos sugieren tres categorías amplias de tamaño predominantes. La primera de 0 m a 1 m, la segunda de 1.5 m a 3.5 m y la tercera de 4.0 m en adelante. En este sitio los individuos más grandes alcanzan una altura hasta de 5.5 m, mientras que en los sitios 2 y 3, alcanzan alturas de 5.0 m y 4.0 m respectivamente. La tercera categoría de tamaños en estos dos últimos sitios no es muy clara su presentación, lo cual nos puede estar indicando que en estos sitios el desarrollo de Ch. tepejilote es relativamente menor (en el tiempo) que en el sitio 1.

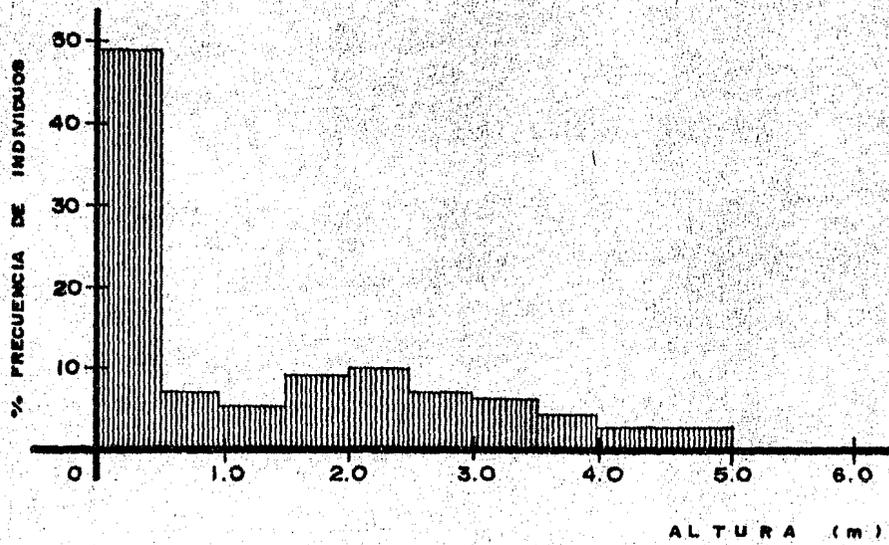
La categoría de tamaño de 0 m a 0.50 m probablemente esté sobrerrepresentado, ya que no fue posible la determinación de la identidad específica de las plántulas en todos los casos. Sin embargo, claramente se muestra que es la categoría más abundante en individuos.

En la Figura 4.3 y en la Tabla 4.9 se presentan las proporciones de sexos para cada uno de los sitios estudiados. En la Figura 4.3 se puede apreciar el porcentaje de individuos que han sido sexados y de éste, la proporción correspondiente a cada sexo en cada categoría de tamaño.

● SITIO 1 n = 286



● SITIO 2 n = 241



● SITIO 3 n = 130

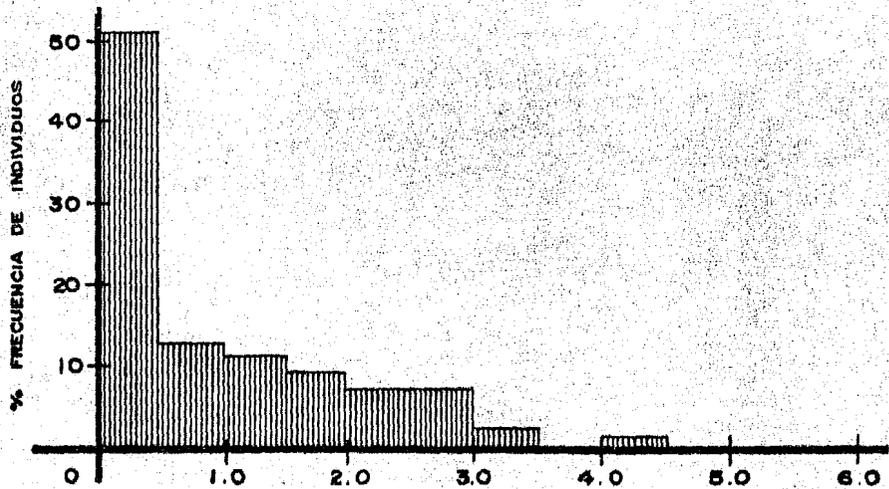


Figura 4.2. Datos de la densidad poblacional y estructura de tamaños de los tres sitios permanentes de observación.

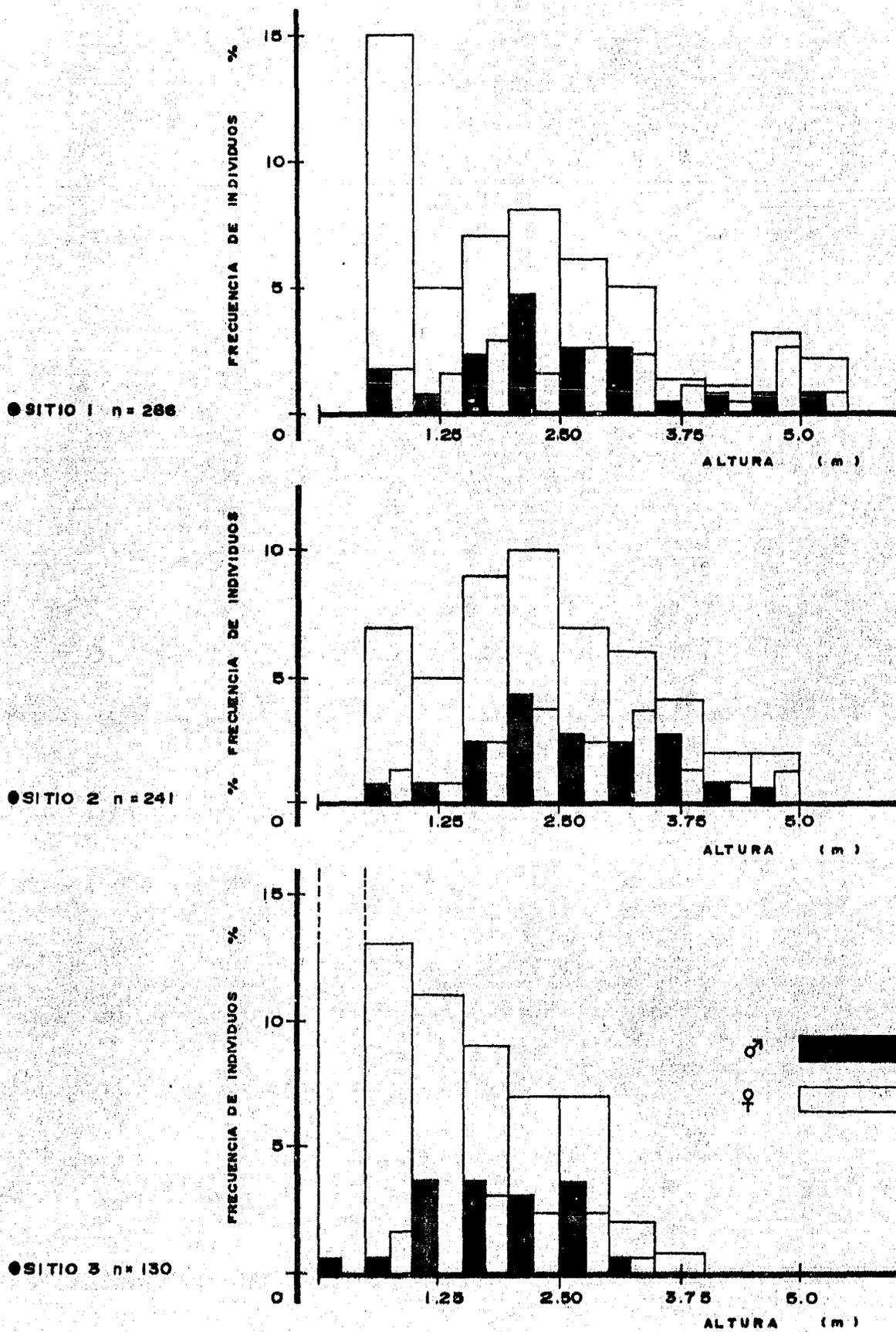


Figura 4.3. Proporciones sexuales de individuos masculinos y femeninos distribuidas por categorías de tamaño para los tres sitios permanentes de observación.

En cuanto a la predominancia de alguno de los sexos en relación a la altura de los individuos, no es muy claro que se presente un patrón de predominancia de uno de los sexos.

En la Tabla 4.9 se muestra un valor de probabilidad que corresponde a una prueba de  $\chi^2$  para conocer que tan significativa es la diferencia de las proporciones sexuales observadas con la proporción sexual teóricamente esperada de 1:1. De los tres casos, solamente en el sitio 3 se presenta una ligera desviación hacia un mayor número de individuos masculinos, aunque en ningún caso la proporción de sexos difiere significativamente de la unidad. Este sitio, a diferencia de los otros, presenta una pendiente en su relieve y una mayor diversidad de especies. Además, es el sitio donde Ch. tepejilote no presenta un valor de importancia predominante.

Algo que es importante hacer notar, es que de los individuos que fueron sexados corresponden aproximadamente al 50% de los individuos potencialmente reproductivos que componen la población.

Los resultados de la probabilidad reproductiva de los individuos masculinos y femeninos se presentan en la Figura 4.4. Estos resultados corresponden al registro efectuado en el año de 1982. Para el sitio 1, el porcentaje de individuos que se reprodujeron corresponde al 45% del total de individuos. De este valor, el 25% corresponde a los individuos masculinos y el 20% restante a los femeninos. No se presenta un patrón muy claro al comparar los porcentajes de los individuos de ambos sexos por categorías de tamaño, aunque se detecta una diferencia muy marcada en las

Tabla 4.9. Proporción de sexos de Ch. tepejilote considerando a todos los individuos que se reprodujeron por lo menos una vez en 2 años de observación para los 3 sitios permanentes de observación.

Sitio	No. de individuos	Individuos masculinos	Individuos femeninos	Proporción de sexos	P*
1	95	48	47	1.02	n.s.
2	93	48	45	1.07	n.s.
3	36	22	14	1.57	n.s.

\*Valor de probabilidad para probar diferencias con respecto a una proporción teórica de 1:1.

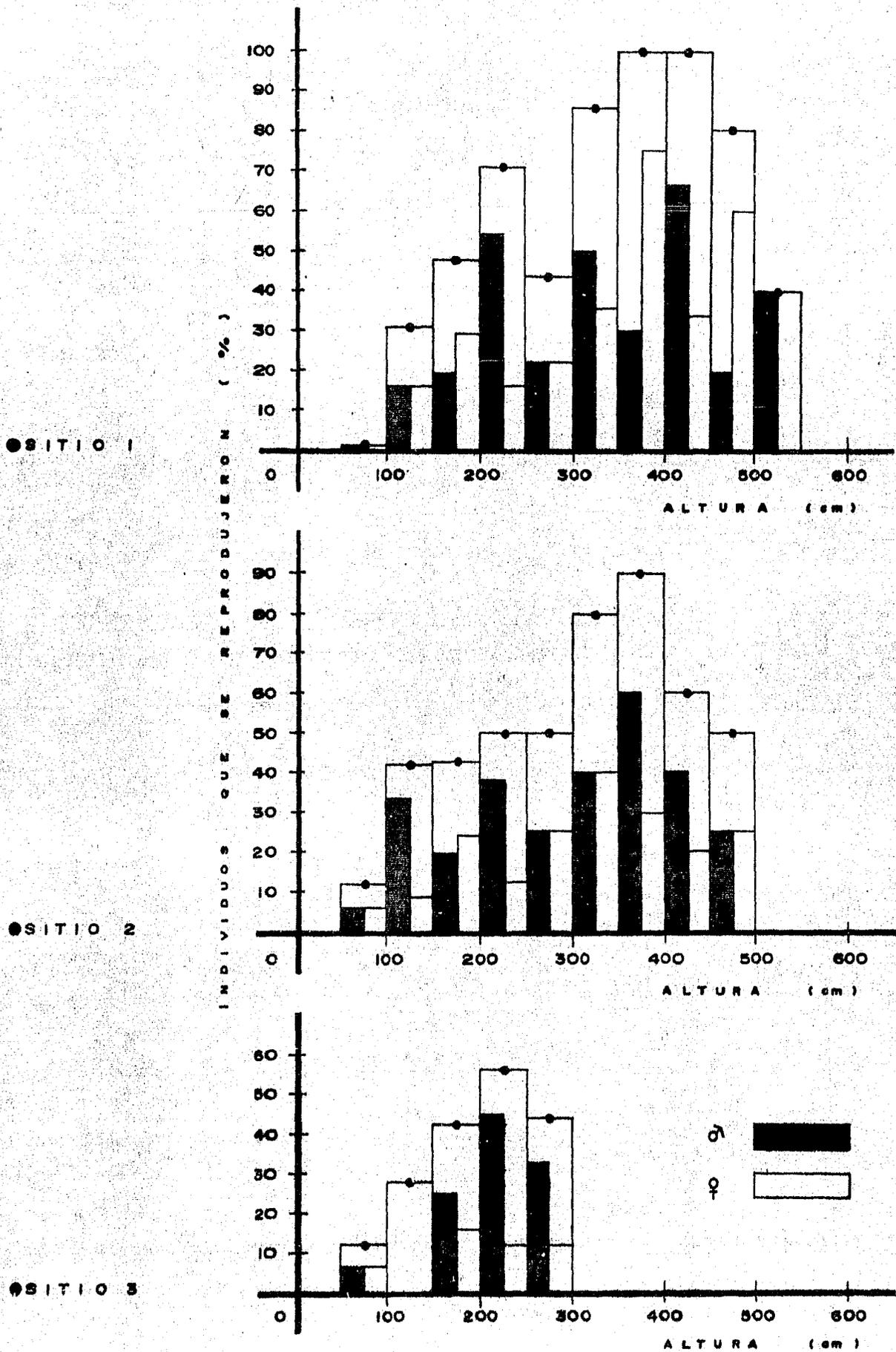


Figura 4.4. Valores de probabilidad reproductiva para Ch. tepejilote de los individuos masculinos y femeninos por categorías de tamaño en los 3 sitios permanentes de observación.

categorías de tamaño de 2.0 m a 2.5 m y en la de 3.5 m a 4.0 m. En el primero es mayor el valor en los individuos masculinos, mientras que en el segundo caso es mayor en los femeninos.

El patrón de distribución espacial de los sexos fue determinado utilizando un método con área y se consideraron únicamente dos tamaños de cuadros ( $6.25 \text{ m}^2$  y  $25 \text{ m}^2$ ). Los resultados de estos patrones para los tres sitios se muestran en las tablas 4.10, 4.11 y 4.12. En el sitio 1, únicamente con cuadros de  $25 \text{ m}^2$  se detectó un patrón de agregación para ambos sexos. En el sitio 2, el patrón detectado fue una agregación de los individuos femeninos en cuadros de  $6.25 \text{ m}^2$ . En este sitio fue el único caso en donde se detectó una agregación con cuadros de este tamaño. Esto se presenta porque los individuos femeninos en este sitio se presentan agrupados en grupos de 3, cosa que no ocurre en los otros sitios. En el sitio 3, se presenta una agregación con cuadros de  $25 \text{ m}^2$ , al igual que en el sitio 1. Esta similitud entre los patrones de los sitios 1 y 3 se presenta en condiciones donde estos dos sitios presentan diferencias muy marcadas, principalmente en cuanto al relieve y en la densidad relativa de los individuos de Ch. tepejilote.

Las tablas 4.13, 4.14 y 4.15 se presentan datos del patrón de asociación entre sexos. Para el caso del sitio 1, únicamente con cuadros muy pequeños ( $1 \text{ m}^2$  y  $4 \text{ m}^2$ ) se detectó una ligera asociación de los sexos. Para conocer específicamente el grado de asociación se utilizó el índice de Cole y el factor de correlación (Poole, 1974) como una forma de evaluar la asociación.

Las probabilidades de semejanza con los valores teóricos manteniendo una hipótesis una distribución al azar, fueron obtenidas con una prueba de chi-cuadrada en los cuadros más pequeños ( $1 \text{ m}^2$ ,  $4 \text{ m}^2$ ,  $6.25 \text{ m}^2$ ), con pruebas de chi-cuadrada con la corrección de Yates para cuadros de  $25 \text{ m}^2$  (Poole, 1974) y la prueba de G (Zar, 1974) para cuadros de  $5 \text{ m} \times 7.5 \text{ m}$ .

Para el sitio 2, en todos los casos se presenta una distribución independiente y también se utilizaron pruebas de chi-cuadrada (cuadros de  $1 \text{ m}^2$  y  $6.25 \text{ m}^2$ ) y pruebas de G (cuadros de  $25 \text{ m}^2$  y de  $5 \text{ m} \times 7.5 \text{ m}$ ) para los análisis estadísticos.

En el sitio 3, no se detectó asociación alguna.

En la tabla 4.16 se presentan los registros del número de individuos muertos para las distintas categorías de tamaño considerando los individuos de ambos sexos y de todos los individuos incluyendo aquellos a los que no se les ha determinado el sexo. No se incluyen los datos de los individuos de la primera categoría ( $0 \text{ m}$  a  $0.50 \text{ m}$ ). El número de individuos muertos para cada sexo es mínimo por lo que los valores no se expresan en tasas de sobrevivencia o mortalidad.

Tabla 4.10. Patrón de distribución para individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote con base en la relación entre la varianza y la media para el sitio 1.

Tamaño de la unidad	Sexo	Número de unidades	Coefficiente varianza/media	P*	Patrón de distribución
6.25 m <sup>2</sup>	M**	96	0.86 (82.56)	n.s.	Independiente
	F**	96	1.11 (106.56)	n.s.	Independiente
25.00 m <sup>2</sup>	M	24	3.49 (80.27)	mayor a 0.005	Agregado
	F	24	3.10 (71.30)	mayor a 0.005	Agregado

\* Valor de probabilidad con base en una prueba de chi-cuadrada para conocer si existen diferencias significativas con respecto a la unidad.

\*\* M = individuos masculinos; F = individuos femeninos.

Tabla 4.11. Patrón de distribución para individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote con base en la relación entre la varianza y la media para el sitio 2.

Tamaño de la unidad	Sexo	Número de unidades	Coefficiente varianza/media	P*	Patrón de distribución
6.25 m <sup>2</sup>	M**	96	1.16 (111.36)	n.s.	Independiente
	F**	96	1.32 (126.72)	mayor a 0,025	Agregado
25.00 m <sup>2</sup>	M	24	1.21 (27.83)	n,s.	Independiente
	F	24	1.17 (26.91)	n.s.	Independiente

Tabla 4.12. Patrón de distribución para individuos masculinos y femeninos de Ch.-tepejilote con base en la relación entre la varianza y la media para el sitio 3.

Tamaño de la unidad	Sexo	Número de unidades	Coefficiente varianza/media	P*	Patrón de distribución
6.25 m <sup>2</sup>	M**	96	1.04 (98.80)	n.s.	Independiente
	F**	96	0.94 (89.30)	n.s.	Independiente
25.00 m <sup>2</sup>	M	24	3.20 (73.6)	mayor a 0.005	Agregado
	F	24	8.53 (195.96)	mayor a 0.005	Agregado

\*Valor de probabilidad con base en una prueba de chi-cuadrada para conocer si existen diferencias significativas con respecto a la unidad.

\*\*M = individuos masculinos; F = individuos femeninos.

Tabla 4.13. Patrón de asociación entre sexos de Ch. tepejilote en cuadrantes de diferente magnitud para el sitio 1.

Tamaño de la unidad (m <sup>2</sup> )	No. de unidades (n)	p <sup>1</sup>	Patrón de asociación
1.00	600	< 0.01 <sup>(2)</sup>	Positiva <sup>(3)</sup>
4.00	156	< 0.05 <sup>(2)</sup>	Positiva <sup>(3)</sup>
6.25	96	> 0.10 <sup>(2)</sup>	Independiente
25.00	24	> 0.10 <sup>(4)</sup>	Independiente
37.50	16	> 0.10 <sup>(5)</sup>	Independiente

- (1) Valor de probabilidad para diferenciar una distribución independiente o al azar.  
 (2) Prueba de chi-cuadrada.  
 (3) Índice de Cole para asociación y factor de correlación (Poole, 1974).  
 (4) Prueba de chi-cuadrada con corrección de Yates.  
 (5) Prueba de G (Zar, 1974).

Tabla 4.14. Patrón de asociación entre sexos de Ch. tepejilote en cuadrantes de diferente magnitud para el sitio 2.

Tamaño de la unidad (m <sup>2</sup> )	No. de unidades (n)	p <sup>1</sup>	Patrón de asociación
1.00	600	> 0.10 <sup>(2)</sup>	Independiente
6.25	96	> 0.10 <sup>(2)</sup>	Independiente
25.00	24	> 0.10 <sup>(3)</sup>	Independiente
37.50	16	> 0.10 <sup>(3)</sup>	Independiente

- (1) Valor de probabilidad para diferenciar una distribución independiente o al azar,  
 (2) Prueba de chi-cuadrada,  
 (3) Prueba de G (Zar, 1974),

Tabla 4.15. Patrón de asociación entre sexos de Chamaedorea tepejilote en cuadrantes de diferente magnitud para el sitio 3.

Tamaño de la unidad (m <sup>2</sup> )	No. de unidades (n)	p <sup>1</sup>	Patrón de asociación
1.00	600	> 0.10 <sup>(2)</sup>	Independiente
6.25	96	> 0.10 <sup>(2)</sup>	Independiente
25.00	24	> 0.10 <sup>(2)</sup>	Independiente
37.50	16	> 0.10 <sup>(2)</sup>	Independiente

(1) Valor de probabilidad para diferenciar una distribución independiente o al azar.

(2) Prueba de chi-cuadrada.

Tabla 4.16. Registro de sobrevivencia y mortalidad de individuos de Ch. tepejilote en los tres sitios permanentes de observación, entre julio de 1981 y julio de 1983.

Categoría de tamaño (m)		No. de individuos ( $n_x$ )	No. de individuos muertos		
			$d_x^*$	$d_x^{**}$	$d_x^{***}$
0.0	0.50	—	—	—	—
0.50	1.00	88	12	0	0
1.00	1.50	40	2	0	0
1.50	2.00	49	6	0	0
2.00	2.50	60	0	0	0
2.50	3.00	42	2	1	1
3.00	3.00	32	2	0	0
3.50	4.00	13	0	1	0
4.00	4.50	9	1	0	0
4.50	5.00	14	0	0	0
5.00	5.50	5	1	0	2

\* Número de individuos muertos no sexados.

\*\* Número de individuos muertos masculinos.

\*\* Número de individuos muertos femeninos.

## DISCUSION

De las tablas donde se presentan los enlistados de las especies para los sitios permanentes de estudio, podemos notar dos características que nos indican la fisonomía general de estas localidades. En primer lugar, considerando la estratificación vertical de la comunidad, el estrato superior, que para el caso de la Estación de Los Tuxtlas se ha reportado con individuos cuyas alturas son mayores a 25 m (Martínez, 1980), está subrepresentado. En realidad, para los tres sitios está representado por pocos individuos, o incluso un individuo de especies como Ficus sp., Cordia megalantha, Nectandra ambigens y Spondias mombin. En segundo lugar, las comunidades estudiadas presentan una gran cantidad de especies juveniles en el estrato inferior. Este estrato es el mejor representado y presenta una gran cantidad de especies, lo cual nos indica que las características de estos sitios, en términos sucesionales, no corresponden a los de una comunidad madura, sino más bien a localidades con una tasa de regeneración muy alta. Esto, se observa más marcadamente en el sitio 1, donde el porcentaje de individuos cuyas alturas van de 1.5 m a 4.0 m corresponde al 80% del total de individuos para esta comunidad. Además, en este sitio es en donde la diversidad de especies es menor. Para los otros dos sitios, donde la diversidad de especies es muy similar, el porcentaje de individuos de la categoría de tamaño más pequeña, corresponde aproximadamente al 50% del total de individuos.

En este contexto, analizando la jerarquización de especies en estas localidades, Ch. tepejilote es la especie más importante en los dos primeros sitios, considerando tanto el valor de la cobertura relativa como el del área basal. Esta ordenación de especies se llevó adelante sin discriminar la ubicación de las especies dentro de la estratificación vertical de la comunidad. Esto puede ser importante, ya que las presiones competitivas a las que están sujetas las especies pueden ser diferentes dependiendo del estrato dentro del cual se encuentran dentro de la comunidad, sobretodo en comunidades tropicales donde, factores como la luz, pueden ser un factor limitante importante.

La importancia de Ch. tepejilote puede compararse con base en otra especie de palma, A. mexicanum, que ha sido utilizada para caracterizar el estrato inferior de las comunidades tropicales de la región de Los Tuxtlas (Piñero et al., 1977). En este sentido, Ch. tepejilote en los sitios 1 y 2, es de 1.17 y 1.34 más importante que A. mexicanum. En el sitio 3, A. mexicanum es la más importante del sitio. Este último sitio, se caracteriza por ser el más diverso en cuestión de especies, y porque presenta una pendiente muy marcada, que puede estar influyendo en las probabilidades de éxito en el establecimiento de los individuos de Ch. tepejilote.

Desde un punto de vista más general, considerando las especies del estrato inferior observamos que otra especie de Chamaedorea shiedeana, se encuentra en todos los sitios dentro de las 10

especies más importantes. De esta forma, notamos que estas tres especies de palmas juegan un papel importante en la caracterización de estas localidades.

En otros trabajos sobre la estructura de la comunidad realizados en la misma región, Ch. tepejilote no ha sido reportada como una especie importante. Esto puede explicarse por el criterio utilizado en la elección de las especies, así como de las características particulares de las localidades elegidas (grado de madurez, topografía, etc.). Piñero et al. (1977) consideraron como criterio que los individuos presentarán un perímetro a la altura del pecho (PAP) mínimo de 3.3 cm. Flores (1971) utilizó un PAP de 5.0 cm. En este trabajo, como ya se mencionó anteriormente, el PAP utilizado fue de 1.3 cm. Sin embargo, Alvarez (1976) describe que en la vegetación del Volcán de San Martín, en la región de Los Tuxtlas, Ch. aff. tepejilote junto con Senecio arborescens constituyen los árboles predominantes en el estrato inferior.

El análisis de la jerarquización de especies para comunidades tropicales se ha realizado con otras metodologías. Sarukhán (1968) propone la utilización de un índice de dominancia (I.D.) como producto de la frecuencia (en porcentaje) de una especie por la densidad por unidad de área (valor absoluto) multiplicado por un valor de biomasa (por ejemplo área basal). Esto, indica el autor, resume en un valor absoluto la densidad, la regularidad de la distribución y la biomasa de una especie en un área dada. Esto, debe de realizarse para especies que ocupan el mismo

estrato ya que las especies están sujetas a presiones competitivas similares.

El punto más sobresaliente de este análisis es, quizá, que Ch. tepejilote constituye uno de los componentes más importantes del estrato inferior y constituye un elemento fisonómico de gran relevancia en esta zona. Además, los datos que muestran la gran dominancia de Ch. tepejilote en ciertos sitios, y de A. mexicanum (u otras especies en otros sitios), indican la gran heterogeneidad florística de la selva constituida por parches, cada uno con una dominancia local de una cierta población. Ch. tepejilote es uno de estos dominantes locales.

Por parte, la descripción del escenario florístico y la posición que en él ocupa Ch. tepejilote, debe verse en el contexto de que aparte de dominancias locales, existe un cierto marco de similitud florística. En efecto, los datos de la similitud de especies entre los sitios, muestran que en todos los casos se presentó un 50% de especies comunes.

El impacto de la compleja organización florística de la selva sobre una especie particular (v.g. Ch. tepejilote) y su interacción con otro elemento de la biota (v.g. herbívoros) probablemente es considerable (ver por ej. Attsat & O'Dowd, 1976), y es un punto que merece un estudio más detallado.

El tamaño poblacional de Ch. tepejilote en los sitios 1 y 2 es considerable (de 65 a 158 individuos en  $600 \text{ m}^2$ , sin considerar plántulas) y, según se vio en la estructura de la comunidad, es la especie más importante en estos sitios. Un punto de

comparación de esta densidad poblacional, lo podemos apreciar en el trabajo de Piñero et al. (1977), con Astrocaryum mexicanum en la misma zona de estudio, quienes reportan densidades de 61 a 168 individuos en 600 m<sup>2</sup>.

Los sitios 1 y 2 tienden a presentar una estructura de tamaños de tipo bimodal, cuyos valores máximos están representados en la categoría de 0 m a 1.0 m y 1.5 m a 3.0 m en ambos sitios. Incluso para el sitio 1, se presenta otra ligera sobrerrepresentación de la categoría de 4.5 m a 5.0 m. Esta distribución sugiere que probablemente hace algunos años, haya existido un evento que haya ocasionado una mejor representación de los individuos de 2.0 m a 2.5 m en estos sitios.

Un problema no resuelto en este trabajo y que es importante considerar, es la carencia de una forma de evaluar la edad real de los individuos. Por los antecedentes desarrollados para A. mexicanum (Piñero et al., 1977) es de esperarse que también exista una correlación entre la altura de los individuos con su edad. Este ha sido precisamente uno de los problemas más frecuentes en el estudio de la demografía de los sistemas tropicales (Sarukhán, 1978).

En cuanto a la proporción sexual, ninguna de las tres poblaciones difirió significativamente de la unidad. Las proporciones sexuales analizadas por categorías discretas de tamaño, no muestran tampoco una desviación hacia alguno de los sexos. De esto podemos inferir que en realidad no existe una representación diferencial de sexos para alguna categoría ocasionado por

algún factor que influya en la mortalidad de los mismos.

La explicación a esta similitud en las proporciones sexuales es muy compleja, ya que ésta puede ir desde considerar niveles muy finos de determinación de sexos y selección gamética (Zarzycki & Rychlewski, 1972; Lloyd, 1973, 1974) hasta argumentos ecológicos (Bawa, 1980).

Wallace & Rundel (1979) con Simmondsia chinensis y Farmer (1964) con Populus deltoides reportan proporciones sexuales cercanas a la unidad y sus explicaciones son en términos de un equilibrio en la asignación diferencial de recursos.

Un elemento que hay que considerar, es que en realidad esta proporción sexual corresponde aproximadamente al 50% de los individuos estudiados, por lo que la proporción de sexos real de la población nos es desconocida. Lo interesante en este punto, es la posibilidad de realizar estudios morfológicos más detallados de las plantas para poder detectar alguna característica sexual secundaria consistente con el sexo para poder determinar los sexos. A otro nivel, también el estudio de la composición química de algunas estructuras de la planta pueden ser útiles en la determinación de los sexos (Il'in, 1969 en Lloyd & Webb, 1977).

Los datos de la probabilidad reproductiva muestran que los individuos masculinos tienen mayores probabilidades de reproducirse que los femeninos. Esto se aprecia más marcadamente en los sitios 2 y 3 donde, para todas las categorías de tamaño,

es mayor la probabilidad de uno de los sexos sobre el otro, mientras que en otras categorías ocurre lo contrario.

Una probabilidad reproductiva diferencial es notoria en algunas especies dioicas (Bullock & Bawa, 1981; Bullock et al., 1983) y puede estar reflejando algunas restricciones impuestas a los organismos que influyen en su capacidad reproductiva en una situación determinada. Esta diferente probabilidad reproductiva puede ser importante al tratar de diferenciar cómo es la asignación general de recursos entre individuos masculinos y femeninos al tratar de establecer el gasto reproductivo para un período determinado (Piñero, 1979). Los datos del presente estudio sugieren en principio, un mayor potencial de adecuación de Ch. tepejilote como individuos masculinos. La confirmación de esto y el análisis de las posibles fuerzas que determinan tal diferencia es un tema para estudios posteriores.

Del análisis del patrón de asociación de las tres poblaciones, podemos notar el efecto del tamaño del cuadro y el tipo de asociación particular. En el sitio 1 y con cuadros de  $1 \text{ m}^2$  y  $4 \text{ m}^2$  son los únicos casos en los que se detecta una ligera asociación positiva entre ambos sexos. En el resto de los casos se presenta una distribución independiente de los sexos.

El patrón de asociación entre pares de especies o de sexos es producto de numerosos eventos a lo largo de la historia del ciclo de vida de los organismos involucrados. El establecimiento de las semillas, el desarrollo de las mismas, el crecimiento de plántulas, la conformación de los adultos, en todos estos eventos,

existen numerosos factores (depredación, dispersión, etc.) que pueden estar influyendo en la sobrevivencia y mortalidad de los organismos.

De los casos reportados para especies tropicales, que en realidad son pocos, en todos se han reportado una distribución independiente de sexos (Bawa & Opler, 1977; Bawa & Crisp, 1980). Los argumentos que se han sugerido son fundamentalmente dos. El primero, con base en las ideas de Levin (1974) sobre plantas heterostíflicas, quien considera que en estas plantas con una fecundación estricta, los niveles óptimos de polinización se llevan adelante con patrones de distribución independiente o azarosa de los individuos "pin" y "thrum" en el espacio. Considerando que para el caso de plantas dioicas el mecanismo de fecundación también es cruzado, se retoma este argumento sobre las distribuciones que producen mejores probabilidades de cruzamiento. El segundo argumento, es retomado del planteamiento de Janzen (1970) sobre la respuesta a distancia que presentan los organismos (plantas) para escapar a la depredación. Se postula que una distribución azarosa de los organismos, más que agrupada por ejemplo, en función del individuo parental y otros individuos de la población establece una mejor condición para evitar la depredación.

En cuanto a la sobrevivencia diferencial de los organismos, no existe un número suficiente de datos de los que se pueda inferir algún patrón que nos indique una mortalidad diferencial de algunos de los sexos para algunas categorías de tamaño. Para la población en general, las categorías más pequeñas, de 0 m a

0.50 m y de 0.50 m a 1.0 m, son las que presentan un mayor número de individuos muertos, sobretodo en la categoría más pequeña.

Los datos del presente capítulo muestran una compleja organización biótica (estructuración espacial, vertical y horizontal, diversidad inter e intraespecífica, etc.) que construye el marco de referencia en el cual los individuos (masculinos y femeninos) de Ch. tepejilote viven o mueren, o dejan mayor o menor descendencia. Es en este marco de referencia que la interacción de Ch. tepejilote y su herbívoro se analiza en los siguientes capítulos.

## V. ATRIBUTOS POBLACIONALES DE Calyptocephala marginipennis.

### INTRODUCCION.

Las poblaciones de animales, al igual que las de las plantas, presentan una serie de atributos propios como el tamaño poblacional, tasas de sobrevivencia y mortalidad, etc., que las caracterizan ecológicamente. La delimitación y cuantificación de estos atributos ha permitido entender el comportamiento y dinámica de las poblaciones de especies animales e incluso en varios casos a explicar algunos procesos evolutivos (Rabinovich, 1980).

El hecho de que los organismos presenten características como movilidad, patrones de comportamiento, etc., ha estimulado el desarrollo de diversas metodologías para detectar estos atributos poblacionales. Una de las más utilizadas por los ecólogos son las llamadas técnicas de "captura-marcaje-liberación-recaptura" (CMLR) para estimar el tamaño poblacional de una especie animal. Estas técnicas fueron propuestas inicialmente por Petersen en 1889 y por Lincoln en 1930, quienes establecieron que la densidad poblacional de una especie animal se podía estimar con base en la siguiente relación:

$$\frac{n_i}{P_i} = \frac{m_{i+1}}{n_{i+1}}$$

en donde:  $n_i$  - es el número de animales capturados, marcados y liberados en el día  $i$ .  
 $P_i$  - es el tamaño poblacional del día  $i$ .  
 $m_{j+1}$  - es el número de animales recapturados (marcados) en la segunda muestra,  
 $n_{i+1}$  - es el número de animales en la segunda muestra capturados en día  $i+1$ . (Blower et al., 1981).

Esta relación supone: i) el marcaje no afecta a los animales y las marcas no se pierden; ii) los animales marcados se mezclan azarosamente con el resto de la población; iii) la población es muestreada al azar; iv) se considera que no ocurren nacimientos, inmigraciones, muertes y emigraciones; v) el muestreo debe de realizarse a intervalos discretos de tiempo (Sheppard & Bishop, 1973).

Con base en esta relación inicial de Petersen & Lincoln, se han desarrollado métodos de capturas múltiples tratando de superar algunas de las restricciones o suposiciones de los métodos de captura-recaptura simples. Fisher & Ford en 1947, Jolly en 1965 y Manly & Parr en 1968 son algunos de los autores más conocidos por sus aportaciones en este campo (Blower et al., 1981). Estos métodos además de estimar el tamaño poblacional, también evalúan las tasas de sobrevivencia y otros parámetros poblacionales.

En este capítulo se presentan los resultados del tamaño poblacional y las tasas de sobrevivencia de C. marginipennis, herbívoro específico de Ch. tepejilote, estimados con base en capturas y recapturas múltiples para 25 días consecutivos de observación.

## MATERIALES Y METODOS.

Para estimar el tamaño poblacional se utilizó el método de capturas y recapturas múltiples. Para la captura de los organismos se utilizó uno de los sitios permanentes de observación de Ch. tepejilote. Se consideraron como unidades en este sitio y durante 25 días consecutivos (del 9 de julio al 2 de agosto de 1983) se revisaron todas las hojas de estos individuos. El marcaje se realizó con una pintura de aceite comercial de "alta adherencia" marcando a cada insecto con una clave de puntos y colores específica para conocer de esta forma el día de captura individual. Los animales marcados se les liberaba en la misma planta en la que fueron capturados.

Los datos para obtener los valores de tamaño poblacional y las tasas de sobrevivencia fueron procesados con base en el método propuesto por Jolly (1965 en Southwood, 1966).

## RESULTADOS Y DISCUSION.

Los resultados de la estimación del tamaño poblacional y las tasas de sobrevivencia de los individuos adultos de C. marginipennis se presentan en la Tabla 5.1. En estas podemos observar que en cuanto al tamaño poblacional se presentan fluctuaciones muy marcadas, y las estimaciones para cada día, presentan en la mayoría de los casos, desviaciones estándar muy marcadas. El tamaño poblacional promedio con base en los datos de este período es de aproximadamente 900 individuos. Estas estimaciones están basadas en observaciones de 136 palmas adultas en un sitio de 600 m<sup>2</sup>.

Estas estimaciones reflejan la magnitud y las fluctuaciones de la densidad poblacional en un mes, y nos sugiere que el impacto sobre la dinámica foliar de Ch. tepejilote puede ser considerable. Es indudable la necesidad de elaborar estas estimaciones para otros períodos del año para conocer su comportamiento a lo largo de un año y poder definir parte del ciclo de vida de esta especie.

Los métodos de captura-recaptura asumen varias restricciones o suposiciones (ya mencionadas en la introducción) que hay que contemplar su validez para cada caso particular, ya que dependen, en gran medida, de las características biológicas de las especies involucradas. A continuación se discuten el grado de validez de algunas de estas suposiciones para las estimaciones realizadas para C. marginipennis.

Tabla 5.1. Valores de tamaño poblacional y tasas de sobrevivencia de C. marginipennis con base en capturas y recapturas para 25 días (de 9 de julio de 1983 al 2 de agosto de 1983). El análisis utilizado fue el de Jolly (1965 en Southwood, 1966).

Día	Proporción de recapturas	No. de animales realmente marcados	Tamaño poblacional	Tasa de sobrevivencia	Desviación standard	Desviación standard
$i$	$a_i$	$M_i$	$P_i$	$\phi_i$	$s(P_i)$	$s(\phi_i)$
1	-----	0,0	-----	1,583	-----	0,29
2	0,31	42,74	137,87	2,954	23,37	0,51
3	0,68	197,13	289,90	0,856	277,92	0,12
4	0,77	179,00	232,47	2,268	219,87	0,00
5	0,63	421,92	669,71	3,375	105,09	1,38
6	0,86	1474,40	1714,42	0,812	688,47	0,41
7	0,79	1201,00	1520,25	0,890	596,94	0,42
8	0,93	1075,83	1156,81	0,473	435,01	0,20
9	0,67	510,00	761,19	0,838	370,29	0,27
10	0,90	435,78	484,20	2,170	299,86	0,99
11	0,73	949,80	1301,10	0,815	376,98	0,52
12	0,71	780,00	1098,59	2,635	489,71	2,84
13	0,92	2066,00	2245,65	0,180	2078,19	0,17
14	0,79	371,80	470,63	0,927	828,18	0,26
15	0,55	349,33	635,15	2,592	815,08	1,24
16	0,74	931,25	1258,45	0,465	762,09	0,24
17	0,71	436,50	614,79	0,866	721,86	0,35
18	0,75	384,86	513,15	3,244	945,18	2,35
19	0,77	1268,00	1646,75	0,841	926,21	0,59
20	0,67	1071,00	1598,51	0,560	1527,90	0,52
21	0,84	605,00	720,24	0,548	968,52	0,45
22	0,65	333,00	512,31	1,779	860,08	1,46
23	0,52	605,00	1163,46	0,677	1152,20	-----
24	0,71	420,00	591,55	-----	-----	-----

El tipo de marcaje y la duración de las marcas fueron probadas en el laboratorio previamente, con organismos mantenidos en cultivo. En ningún caso se observó una mortalidad de individuos como producto de la aplicación de las marcas. Un elemento que no fue probado, es el de la posible influencia de las marcas para incrementar las probabilidades de que un organismo sea visto por un depredador.

En cuanto al tiempo de duración de las marcas, en el laboratorio permanecieron en promedio 20 días. Curiosamente, en las observaciones de campo, hubo registros de individuos con marcas de primer día después de 25 días de trabajo de campo, por lo que podemos considerar que la pérdida de las marcas no fue un factor primario que haya influido sesgando las estimaciones realizadas.

La mezcla de los organismos marcados con la población restante, dependió en gran medida del comportamiento de los mismos. Esta especie de insectos se encuentran en las hojas de Ch. tepejilote generalmente en el envés de las hojas y pueden permanecer durante varias horas en esa posición. Parte de este tiempo lo utilizan para alimentarse de las partes foliares entre las nervaduras, dejando una escisión longitudinal. Posteriormente, vuelven a otro individuo aunque la distancia recorrida generalmente nos es mayor a los 10 metros,

De esta forma, los organismos después de ser marcados se les liberaba en el mismo sitio donde se encontraba previamente y seguían el comportamiento descrito. Así, la vagilidad de estos organismos se combina con este comportamiento ocasionando por

un lado, que sea relativamente fácil encontrar y capturar a estos insectos y, por otro, que los insectos puedan estar colocados a varios metros de distancia después de algunos días.

Considerando que las unidades de muestreo utilizadas fueron los individuos adultos de Ch. tepejilote de uno de los sitios permanentes de observación y el grado de vagilidad de esta especie de insecto, además de su comportamiento, explican en gran medida los registros diarios de individuos marcados e individuos nuevos.

Los valores de las tasas de sobrevivencia en realidad son estimaciones con base en lo que se considera como el número de individuos realmente marcados en la población ( $M_i$  en la tabla 5.1) de un momento a otro (en este caso de un día para otro), y no con base en la detección del número de individuos muertos, o al seguir una cohorte de organismos a través del tiempo. Probablemente ésta sea la razón por la cuál se obtienen valores de sobrevivencia mayores a la unidad que teóricamente no son concebibles.

Por otra parte, el método propuesto por Jolly asume una mortalidad independiente de la edad de los organismos que no necesariamente es válida para todos los organismos.

Dado que el valor promedio estimado de 900 individuos corresponde al registro de 136 palmas de Ch. tepejilote, se podría sugerir, como estimación cruda, una "carga animal" de aproximadamente 6.62 individuos de C. marginipennis para cada palma

adulta de Ch. tepejilote. Estimaciones preliminares en el laboratorio sugieren una tasa de consumo de aproximadamente 0.28 cm<sup>2</sup> de área foliar removida por hora por animal, por lo que una "carga animal" de 6.62 coleópteros por palma podría involucrar una pérdida considerable del capital fotosintético de individuos de Ch. tepejilote.

Por el momento, desconocemos el tipo de factores tanto extrínsecos (por ej. temperatura, humedad relativa, depredadores, etc.) como intrínsecos (por ej. vagilidad, ámbito de búsqueda, etc.) responsables de las enormes fluctuaciones detectadas en este análisis (rango de 137 - 2245 individuos), pero los datos reportados sugieren que (independientemente de cuáles sean los factores causales), en determinados momentos las palmas de Ch. tepejilote tienen que enfrentarse a una presión de herbivoría presumiblemente de gran peso. La cuestión crítica desde el punto de vista del presente estudio, es definir las consecuencias de esta carga animal, y si estas difieren entre los individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote. En los capítulos subsecuentes se analizan algunos de estos aspectos.

VI. LA INTERACCION HERBIVORO-PLANTA entre Calyptocephala marginipennis (Coleoptera) y Chamaedorea tepejilote (Palmae)

INTRODUCCION.

En este capítulo se presentarán las principales características de la interacción entre C. marginipennis y Ch. tepejilote, tanto de las observaciones realizadas en el campo como de los ensayos en el laboratorio, para posteriormente, en el siguiente capítulo, analizar las principales consecuencias que se derivan de esta interacción.

Existen pocos trabajos sobre la interacción entre un herbívoro y una planta que presenta dimorfismo sexual. La importancia de las especies vegetales dioicas en comunidades tropicales fue enfatizado por Bawa (1980), quien señala que aproximadamente el 20% de las especies arbóreas de las selvas de Costa Rica son especies dioicas. De igual forma, Bawa y Opler (1978) son los primeros en presentar una evidencia de estudios de herbivoría sobre este tipo de sistemas. Bawa & Opler (op.cit.) reportan que las larvas de Atteva punctella se presentan con mayor frecuencia en las inflorescencias de las plantas estaminadas de Simarouba glauca. Al tratar de explicar este comportamiento de herbivoría diferencial, detectaron dos compuestos secundarios fenólicos (flavonoides) en las inflorescencias femeninas que no estaban presentes en las masculinas. Sin embargo, experimentalmente, el desarrollo larvario del insecto se realizó normalmente teniendo como alimento inflorescencias de ambos sexos, por lo que no demostraron las causas de este comportamiento diferencial.

Por otro lado, existen una serie de observaciones y reportes aislados sobre preferencias diferenciales sobre alguno de los sexos de algunas plantas por parte de herbívoros o parásitos.

Fryxell & Lukefahr (1967) mencionan en un reporte sobre la historia natural de Hampea integerrima, que larvas de Anthonomus grandis se presentan con mayor frecuencia en las inflorescencias masculinas de esta planta. Sin embargo, no se presentan observaciones más detalladas. A este mismo nivel, Bawa (1980) menciona otros trabajos donde se muestran preferencias diferenciales en hábitos de insectos correlacionados con el sexo de algunas especies de plantas. Señala que Gatina (1955 en Bawa op.cit.) detectó un patrón de herbivoría foliar diferencial en Hippophae rhamnoides, Chailakhyan (1947 en Bawa op.cit.) menciona una parasitización de Orobanche ramosa sobre una especie dioica. El mismo Bawa (op.cit.) menciona otro estudio donde señala observaciones de ciertos insectos que ovipositan sobre las inflorescencias estaminadas formando posteriormente agallas en las mismas. Sin embargo, en ninguno de estos trabajos se detallan las razones que determinan este comportamiento diferencial.

En el presente estudio, con base en observaciones preliminares sobre la interacción entre C. marginipennis y Ch. tepejilote, el problema que se plantea es describir con mayor precisión si existen preferencias alimenticias de este insecto sobre las hojas de los individuos femeninos o masculinos de Ch. tepejilote y tratar de encontrar alguna explicación a este fenómeno. Una hipótesis preliminar de trabajo es que si existe una asignación de

recursos desproporcionadamente mayor hacia la reproducción en plantas femeninas, es esperable una asignación menor a recursos dedicados a la defensa, y por lo tanto una mayor intensidad de herbivoría en las plantas femeninas.

## MATERIALES Y METODOS.

Con base en observaciones preliminares en el campo y ensayos en el laboratorio, se detectó un cierto grado de especificidad entre C. marginipennis y Ch. tepejilote. El fundamento de esta interacción se concentra en la observación de que el daño foliar particular (y que es reconocible) producido por el insecto, ocurre exclusivamente sobre Ch. tepejilote. Considerando ésto, se planearon una serie de observaciones más detalladas en el campo y ensayos de laboratorio más intensivos para verificar y encontrar las características de la interacción.

De esta manera, en primer lugar se estudió el grado de especificidad de esta interacción ya que en los mismos sitios de observación y en general en los terrenos de la Estación, Ch. tepejilote coexiste con mucha frecuencia con otra especie del mismo género, Ch. schiedeana y en menor medida con Ch. ernesti-augusti y Ch. elatior. En segundo lugar, bajo la hipótesis de que el dimorfismo sexual puede estar sujeto a una herbivoría diferencial, se procedió a detectar este daño tanto en el campo como con experimentos de aceptabilidad en el laboratorio comparando la aceptabilidad de los individuos de ambos sexos.

## 1. La especificidad de la interacción.

Para conocer el grado de especificidad de la interacción, se realizaron dos tipos de experimentos. Un experimento, consistió en poner a disposición del insecto pinas de hojas de las tres especies más comunes de Chamaedorea (Ch. schiedeana, Ch. ernesti-

augusti y Ch. tepejilote) en dispositivos separados, registrándose el tiempo en el que se iniciaba el daño. Esto sería un indicador de la disposición inicial a tomar un recurso a corto plazo. En el segundo tipo de experimentos, se pusieron a disposición del insecto pinas de las hojas de las tres especies de Chamaedorea en el mismo dispositivo y se registró el área foliar perdida por herbivoría. Esto sería un indicador de preferencias diferenciales (aceptabilidad) dada una accesibilidad equivalente. En cada experimento, se montaron seis réplicas con un número definido de insectos (de 3 a 8) para cada experimento. En todos los casos los insectos ayunaban por un período de 24 horas.

## 2. Cuantificación del daño por herbivoría en los sitios de observación.

En la cuantificación del daño de los herbívoros sobre las hojas de los individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote se siguieron tres métodos.

### a. Establecimiento de unidades foliares de observación permanente.

Para conocer el grado de daño que llega a alcanzar una hoja, y para determinar diferencias entre individuos masculinos y femeninos, se eligieron 15 individuos de cada sexo distribuidos en tres categorías de tamaño (0 a 2.0 m, 2.0 a 3.5 m en adelante) en uno de los sitios permanentes de observación.

En las dos últimas hojas producidas de estos individuos, se marcaron áreas permanentes de observación de  $50 \text{ cm}^2$  en dos pinas

de cada hoja que no presentarían ningún daño, registrándose un total de 60 pinas marcadas para cada sexo (Foto 1). Estas fueron registradas mensualmente durante un período de tres meses (agosto a noviembre de 1983).

En cada registro, se estimó el porcentaje de área foliar removido por herbivoría. Esto se realizó utilizando una plantilla de acetato transparente de la misma área que la unidad de observación ( $50 \text{ cm}^2$ ). La plantilla consistía de una retícula de 893 puntos marcados en el acetato. Esta se colocaba en la superficie abaxial de la pina (coincidiendo con el área de observación permanente) y se cuantificaba el número de puntos ocultos (por follaje intacto) en relación al número de puntos que se podían observar como producto de algún daño foliar (Foto 1). El método es una simplificación del funcionamiento de un medidor de área foliar.

b. Medición instantánea del daño foliar.

i. Siguiendo la misma metodología (medición con plantilla) señalada en el inciso anterior, se cuantificó el daño en todas las hojas de 15 individuos de cada sexo elegidos aleatoriamente. Se registró, a diferencia del inciso anterior, la pina más basal y la más distal de cada hoja, donde fuera posible la cuantificación.

ii. Otro método utilizado para evaluar la pérdida foliar por herbivoría fue estableciendo 5 categorías discretas de daño (abarcando el rango de 0 a 100%) como se ilustra en la Foto 2. Con base en este criterio, se evaluó el porcentaje de pinas



FOTO 1. Ilustración del marcaje del área de observación permanente y medición del área foliar removida con una plantilla de acetato (ver texto) en Ch. tepejilote.

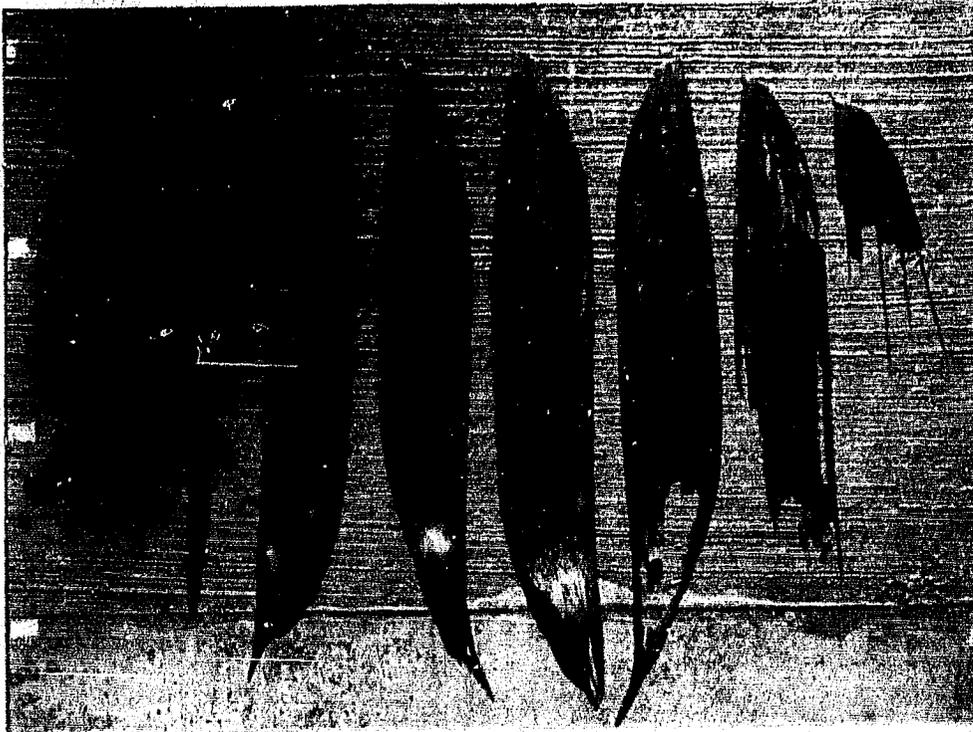


FOTO 2. Representación de 5 categorías de daño (de 0 a 100%) en hojas de Ch. tepejilote.

presentes dentro de cada categoría de daño para todas las hojas de todos los individuos adultos de uno de los sitios permanentes de observación. Posteriormente se realizó un análisis comparativo del porcentaje de daño por hoja de la misma edad para individuos masculinos y femeninos.

### 3. Experimentos de aceptabilidad entre individuos masculinos y femeninos.

Para detectar, en condiciones controladas, la presencia de una posible herbivoría diferencial entre individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote se montaron experimentos de aceptabilidad. Para estos experimentos se colocaron pinas de individuos masculinos y femeninos en un mismo dispositivo con un número definido de insectos (de 3 a 8) previamente ayunados durante 24 horas. Periódicamente (cada 3 ó 6 horas) se registraba el porcentaje de pérdida foliar por herbivoría. Se montaron 6 réplicas por cada experimento.

## RESULTADOS.

### Especificidad de la interacción.

El primer tipo de evidencias que sugieren una especificidad de la interacción, son las observaciones de campo realizadas para encontrar el tipo de daño foliar característico que efectúan los individuos adultos de esta especie de coleóptero. De estas observaciones, únicamente los individuos de Ch. tepejilote presentan el tipo de daño característico de C. marginipennis (ver Fotos 1 y 2).

Un segundo tipo de evidencias, más formales, son los experimentos de aceptabilidad montados con el fin de discriminar el grado de especificidad. Se realizaron utilizando especies emparentadas de Ch. tepejilote (otras especies del mismo género) que coexisten con ella en los sitios de estudio.

En la Tabla 6.1 se presentan los resultados del experimento diseñado para evaluar el tiempo utilizado por el coleóptero para comenzar a alimentarse de las hojas de las diferentes especies de Chamaedorea. Se observa que en Ch. tepejilote el tiempo de iniciación trófica es considerablemente menor. Ch. tepejilote empezó a ser consumida en un tiempo 4 y 6 veces menor que Ch. shiedeana y Ch. ernesti-augusti, respectivamente.

En la Tabla 6.2 (a) se presentan los porcentajes de área foliar removidos por el insecto después de 6 y 21 horas de tener a su disposición hojas de las tres especies de Chamaedorea. Se observa que la especie con mayor daño es Ch. tepejilote y la de

Tabla. 6.1. Tiempo en el que se indicó el daño de C. marginipennis sobre tres especies de Chamaedorea.

ESPECIE	TIEMPO (hrs.)
Chamaedorea tepejilote	3
Ch. shiedeana	12
Ch. ernesti-augusti	18

menor Ch. ernesti-augusti. Para verificar la significancia estadística de las diferencias del porcentaje de daño de las tres especies se utilizó una prueba de análisis de varianza no paramétrica de Kruskal Wallis (Tabla 6.2 (b); Zar, 1974), detectándose diferencias significativas entre las tres especies, tanto para las 6 como las 21 horas de observación. En vista de estos resultados (Tablas 6.1 y 6.2) se sugiere una clara jerarquía de preferencias de la siguiente forma: Ch. tepejilote » Ch. shiedeana > Ch. ernesti-augusti.

Así la especificidad de la interacción entre C. marginipennis y Ch. tepejilote evaluada a través de diferentes tipos de observaciones indican que la especificidad entre estas dos especies es considerable.

#### Cuantificación del daño foliar por C. marginipennis.

Los resultados del análisis del daño acumulado por herbivoría en el campo se muestran gráficamente en la Figura 6.1 y estadísticamente en la Tabla 6.3. La discriminación del efecto del tamaño y de los sexos sobre el área foliar removida se llevó a cabo a través de un análisis de varianza de dos vías (Tabla 6.3(a)), y la evaluación del efecto del tamaño (edad) (Tabla 6.3(b)) con una prueba de comparaciones múltiples de Student-Newman-Keuls (Zar, 1974). De estas, podemos observar que no existen diferencias entre los sexos en cuanto al daño acumulado durante los tres meses de observación (Figura 6.1). Sin embargo, se observa que sí existe un efecto atribuible al tamaño de los individuos (Tabla 6.3), donde los más pequeños en altura (categoría I)

Tabla 6.2(a). Preferencias alimenticias de C. marginipennis sobre tres especies de Chamaedorea.

Especie	Area foliar removida (cm <sup>2</sup> ) $\pm$ EE	
	6 hrs.	21 hrs.
Chamaedorea tepejilote	1.69 $\pm$ 0.25	4.75 $\pm$ 0.79
Ch. shiedeana	0.70 $\pm$ 0.11	2.67 $\pm$ 0.44
Ch. ernesti-augusti	0.35 $\pm$ 0.12	1.54 $\pm$ 0.42

(b). Análisis de varianza no paramétrica (prueba de Kruskal Wallis) para comparar las diferencias de área foliar consumida entre las tres especies de Chamaedorea por C. marginipennis.

Comparación	$R_B - R_A$	E.S.	$q^a$	P	$q_{0.05}$	Conclusión
6 HORAS						
3 vs 1*	86 - 29 = 57	13.007	4.359	3	3.314	3 $\neq$ 1
3 vs 2	86 - 56 = 30	8.832	3.359	2	2.772	3 $\neq$ 2
2 vs 1	56 - 29 = 27	8.832	3.057	2	2.772	2 $\neq$ 1
12 HORAS						
3 vs 1	89 - 27 = 62	13.007	4.741	3	3.314	3 $\neq$ 1
3 vs 2	89 - 55 = 34	8.832	3.850	2	3.314	3 $\neq$ 2
2 vs 1	55 - 27 = 28	8.832	3.170	2	2.772	2 $\neq$ 1

\* - 3 - Ch. tepejilote; 2 - Ch. shiedeana; 1 - Ch. ernesti-augusti

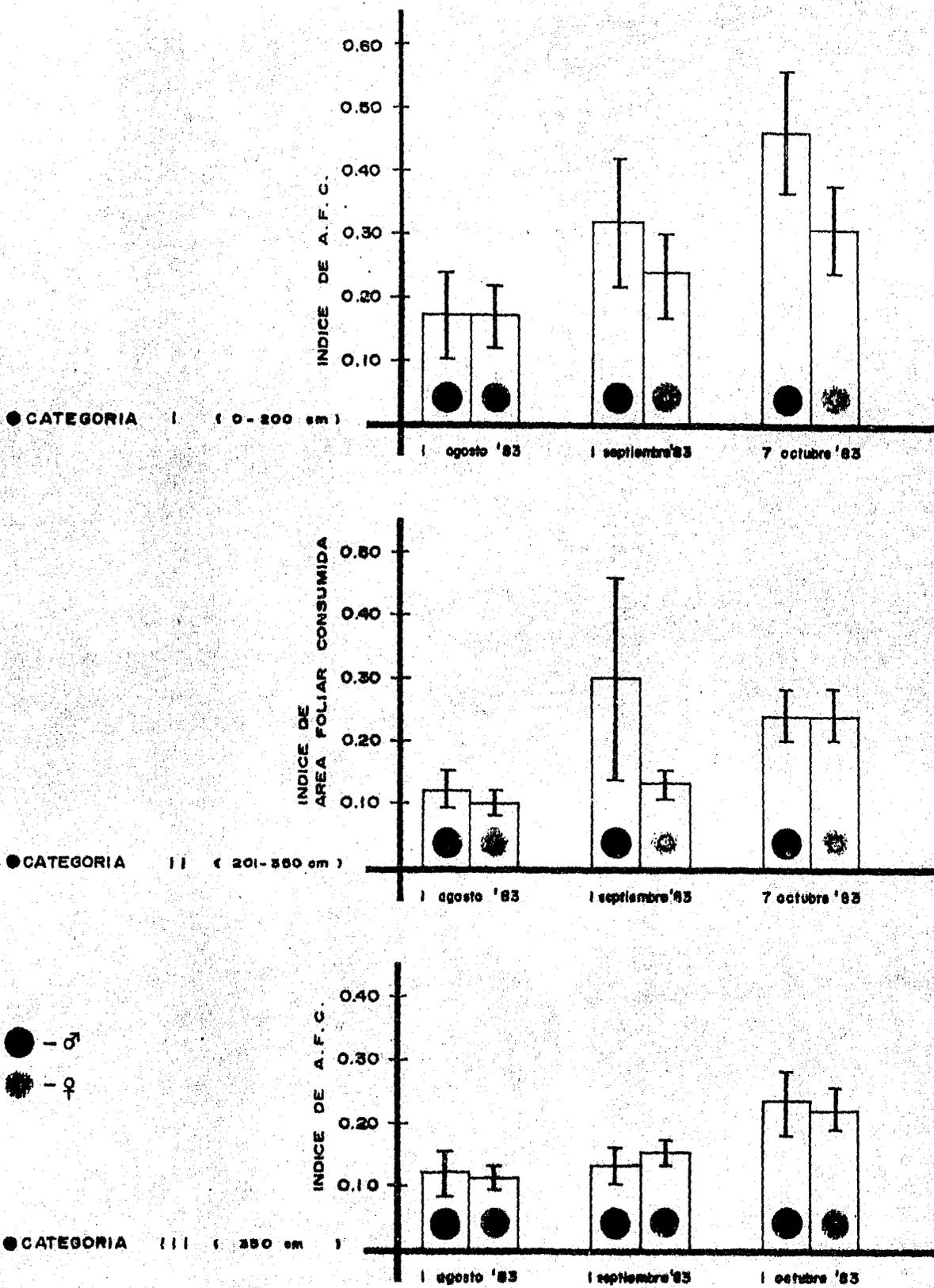


Figura 6.1. Comparación del daño foliar acumulado entre individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote por C. margipennis.

Tabla 6.3 (a). Análisis de varianza de 2 vías para detectar el efecto del tamaño y del sexo sobre el daño foliar de Ch. tepejilote.

Fuente de variación	g.l.	S.C.	C.M.	F	Significancia (P)
Tamaño	2	89.861	44.931	5.011	$P < 0.02$
Sexo	1	12.610	12.610	1.406	n.s.
Interacción	2	14.673	7.337	0.818	n.s.
Error	114	1022.262	8.967		
Total	119	1139.406			

(b). Análisis de comparación múltiple de Student-Newman-Keuls para discriminar el efecto del tamaño sobre el daño foliar de Ch. tepejilote.

Comparación (B vs A)	Diferencia ( $\bar{x}_B - \bar{x}_A$ )	E.S.	q	P	$q_{0.05,114,p}$	Conclusión
3 vs 1*	1.69	0.492	3.435	3	3.356	$m_3 \neq m_1$
3 vs 2	1.55	0.473	3.277	2	2.800	$m_3 \neq m_2$
2 vs 1	0.14	0.492	0.285	2	2.800	$m_2 = m_1$

\* 3 - categoría I de tamaño; 2 - categoría II y 1 categoría III.

presentan un mayor porcentaje de área foliar removida que los individuos más altos o viejos (categoría III) aunque la diferencia con los de la categoría II (intermedia) no es estadísticamente significativa ( $P > 0.05$ ). También existe una diferencia estadísticamente significativa ( $P < 0.05$ ) entre las categorías II y III; claramente, los individuos más viejos son los menos preferidos por C. marginipennis.

En la Figura 6.2, se muestra el área consumida por herbivoría con base en una medición instantánea del daño foliar. Para esto, se consideraron los dos sexos, tres categorías de tamaño y hojas de diferentes edades. Se observa claramente, que no hay diferencias significativas entre los sexos, a excepción de las hojas III de la categoría III de tamaño, donde se presenta un mayor porcentaje de área foliar removida en individuos femeninos ( $P < 0.05$ ). Curiosamente, es en esta categoría de tamaño de las plantas (III) donde consistentemente existe una tendencia (por lo menos marginal) a la mayor preferencia del follaje femenino.

Finalmente, se presenta la evaluación del porcentaje de daño utilizando un análisis de contingencia, con base en categorías discretas de daño en hojas de edades diferentes (Tabla 6.4). De este análisis, se desprende que solamente en las hojas de categorías III y IV, la intensidad del daño está asociada significativamente con el sexo ( $P < 0.001$ ). En estas, se observa una sobrerrepresentación de pinas intensamente dañadas y un exceso de pinas sin daño o ligeramente dañadas, en el caso de las plantas masculinas; lo contrario ocurre con las plantas femeninas. En contraste,

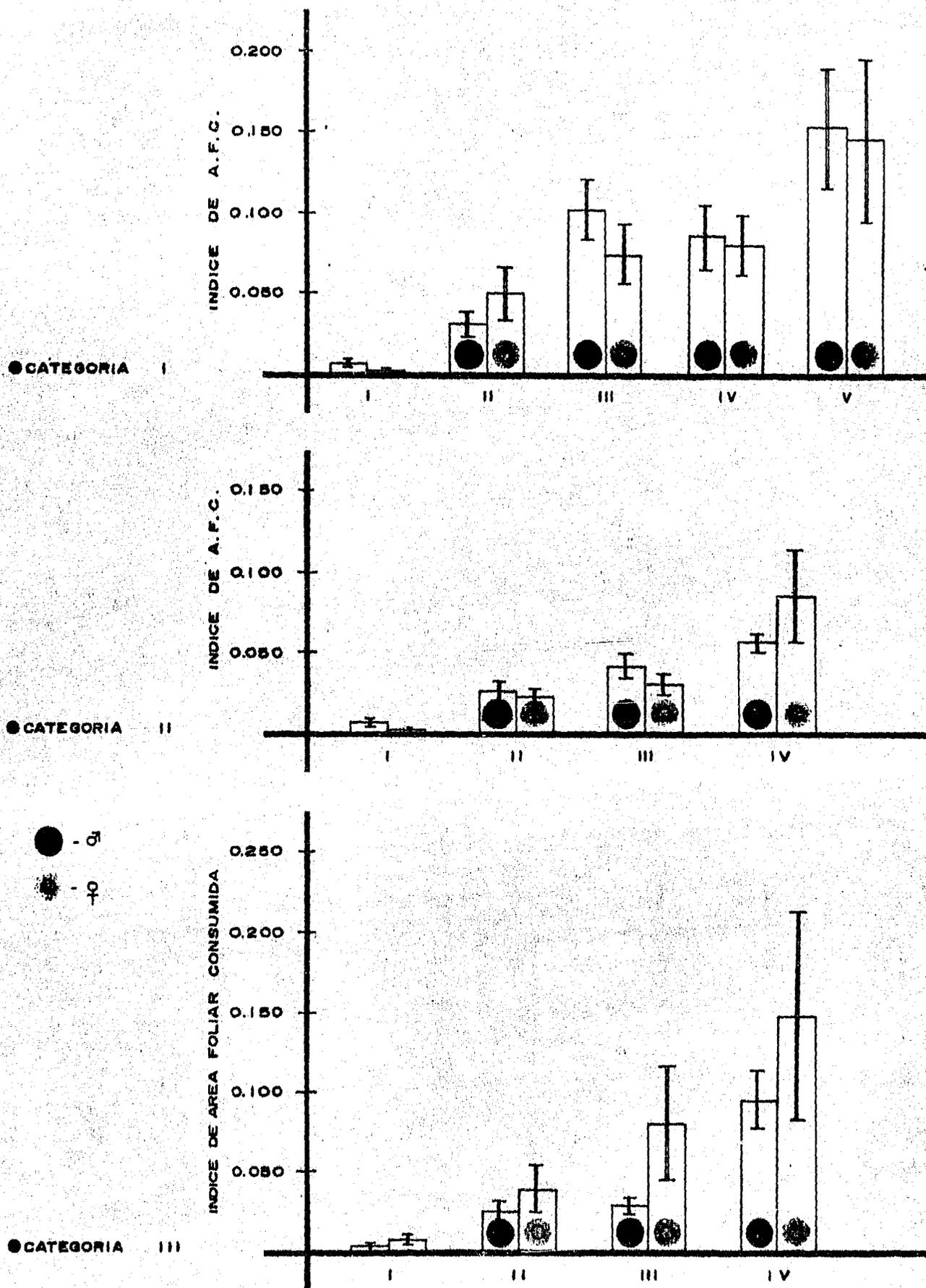


Figura 6.2. Comparación del daño foliar entre individuos masculinos y femeninos de *Ch. tepejilote*. Los números romanos indican la edad de las hojas y las categorías al tamaño de los individuos.

Tabla 6.4. Análisis de contingencia del número de pinas en cada categoría de daño (A-D) para plantas masculinas y femeninas de *Ch. tepejilote*. Se presentan los datos por separado para hojas de 5 edades (I - V), así como un análisis de heterogeneidad entre edades de hojas.

Hojas (edad)	Sexo	Categorías de daño				X <sup>2</sup>	g.l.	P
		A + A'	B	C	D			
I	M	905 (905)*	7 (10)	6 (3)	6 (5.6)	6.96	3	n.s.
	F	1045 (1045)	15 (12)	1 (4)	6 (6.4)			
II	M	827 (824)	46 (49)	13 (11)	11 (12)	1.29	3	n.s.
	F	929 (932)	60 (56)	11 (13)	14 (14)			
III	M	711 (673)	72 (105)	22 (21)	19 (25)	26.88	3	<0.001
	F	690 (728)	147 (114)	21 (22)	34 (28)			
IV	M	470 (422)	122 (148)	40 (45)	28 (45)	36.76	3	<0.001
	F	314 (362)	153 (127)	43 (38)	56 (39)			
V	M	253 (253)	62 (65)	34 (31)	19 (18)	1.57	3	n.s.
	F	111 (111)	32 (29)	11 (14)	7 (8)			
						73.46	15	
Total Hojas (I-V)	M	3166 (3116)	308 (356)	115 (101)	83 (100)	24.15	3	<0.001
	F	3089 (3139)	407 (359)	87 (101)	117 (100)			
Heterogeneidad						49.31	12	<0.001

\* Números entre paréntesis = esperado.

el daño observado en los otros tres tipos de hojas, es claramente independiente del sexo de la planta ( $P > 0.10$ ). Un análisis de heterogeneidad (Zar, 1974) entre los diferentes tipos de hoja (Tabla 6.4) resultó significativo ( $P < 0.001$ ), indicando que no es válido aglutinar los datos para todos los tipos de hojas en un solo análisis de contingencia y que las hojas de edades diferentes deben de analizarse por separado. Estos resultados son compatibles en cierto grado, con los obtenidos para la medición instantánea del daño foliar (ver Figura 6.2) en la que se encontró que en las hojas de la categoría de edad III había significativamente mayor daño en las plantas femeninas.

Experimentos de aceptabilidad de individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote y C. marginipennis.

Los ensayos biológicos de aceptabilidad se realizaron en varias épocas del año. Un experimento preliminar, es el que se muestra en la Tabla 6.5, donde se observa que después de 12 horas de observación, el porcentaje de área consumida fue significativamente mayor ( $P < 0.005$ ) en los individuos femeninos. En los ensayos posteriores, se detectó un patrón similar, aunque en algunos casos las diferencias entre los sexos no fueron significativas. En la Tabla 6.6 se presentan los resultados acumulados de todos los ensayos biológicos realizados después de 12 y 24 horas de observación y del total de ensayos realizados. Como podemos observar, sólo para el caso de 24 horas de observación, los resultados no presentan diferencias estadísticamente significativas entre los sexos, aunque los resultados se acercan al

Tabla 6.5. Preferencias alimenticias de C. marginipennis sobre hojas masculinas y femeninas de Ch. tepejilote. Los datos corresponde a un ensayo preliminar después 12 hrs. de observación.

	Area foliar removida (cm <sup>2</sup> )	
	M	F
$\bar{X}$	5.54	9.33
D.S.	3.11	2.16
Prueba de t	P < 0.005	

Tabla 6.6. Preferencias alimenticias de C. marginipennis sobre hojas masculinas y femeninas de Ch. tepejilote. Los datos corresponden a 3 ensayos a) después de 12 horas de observación; b) después de 24 horas y c) todos los ensayos, n corresponde al número de réplicas.

	Area Foliar removida (cm <sup>2</sup> )					
	Ensayo a (n=18)		Ensayo b (n=24)		Ensayo c (n=60)	
	M	F	M	F	M	F
$\bar{X}$	4.083	7.025	6.266	9.397	5.073	7.417
D.S.	2.584	3.296	3.728	5.243	3.174	4.685
Prueba de t	P < 0.01		0.10 > P > 0.05 (n.s.)		P < 0.001	

nivel de significancia ( $0.1 > P > 0.05$ ). Para los otros dos casos sí se presentan diferencias marcadas entre los sexos ( $P < 0.01$ ), siendo los individuos femeninos los que presentan un mayor porcentaje de daño foliar. En general, en todos los ensayos realizados, hubo una notable preferencia por el follaje femenino (aunque ocasionalmente, la diferencia no alcanzó significancia estadística).

## DISCUSION.

Los resultados que se reportan en este capítulo sugieren un alto grado de especificidad por parte de C. marginipennis hacia Ch. tepejilote. Por una parte, las observaciones directas de campo muestran claramente que el tipo de daño predominante -casi exclusivo- en el follaje de Ch. tepejilote es el daño causado por este animal. Por otra parte, la evidencia de laboratorio sugiere la misma especificidad, con base en la disposición inmediata que muestran estos insectos para consumir el follaje de Ch. tepejilote con respecto a otras palmas conespecíficas, así como también con base en la marcada preferencia de consumo de aquella. No obstante, los experimentos de laboratorio sugieren una jerarquía de preferencia: Ch. tepejilote > Ch. shiedeana > Ch. ernesti-augusti. Es concebible que forzado por una situación de escasez de recursos (ya sea en tiempo o en espacio) este insecto podría moverse a otras esferas tróficas, muy probablemente con un orden de preferencia detectable. La aceptabilidad relativa de otras plantas del gran espectro potencial que constituye el follaje de la selva es un aspecto que aguarda ser investigado. Por el momento, no es perceptible que estos insectos se enfrenten a una situación de abundancia (y distribución) de la palma son suficientemente grandes como para prevenir inaccesibilidad de recurso en el espacio; por otra parte, la ausencia de ciertos mecanismos fenológicos (caducifoliedad, perennación subterránea, etc.) previenen la ausencia del recurso en el tiempo. Claramente, la perturbación humana (u otras perturbaciones naturales de magnitud similar) sí podrían

determinar ausencia de recurso, y éstos son los riesgos adaptativos a los que se enfrenta un organismo especializado; el potencial de flexibilidad trófica puede ser un aspecto de gran relevancia en este contexto.

La predominancia en el follaje de Ch. tepejilote del daño causado por C. marginipennis discutida anteriormente, indica no sólo la especificidad del insecto, sino también exclusividad de agente consumidor. La implicación fitocéntrica de esto, es que por ejemplo, si la herbivoría constituye una presión de selección importante para Ch. tepejilote, ésta tendría que dirigir sus estrategias de defensa contra ese herbívoro en particular. La posible interpretación última (evolutiva) del resultado proximal (ecológico) de que Ch. tepejilote sólo tiene a ese herbívoro particular de la gran gama de fitófagos potenciales de una gran mayoría de herbívoros en potencia y/o que C. marginipennis ha sido el único (o uno de los pocos) animales capaces de usar a esa palma como recurso. No obstante, es necesario esclarecer que la observación proximal de una interacción específica no necesariamente implica la justificación de una interpretación coevolutiva. Janzen (1980) y Dirzo (1984) ofrecen una discusión detallada de los riesgos de otorgar a una observación ecológica dada la categoría de coevolución.

En lo referente al otro aspecto central de este trabajo, la posible existencia de patrones de herbivoría diferentes entre individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote, los resultados obtenidos, tanto en el laboratorio como en el campo, no

permiten una conclusión definitiva al respecto en estos momentos. En todo caso, los experimentos de aceptabilidad en el laboratorio sugieren una preferencia por el follaje de los individuos femeninos; si bien es cierto que en algunas pruebas esta tendencia no fue muy notoria, en ninguno de los ensayos hubo preferencias por los individuos masculinos. Estos resultados deben verse en el contexto de lo detectado en el campo en que solamente se detectó una diferencia significativa en los niveles de herbivoría entre sexos (preferencia de las hembras) en el caso de las hojas de edad intermedia.

Probablemente, estos resultados reflejan un patrón de herbivoría no constante a lo largo del tiempo y que las observaciones realizadas únicamente hayan detectado las primeras fases o una etapa de una herbivoría diferencial.

Claramente, el esclarecimiento de estos hallazgos es un punto que merece estudios más detallados. Un punto relevante en este sentido y que por la limitación para sexar plantas que no han alcanzado el estado reproductivo, es que pueden ocurrir selección sexual y herbivoría diferencial en etapas más juveniles (o infantiles) del ciclo de vida de la planta y que lo observado en el campo, en individuos sexualmente maduros, es el resultado de respuestas compensatorias o de defensas en el estado adulto. Existe evidencia convincente de que la aceptabilidad del follaje de una planta puede cambiar con la edad; por ejemplo, plántulas de sorgo (Sorghum sp.) son cianogénicas y previenen el ataque de langostas (Locusta sp.), mientras que las plantas adultas, en

contraste, no presentan el carácter cianogénico (Bernays, 1977).

De los pocos trabajos reportados en la literatura (Bawa & Opler, 1978; Fryxell, 1967) sobre dimorfismo sexual y herbivoría, en ningún caso se han demostrado convincentemente las razones por las cuales, en algunas circunstancias, un sexo es más dañado que otro. Sin embargo, para otros tipos de polimorfismos (v.g. químicos) (en plantas hermafroditas) han sido muy claras las conclusiones, por ejemplo, Dollinger et al. (1973) con polimorfismos en alcaloides de Lupinus spp; Coates (1975) con Asarum caudatum (Aristolochiaceae) que presenta morfos palatables y no palatables y Dirzo & Harper (1982a, b) con morfos cianogénicos y no cianogénicos de Trifolium repens. Estos dos últimos trabajos en particular, demuestran que uno de los morfos, el más aceptable, presenta a su vez un mayor potencial competitivo. Estos contrastes entre los morfos resultan compatibles con una interpretación de mayor asignación de recursos a la defensa y una menor asignación, en consecuencia, hacia otras funciones. La preferencia hacia las hembras encontrada en este trabajo también apuntaría en la misma dirección. En el siguiente capítulo se analizarán algunos aspectos químicos y fisiológicos que pueden estar influyendo en este comportamiento y que puedan contribuir a esclarecer este problema.

El presente trabajo, al momento, sólo expone la complejidad de la interacción entre C. marginipennis y Ch. tepejilote y sugiere el desarrollo de estudios más sensitivos y detallados para esclarecer las diversas interrogantes aquí planteadas.

## VII. ESTUDIOS FISIOLÓGICOS ASOCIADOS A LA HERBIVORIA.

### INTRODUCCION.

De lo analizado en la introducción general se puede apreciar que las características de la interacción entre un herbívoro y una planta pueden ser muy diversas. En muchas ocasiones, para entender cabalmente estas características y sus posibles consecuencias, es necesario un análisis a nivel fisiológico. Para el caso particular de la discusión de la presente tesis, en este capítulo se desarrollan algunas características fisiológicas de las plantas asociadas a la interacción herbívoro-planta y sus posibles relaciones con los mecanismos de defensa química, con el crecimiento y el éxito reproductivo y con los aspectos nutricionales de las plantas.

Dentro de las posibles variables fisiológicas de las plantas involucradas en una interacción, se discutirán principalmente las relacionadas con la fotosíntesis.

La capacidad fotosintética de una planta está determinada por numerosos factores. En primer lugar, las plantas experimentan cambios estacionales y cambios a través de su ciclo de vida por lo que la capacidad fotosintética de una planta variará con estos cambios. En cuanto a los primeros, la capacidad fotosintética se reduce en la época reproductiva de las plantas (Mooney & Gulmon, 1982). Asimismo, esta capacidad también depende de la longevidad del resto de las estructuras, en particular de las hojas. Estas, mientras más longevas sean, experimentan una menor capacidad

fotosintética. A su vez, esta longevidad de las hojas está inversamente relacionada con la capacidad de captación de carbono (Mooney & Gulmon, op.cit.).

Mooney & Gulmon (op.cit.) argumentan que la capacidad fotosintética de una planta está determinada por la enzima carboxilasa que está modulada para acoplarse al nivel de los recursos existentes en el medio ambiente. De tal forma, las plantas que se presentan en hábitats con limitaciones de agua, luz o nutrientes presentarán contenidos de carboxilasa bajos y por tanto menor capacidad fotosintética. Por otra parte, Gulmon & Chu (1981) y Mooney et al. (1980) establecieron que existe una correlación muy estrecha entre el contenido de nitrógeno de las hojas y la capacidad fotosintética, ya que generalmente la carboxilasa constituye el 50% de las proteínas solubles de las hojas.

La capacidad fotosintética de las plantas se ha estudiado comparativamente bajo situaciones de condiciones contrastantes, y se han establecido patrones fisiológicos claros. Por ejemplo, Bjorkman (1968) en zonas templadas y Tinoco (1982) para comunidades tropicales, reportan que las plantas de sombra presentan una menor capacidad fotosintética que las plantas de sol. Bazzaz (1979) y Mooney et al. (1980) señalan que las especies que se desarrollan en los estadios de sucesión temprana presentan tasas fotosintéticas superiores que las plantas clímax. Por su parte, Harrison et al. (1971) establecen que las plantas decíduas presentan mayores tasas que las plantas de hojas perennes. De esta forma, podemos notar que las diferencias en la capacidad fotosin-

tética están relacionadas con cambios muy marcados en las condiciones del medio y en las características de las poblaciones de las plantas. Por esta razón, no es extraño que no existan estudios comparativos de esta naturaleza en plantas que coexisten bajo una misma condición o especies polimórficas establecidas en la misma localidad. Sin embargo, la pregunta que se abre es si las plantas que coexisten espacial y temporalmente, y que están sujetas a presiones selectivas (v.g. herbivoría) en distinto grado (v.g. sobre estructuras vegetales que tienen la capacidad de fotosintetizar) pueden presentar respuestas fisiológicas que compensen los efectos de estas presiones. Tal es el caso de la presente tesis, en donde encontramos evidencias experimentales de un patrón de herbivoría diferencial sobre individuos masculinos y femeninos de la misma población (ver capítulo VI).

Dirzo (1984) señala algunos problemas involucrados en el estudio fisiológico de las interacciones entre herbívoros y plantas. Menciona la necesidad de esclarecer por ejemplo, las diferencias fisiológicas y bioquímicas entre especies primarias y secundarias (en términos de la sucesión ecológica) considerando que estas últimas son más atacadas por herbívoros, las relaciones fisiológicas entre los patrones de germinación de las semillas y las características de las plántulas con los patrones de herbivoría asociados, etc.

Algunos trabajos que pueden ilustrar la relación entre estos dos campos (ecofisiología e interacción planta-animal) se mencionan a continuación.

Reichle et al. (1973) estudiando en bosques de Liriodendron tulipifera, estimaron que mientras los insectos herbívoros remueven únicamente el 2.6% de la producción primaria neta de las hojas, las plantas sufren una reducción del 7.7% del área fotosintética. Igualmente, mientras que un minador foliar puede reducir mínimamente la superficie de la hoja por el efecto de la "mina" por sí sola, el efecto sobre la producción foliar total puede incrementarse si el ataque induce la caída de las hojas prematuramente (Faeth et al. (1981).

Por otra parte, Detling et al. (1979) y Caldwell et al. (1981) demostraron que Bouteloua gracilis y 2 especies de Agropyron pueden reemplazar el área de la hoja perdida a través del crecimiento de las hojas nuevas o de incrementar la tasa fotosintética de las partes foliares restantes en condiciones favorables de crecimiento.

Caswell et al. (1973) presentan una hipótesis donde sugieren que las plantas que presentan un mecanismo  $C_4$  (vía a través del ácido dicarboxílico) para la fijación de  $CO_2$ , son menos palatables a los herbívoros en relación a las plantas que presentan un mecanismo  $C_3$  (vía a través del ciclo de Calvin). Estos autores apoyan esta hipótesis con base en estudios fisiológicos, anatómicos y nutricionales de las plantas.

Chabot & Hicks (1982) consideran que la herbivorfa siempre influye disminuyendo la capacidad de una hoja de ganar carbono, lo cual repercute en los costos metabólicos de una planta. Estos costos, pueden presentarse bajo diferentes circunstancias como por ejemplo, al decrecer las tasas fotosintéticas cuando las

plantas presentan un bajo contenido de nutrientes y una alta proporción de tejido de soporte como un mecanismo de defensa en contra de herbívoros. También, cuando las plantas presentan compuestos secundarios como mecanismos de defensa, de tal forma que el carbono obtenido por la planta es dividido para otras funciones, o simplemente, cuando la planta pierde parte de su follaje y repercute en la productividad futura.

Un ejemplo muy ilustrado sobre el costo metabólico en defensa con relación a la capacidad fotosintética y su relación con la herbivoría es el trabajo de Mooney & Gulmon (1982) con el arbusto Diplacus auranticus y la mariposa Euphydryas chalcedona. Las hojas del arbusto están cubiertas con una resina, diplanol, que corresponde a un 15-30% del peso seco total de la planta. La síntesis de esta resina es muy costosa y requiere de 2.5 gramos de glucosa por cada gramo de resina (Lincoln, 1980 en Mooney & Gulmon, 1982). Al poner a las larvas de la mariposa bajo dietas artificiales, se observó que al incrementar la concentración de la resina, presenta efectos perjudiciales sobre el crecimiento y la sobrevivencia de las larvas. Los mismos efectos se presentan al disminuir las concentraciones de nitrógeno (Lincoln et al., 1982). Conociendo la longevidad de las hojas, la relación entre el costo para sintetizar la resina y la capacidad fotosintética, Mooney & Gulmon (1982) concluyen que una hoja que presenta un bajo contenido de nitrógeno asigna una fracción considerable del carbono total obtenido por la planta a la síntesis de la resina. Contrariamente, al presentarse altos contenidos de nitrógeno y

plantas presentan un bajo contenido de nutrientes y una alta proporción de tejido de soporte como un mecanismo de defensa en contra de herbívoros. También, cuando las plantas presentan compuestos secundarios como mecanismos de defensa, de tal forma que el carbono obtenido por la planta es dividido para otras funciones, o simplemente, cuando la planta pierde parte de su follaje y repercute en la productividad futura.

Un ejemplo muy ilustrado sobre el costo metabólico en defensa con relación a la capacidad fotosintética y su relación con la herbivoría es el trabajo de Mooney & Gulmon (1982) con el arbusto Diplacus auranticus y la mariposa Euphydryas chalcedona. Las hojas del arbusto están cubiertas con una resina, diplanol, que corresponde a un 15-30% del peso seco total de la planta. La síntesis de esta resina es muy costosa y requiere de 2.5 gramos de glucosa por cada gramo de resina (Lincoln, 1980 en Mooney & Gulmon, 1982). Al poner a las larvas de la mariposa bajo dietas artificiales, se observó que al incrementar la concentración de la resina, presenta efectos perjudiciales sobre el crecimiento y la sobrevivencia de las larvas. Los mismos efectos se presentan al disminuir las concentraciones de nitrógeno (Lincoln et al., 1982). Conociendo la longevidad de las hojas, la relación entre el costo para sintetizar la resina y la capacidad fotosintética, Mooney & Gulmon (1982) concluyen que una hoja que presenta un bajo contenido de nitrógeno asigna una fracción considerable del carbono total obtenido por la planta a la síntesis de la resina. Contrariamente, al presentarse altos contenidos de nitrógeno y

una mayor capacidad fotosintética, se reduce la asignación de carbono para la producción de la resina. Se ha observado, que estos patrones varían en el tiempo y con las características de las hojas. Las hojas más jóvenes y que se presentan más tempranamente en la estación de crecimiento presentan un mayor contenido de nitrógeno, mientras que las hojas producidas tardíamente, presentan mayores proporciones de resina. El comportamiento de los herbívoros sobre las hojas, está relacionado con la proporción entre el contenido de nitrógeno/resina más favorable para cada momento (Mooney et al., 1981).

Gulmon & Mooney (1983) estiman el costo en defensa en función del costo específico en defensa (la cantidad de  $\text{CO}_2$  en gramos fijado por cada gramo de compuesto de defensa), del peso total del compuesto de defensa y del peso total de la estructura de la planta considerada en función del tiempo. Esta estimación no considera los costos de mantenimiento y renovación de los compuestos químicos, los cuales pueden ser importantes ya que por ejemplo, en el caso de los alcaloides y de los terpenos (ver Gulmon & Mooney, 1983) las tasas de renovación se llevan a cabo en algunas horas o días.

Como se mencionó anteriormente, las estimaciones del costo en defensa están en función de las tasas fotosintéticas y de la asignación en biomasa a las estructuras de las plantas. Estas estimaciones pueden variar en el tiempo, dependiendo por ejemplo de la época reproductiva o de crecimiento, y se han sugerido (Gulmon & Mooney, op.cit.) patrones que pueden originar hipótesis

alternativas a las ideas de "apariencia" (Feeny, 1976; Rhoades & Coates, 1976) para explicar la presencia de compuestos de defensa en relación a la longevidad del ciclo de vida de las plantas. Gulmon & Mooney (op.cit.) ilustran este punto con el estudio de la planta anual Hemizonia luzulaefolia que presenta una resina aromática como compuesto de defensa únicamente en la época reproductiva. El costo de esta defensa equivale aproximadamente al 18% del peso reproductivo potencial en esta época. Si la planta produjera este compuesto durante un período mayor a la época reproductiva, el costo final alcanzaría un porcentaje aproximado de 50% del peso reproductivo. El hecho de que la planta sintetice esta defensa únicamente en la época reproductiva probablemente le confiera una ventaja selectiva para esta época, ya que se ha observado que es la única planta "sana" en el pastizal durante el verano.

Por otra parte, Chabot & Hicks (1982), desde un punto de vista más general, sugieren dos estrategias evolutivas para las plantas en relación a la herbivoría. Una, es producir hojas no palatables a través de desarrollar mecanismos de defensa estructurales o químicas, o manteniendo un contenido protéico bajo; y otra presentando hojas de longevidad reducida. En el primer caso es ventajoso presentar hojas longevas, mientras que en el segundo, tasas fotosintéticas altas.

Aparte de estos ejemplos excepcionales, el estudio de la integración entre los costos fisiológicos de defensa y herbivoría han sido poco estudiados. En la mayoría de los casos, ni siquiera descripciones ecofisiológicas adecuadas han sido elaboradas para sistemas particulares. En el presente capítulo, se intenta describir la posible diferenciación ecofisiológica entre individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote.

## MATERIALES Y METODOS.

### 1. Demografía foliar.

Para evaluar las consecuencias demográficas foliares producto de la interacción entre C. marginipennis y Ch. tepejilote, se siguió el destino de las hojas de 94 individuos masculinos y 100 individuos femeninos en total en los 3 sitios permanentes de observación. Cada 6 meses se marcaron las hojas nuevas producidas por cada individuo y se registraba el número de hojas en pie para conocer con ésto, el número de hojas producidas y el número de hojas perdidas por unidad de tiempo para evaluar la ganancia neta total por individuos por unidad de tiempo.

### 2. Compuestos de defensa química: compuestos secundarios.

En el análisis de compuestos secundarios se siguieron marchas cualitativas para detectar presencia o ausencia de 5 compuestos secundarios: alcaloides, taninos, flavonoides, saponinas y capacidad cinogénica. Estos ensayos se realizaron siguiendo las marchas propuestas por Rodríguez y Reynolds (ms.) con algunas modificaciones sugeridas por F. Espinoza (com. pers.) (ver apéndice B). Se analizaron las hojas jóvenes y maduras de 15 individuos de cada sexo distribuidas en 3 categorías de tamaño (0 a 2.0 m, de 2.0 m a 3,5 m y de 3.5 m en adelante).

### 3. Características nutricionales.

Para determinar las características nutricionales de las plantas (hojas) de Ch. tepejilote se llevaron a cabo estudios bromat-

tológicos determinando el contenido de: proteína cruda, fibra cruda, grasa cruda, extracto libre de nitrógeno y minerales.

Se siguió la metodología propuesta por Flores (1977) y con algunas sugerencias de R. Díaz (com.pers.) (ver apéndice C). Se consideraron hojas jóvenes y maduras de 4 individuos de cada sexo de 2 categorías de tamaño (o a 2.5 m y de 2.5 en adelante).

#### 4. Características fisiológicas.

##### a. Estructurales.

i) Densidad de estomas. Para cuantificar el número de estomas se procedió a obtener impresiones del envés de las hojas de 9 individuos de cada sexo. Estas impresiones se obtuvieron en el campo con un producto comercial para obtener placas odontológicas ("xantopren-plus"). Posteriormente se cuantificaron los estomas a través de estas impresiones con observaciones al microscopio.

ii) Peso foliar específico. Para la determinación del peso foliar específico se colectaron aproximadamente 30 hojas completas de cada sexo. Se les midió el área foliar y posteriormente se obtuvo su peso después de un secado a 80°C durante 48 horas.

##### b. Bioquímicas.

i) Pigmentos. La característica analizada fue el contenido de pigmentos clorofílicos, en particular clorofila alfa y clorofila beta. Para esto, se hizo la extracción de clorofilas con acetona pura a 18 individuos de cada sexo distribuidos en 3 categorías de tamaño. Posteriormente se leyeron los valores de trans-

mitancia y absorbancia a 644 y 662 unidades de longitud de onda.

ii) Contenido de nitrógeno. Utilizando la metodología descrita en el apéndice B para la determinación de proteína cruda, se obtuvo la cuantificación del contenido de nitrógeno.

## RESULTADOS.

### Demografía foliar.

El daño foliar de C. marginipennis sobre Ch. tepejilote puede relacionarse con la comparación en la producción y pérdida de hojas de los individuos masculinos y femeninos. En la Tabla 7.1 se presentan los resultados de la tasa de renovación de hojas como el resultado de la diferencia entre la producción de hojas y el número de hojas perdidas en el mismo período de tiempo. Lo que se puede observar, es que en ninguno de los casos se detectaron diferencias significativas entre los sexos, las cuales fueron estimadas con una prueba de t (Zar, 1974). Todos los valores presentan un valor negativo lo que nos está indicando que existe una pérdida foliar mayor que la producción de hojas nuevas en el período considerado.

En la Tabla 7.2 se presenta la producción foliar para un año para los individuos masculinos y femeninos en los 3 sitios de trabajo. En todos los casos no se observaron diferencias significativas entre los sexos.

En la Figura 7.1 se presenta la comparación en la tasa de renovación de hojas entre los sexos de Ch. tepejilote considerando 5 categorías discretas de tamaño a intervalos de 1 m. Un primer elemento que se detecta es que esta tasa de renovación va siendo menor conforme consideramos individuos más grandes. A excepción de los individuos femeninos de la primera categoría de tamaño (0 m a 1.0 m) y los individuos masculinos de la segunda

Tabla 7.1. Ganacia neta de hojas de individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote en un año (julio 1982 a julio 1983) en los 3 sitios permanentes de observación.

Sexo	S i t i o s			Promedio
	1	2	3	
M	-0.68 $\pm$ 0.19 n = 37	-0.20 $\pm$ 0.15 n = 41	-0.38 $\pm$ 0.17 n = 16	-0.42 $\pm$ 0.10 n = 94
F	-0.50 $\pm$ 0.13 n = 45	-0.57 $\pm$ 0.14 n = 44	-0.64 $\pm$ 0.35 n = 11	-0.57 $\pm$ 0.09 n = 100
P	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

M = individuos masculinos; F = individuos femeninos.

n = número de individuos.

p = valor de probabilidad al comparar medias con una prueba de t.

Tabla 7.2. Producción de hojas de individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote en un año (julio 1982 a julio 1983) en los 3 sitios permanentes de observación. El valor de P es la significación de una prueba de t.

Sexo	S i t i o s		
	1	2	3
M	2.05 $\pm$ 0.11 n = 39	2.02 $\pm$ 0.18 n = 41	1.33 $\pm$ 0.14 n = 18
F	1.96 $\pm$ 0.08 n = 46	1.75 $\pm$ 0.11 n = 44	1.64 $\pm$ 0.19 n = 11
P	n.s.	n.s.	n.s.

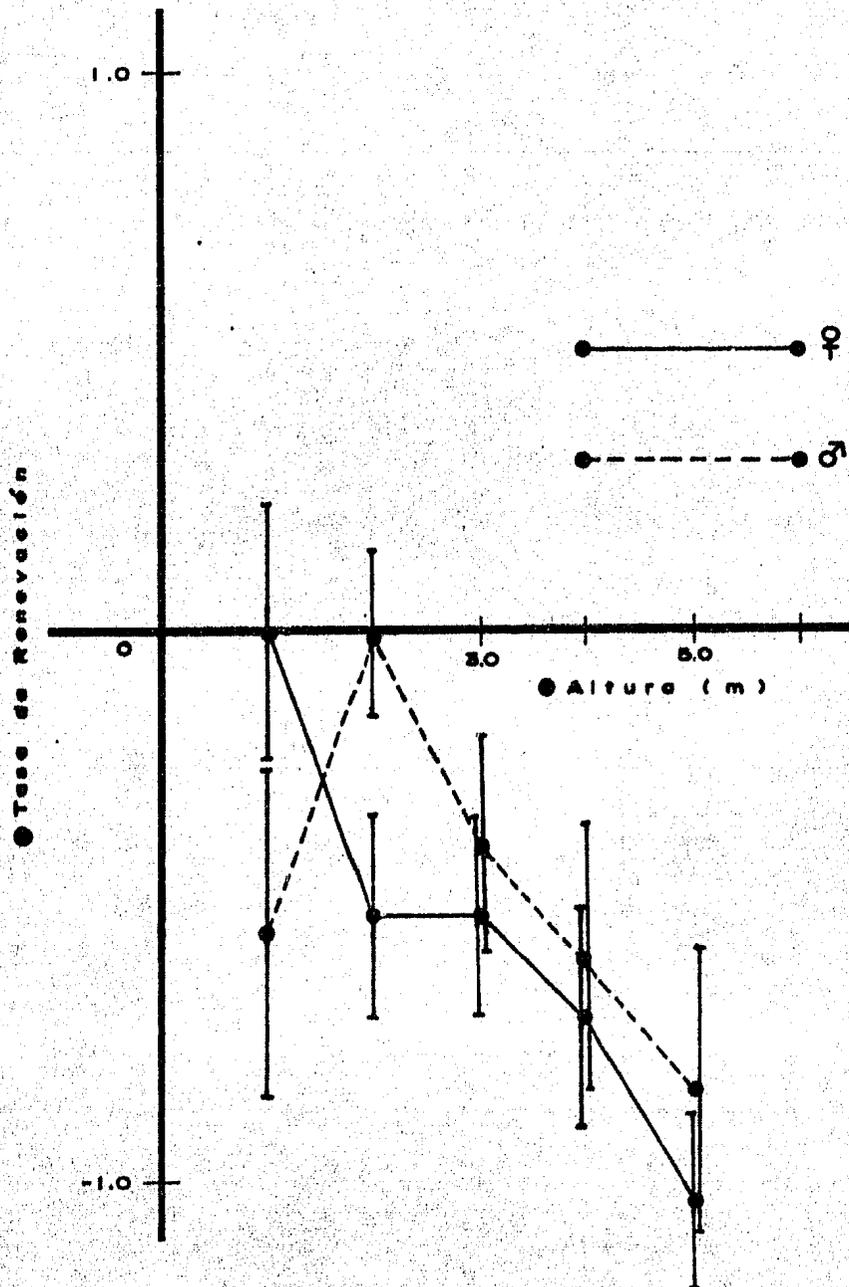


Figura 7.1. Comparación de la tasa de renovación foliar entre individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote, considerando 5 categorías de tamaño. Las barras indican el error estándar asociado al valor promedio.

categoría (1.0 m a 2.0 m), todos los demás datos muestran un valor negativo en la tasa de renovación foliar. Esto, indica que las tasas de renovación detectadas en la Tabla 7.1 están determinadas en mayor medida por los individuos de ambos sexos que presentan una mayor altura (2.0 m en adelante). Al hacer la comparación entre sexos, considerando las categorías directas de tamaño, únicamente entre los individuos de la segunda categoría (de 1.0 m a 2.0 m) se observa una diferencia marcada, siendo mayor la pérdida foliar en la hembras.

Otro indicador de la producción foliar y la renovación de las mismas, es considerar el número de hojas en pie que presentan en un momento dado los individuos de una especie. En la Tabla 7.3 se presenta la comparación en el número de hojas en pie entre individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote, siendo mayor el número de hojas en pie en los individuos masculinos.

**Defensa química: compuestos secundarios.**

Los resultados del análisis de compuestos secundarios se presenta en la Tabla 7.4. Los compuestos analizados fueron alcaloides, saponinas, taninos, flavonoides y capacidad cianogénica en las hojas de individuos distribuidos en tres categorías de tamaño (0 m a 2.0 m, de 2.0 m a 3.5 m y de 3.5 m en adelante). De esta tabla, se observa que únicamente se detectaron compuestos fenólicos (taninos y flavonoides) en ambos sexos y de éstos, los flavonoides se presentaron en todos los ensayos. No se aprecian diferencias ni con el tamaño de los organismos, ni con las hojas

Tabla 7.3. Comparación del número de hojas en pie entre individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote. (Datos tomados del sitio 2 y 3 de septiembre de 1983).

Sexo	No. de hojas	n
M	4.48 $\pm$ 0.17	44
F	3.73 $\pm$ 0.15	45
p	< a 0.001	

M = individuos masculinos.

F = individuos femeninos.

n = número de individuos.

p = valor de probabilidad con base en una prueba de t al comparar valores promedio.

Tabla 7.4. Comparación de la determinación de compuestos secundarios en las hojas de individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote.

Categoría de tamaño	Sexo	Tipo de hojas	Alcaloides	Saponinas	Taninos	Flavonoides	Capacidad cianogénica
0 a 2.0 m	M	J	-	-	+ 1(4)*	+ 4(4)	-
		V	-	-	+ 1(4)	+ 4(4)	-
	F	J	-	-	+ 1(5)	+ 5(5)	-
		V	-	-	+ 2(5)	+ 5(5)	-
2 a 3.5 m	M	J	-	-	+ 2(5)	+ 5(5)	-
		V	-	-	+ 2(5)	+ 5(5)	-
	F	J	-	-	+ 1(5)	+ 5(5)	-
		V	-	-	+ 2(5)	+ 5(5)	-
3.5 ó más	M	J	-	-	+ 1(5)	+ 5(5)	-
		V	-	-	+ 2(4)	+ 5(5)	-
	F	J	-	-	+ 2(5)	+ 5(5)	-
		V	-	-	+ 2(5)	+ 5(5)	-

M = individuos masculinos; F = individuos femeninos.

J = hojas jóvenes; V = hojas maduras.

- = ausencia; + = presencia.

\* el número entre parentesis indica el número de ensayos, el número afuera el número de ensayos positivos.

jóvenes o maduras. En todos los casos, se utilizaron pruebas cualitativas para la detección de estos compuestos. Sin embargo, para el caso de alcaloides y flavonoides también se realizaron ensayos más finos (cromatografías) para corroborar los resultados obtenidos en las pruebas cualitativas. Para el caso de los alcaloides, se realizaron cromatografías de capa fina, ya que las pruebas preliminares dieron resultados positivos de presencia de este compuesto. Sin embargo, en las cromatografías los resultados fueron negativos. Para los flavonoides se realizaron cromatografías de papel para corroborar la presencia de estos compuestos. En estos ensayos, se detectaron algunos flavonoides particulares para cada sexo, aunque se examinaron pocas muestras por lo que es difícil establecer patrones particulares para cada sexo. Además, también se detectaron diferencias con la edad de las hojas (no se reportan en el presente trabajo).

#### Características nutricionales.

En la Tabla 7.5 se presentan los resultados del análisis bromatológico del follaje de individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote. En esta tabla se presentan los porcentajes de proteína cruda, grasa cruda, minerales y del extracto libre de nitrógeno. Los carbohidratos no se encuentran expresados como tales, debido a que están comprendidos dentro de la fibra cruda y del extracto libre de nitrógeno.

Lo que se puede apreciar en la Tabla 7.5, es que los resultados en ambos sexos son muy similares, incluso para el caso de la

Tabla 7.5. Comparación del análisis bromatológico y del contenido de nitrógeno entre individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote.

Componente	M (%) n = 8	F (%) n = 8
Nitrógeno	3.29	3.29
Proteína cruda	20.56	20.56
Grasa cruda	3.77	3.53
Fibra cruda	31.11	27.41
Minerales	12.14	10.81
Extracto libre de nitrógeno	32.42	37.70

M = individuos masculinos; F = individuos femeninos.  
n = número de individuos.

proteína cruda el valor promedio es el mismo. Para los otros componentes que difieren ligeramente en sus valores, no se utilizó ningún tratamiento estadístico para ver si diferían en sus valores, ya que éstos son muy similares y por otro lado, porque el tamaño de la muestra era muy pequeña.

Generalmente, este tipo de estudios se reportan con base en la cantidad de materia seca que presenta el follaje de la planta. Es decir, con base en la estimación del porcentaje del contenido de agua. En este caso, se presentan los valores en porcentaje del contenido de agua. En este caso, se presentan los valores en porcentaje por desconocerse esta estimación del contenido de agua del follaje de Ch. tepejilote.

Al igual que en el caso de los compuestos secundarios, este análisis se realizó con el follaje muestreado en una época del año (noviembre) por lo que no podrá extrapolarse a lo largo del año.

#### Características fisiológicas.

##### Densidad de estomas.

Los resultados de la densidad de estomas se presentan en la Figura 7.2. Para conocer si existían diferencias significativas entre los valores de densidad de estomas al comparar los individuos de ambos sexos, se utilizó una prueba no paramétrica (prueba de Mann-Whitney, Zar, 1974) la cual dió como resultado que las diferencias entre los sexos no diferían significativamente ( $P > 0.50$ ).

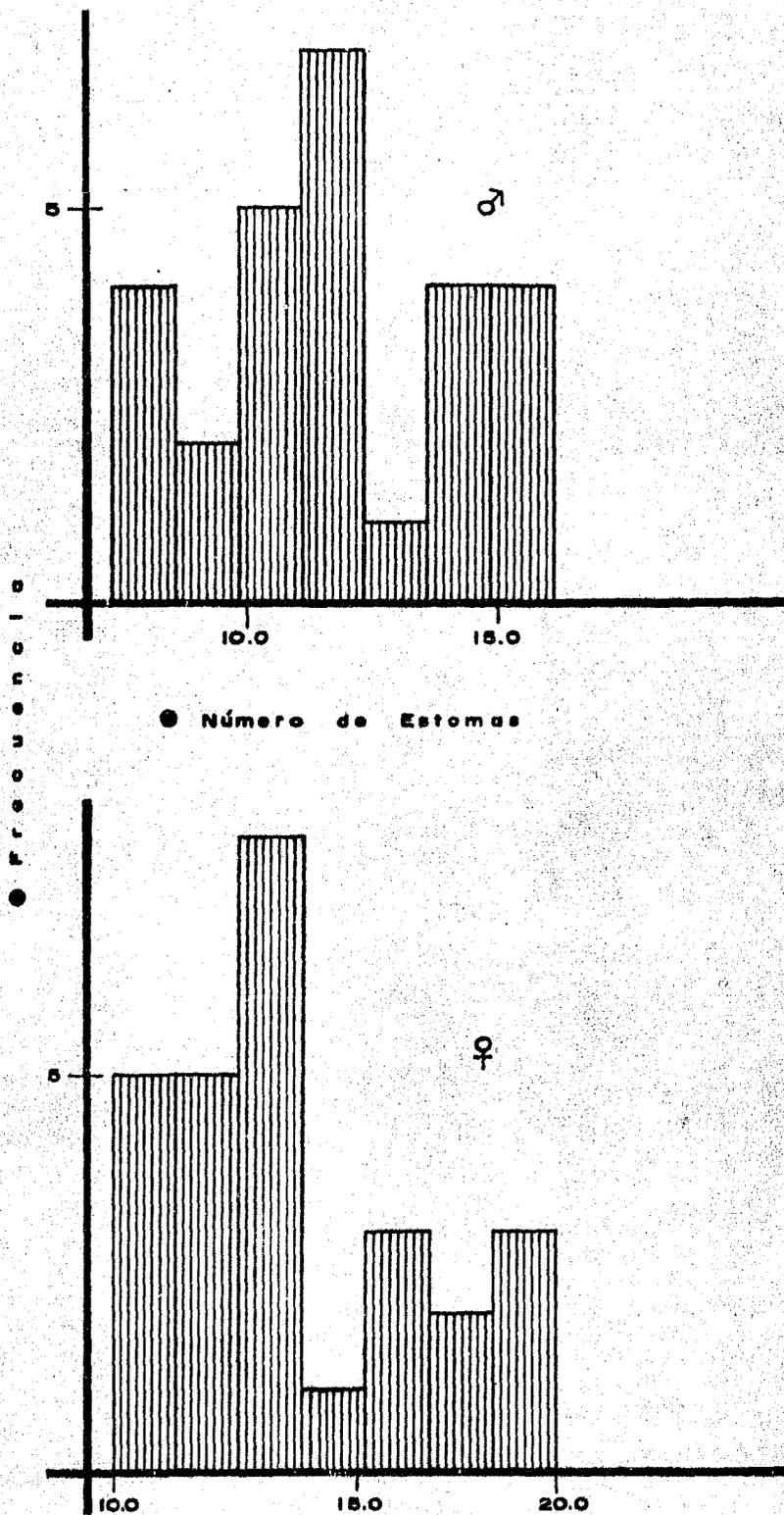


Figura 7.2. Comparación de la distribución de frecuencias de la densidad de estomas entre individuos femeninos y masculinos de Ch. tepeilote.

#### Peso foliar específico,

La comparación del peso foliar específico entre los individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote se muestran en la Figura 7.3, donde se presentan las regresiones para ambos sexos entre el peso seco individual y su área foliar. Para analizar estadísticamente si los valores de las pendientes diferían entre los sexos se procedió a realizar un análisis de covarianza dando como resultado que no diferían significativamente ( $P > 0.50$ ).

#### Contenido de pigmentos.

En el análisis del contenido de pigmentos se consideraron la clorofila alfa y la clorofila beta, las cuales se reportan en las Tablas 7.6 y 7.7. En ambos casos la comparación se realizó considerando el sexo y tres categorías de tamaño. La prueba utilizada para conocer si existía un efecto de la edad o del sexo se determinó a través de un análisis de varianza de dos vías (Zar, 1974). En ambos casos, clorofila alfa y beta, no se detectaron diferencias significativas entre sexos. Para el caso del tamaño, únicamente en el caso de la clorofila alfa se detectaron diferencias significativas.

#### Contenido de nitrógeno.

La comparación del nitrógeno entre los individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote se presentan en la Tabla 7.5. En esta tabla, se observa que el contenido de nitrógeno para ambos sexos es esencialmente el mismo.

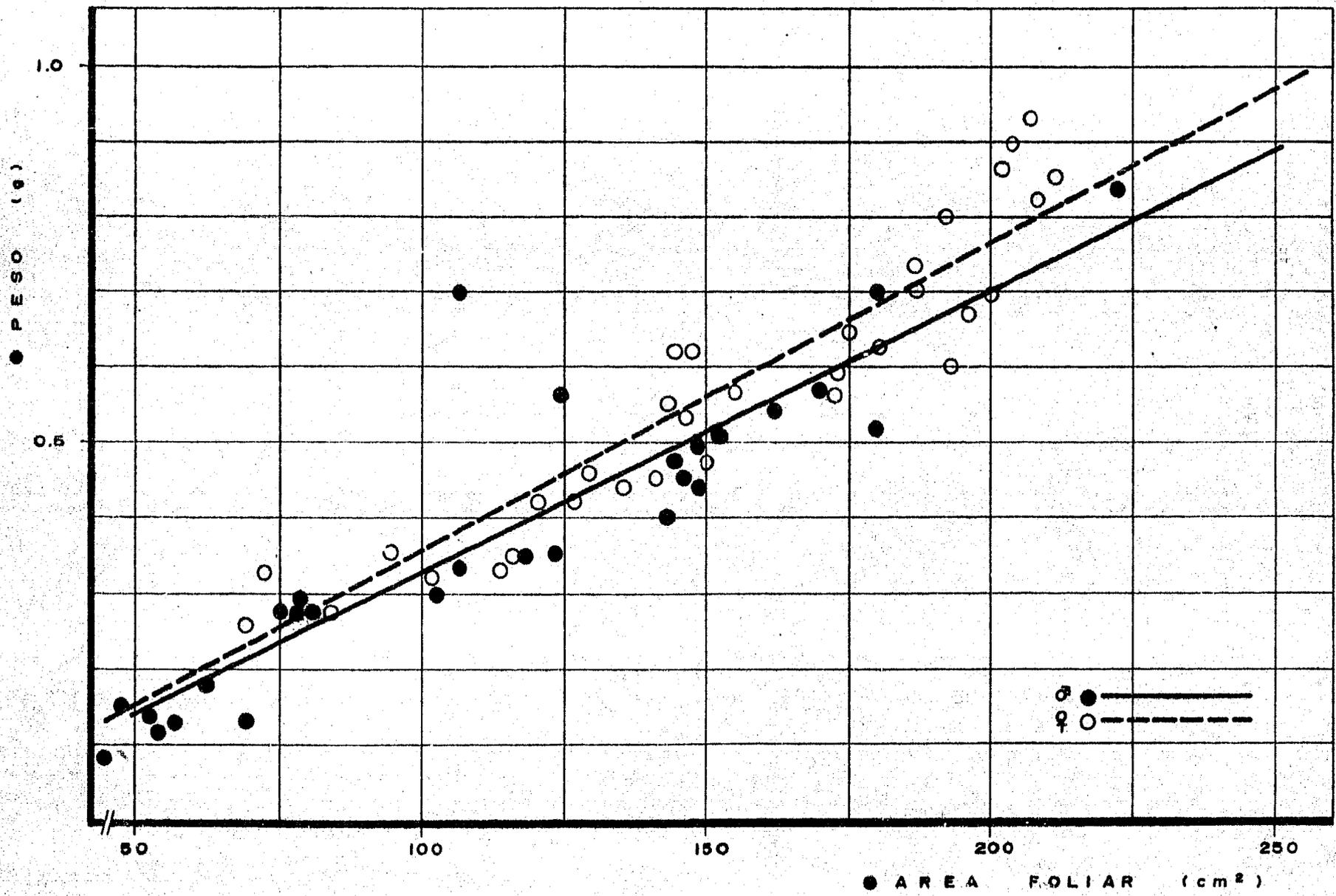


Figura 7.3. Relación entre el área foliar y el peso de hojas de individuos masculinos y femeninos de Ch. tepc-jilote.

Tabla 7.6. Análisis de varianza de dos vías para detectar el efecto del sexo (individuos masculinos y femeninos) y del tamaño sobre el contenido de clorofila alfa de Ch. tepejilote.

Fuente de variación	S.C.	C.M.	g.l.	F	P
Edad	0,16	0.08	2	4.0	< 0.05
Sexo	0	0	1	0	n.s.
Interacción	0.01	0.005	2	0.25	n.s.
Error	0.73	0.02	30		
Total	0.90	0.02	35		

Tabla 7.7. Análisis de varianza de dos vías para detectar el efecto del sexo (individuos masculinos y femeninos) y del tamaño sobre el contenido de clorofila beta de Ch. tepejilote.

Fuente de variación	S.C.	C.M.	g.l.	F	P
Edad	0.03	0.015	2	0.25	n.s.
Sexo	0.02	0.020	1	0.33	n.s.
Interacción	0.35	0.175	2	2.92	n.s.
Error	1.71	0.06	30		
Total	2.11		35		

Este grupo de variables fisiológicas, es decir, densidad de estomas, peso foliar específico, contenido de pigmentos y de nitrógeno son indicadores del potencial fotosintético del follaje; dado que no se detectaron diferencias entre los individuos masculinos y femeninos para estas características, debemos concluir que el potencial fotosintético de Ch. tepejilote no difiere entre los sexos.

## DISCUSION.

Las evidencias consideradas en este capítulo sobre la dinámica foliar, los compuestos de defensa química, las características nutricionales y las fisiológicas, muestran que la interacción es independiente de los sexos al nivel en el que fueron analizados. Sin embargo, alrededor de estas evidencias existen una serie de puntos que hay que contemplar en términos del dimorfismo sexual y herbivoría que pueden ser relevantes en el análisis de esta interacción.

En cuanto a la dinámica foliar, las observaciones realizadas en un año muestran que la ganancia neta de las hojas es ligeramente mayor en los individuos masculinos que en los femeninos. Aunado a esto, el número de hojas promedio en pie es mayor en los individuos masculinos. Aparentemente, estos resultados sugieren que el mayor daño sobre los individuos femeninos (analizado en el capítulo anterior) puede traer como consecuencia una tasa de pérdida foliar ligeramente mayor en las hembras. Sin embargo, hay que considerar que no existen evidencias de que el daño acumulado por las hojas de cada sexo, independientemente del número de hojas, sea diferente entre los sexos. Además, la tasa de renovación foliar es muy similar en ambos sexos, por lo que es claro que no existe un efecto muy drástico en la pérdida foliar sobre alguno de los sexos.

Sobre este punto, es importante considerar la necesidad de un periodo de observación más largo de la producción foliar,

para conocer con mayor precisión si existe una tasa de pérdida mayor en alguno de los sexos por efecto de la herbivoría, a largo plazo. Un estudio de demografía foliar, en el cual se siguiera el destino de hojas individualmente marcadas, a las cuales además se les cuantificara periódicamente el daño por herbívoros, podría arrojar información correlativa entre herbivoría y sobrevivencia foliar. Alternativamente, con base en los datos obtenidos en este estudio, se podría diseñar un experimento de herbivoría simulada y evaluar así el impacto de la herbivoría en la demografía foliar. Además, es importante considerar la asignación de recursos en biomasa en toda la planta y sobretodo la relación de la asignación de la biomasa foliar para cada sexo, para conocer si existen presupuestos contrastantes que estén compensando la pérdida por herbivoría.

Algunas observaciones, como las del peso foliar específico (Figura 7.3) muestran que no existen diferencias en la cantidad de biomasa con relación al área foliar, aunque se muestra un valor de área foliar absoluto relativamente mayor en los individuos femeninos que podría sugerir una "compensación" al mayor daño foliar recibido. Sin embargo, es importante considerar estos datos con relación a la asignación global en biomasa para cada uno de los sexos, para poder evaluar el efecto de la pérdida foliar o la presencia de una mayor área foliar dentro del presupuesto energético total de la planta, como parece ocurrir con Ch. exorrhiza en Costa Rica (S.H. Bullock, com.pers.).

Asimismo, la fisiología de la tasa de abscisión foliar puede ser muy importante para detectar si tiene una relación con la herbivoría (Faeth et al., 1981) o si es únicamente producto de algún efecto fisiológico u hormonal en sí mismo (Chailakhyan, 1979), o de algún otro factor medioambiental.

Los compuestos químicos detectados, en general fueron muy similares para ambos sexos, con la notable excepción de los flavonoides. El interés primario del análisis de estos compuestos secundarios consistió en detectar patrones diferentes para cada sexo y tratar de ver su relación con la herbivoría. En este sentido, es incuestionable el papel de los flavonoides como un mecanismo de defensa químico en contra de herbívoros (Harborne, 1979) y curiosamente; en ensayos preliminares más precisos, cromatografías de papel (no reportados en este trabajo), muestran la presencia de dos tipos de compuestos flavonoides particulares para cada sexo. El aislamiento de estos compuestos para conocer su estructuración química, junto con experimentos de aceptabilidad pueden ser relevantes en términos de demostrar el papel de estos compuestos fenólicos en la herbivoría. Bawa & Opler (1978) también detectaron dos compuestos flavonoides que solamente se presentaban en las inflorescencias femeninas de Simarouba glauca, aunque no demostraron que éstos tenían algún efecto contra el herbívoro de esta planta. Este trabajo, es la única evidencia que existe en la literatura ecológica sobre herbivoría y composición química diferencial entre sexos.

Por otra parte, la detección de patrones en la presencia de compuestos secundarios asociados con el sexo, son importantes para determinar el sexo de una manera cualitativa e indirecta, lo cual puede ser relevante para el caso de plántulas, juveniles y adultos que no se han reproducido, tal como lo sugieren Jindal & Singh (1976).

Por otra parte, no hay que descartar la posibilidad de analizar otros compuestos secundarios que no fueron considerados en este trabajo, como lactonas sesquiterpénicas, glucósidos cardíacos, inhibidores de proteinasas, etc., que han demostrado sus efectos en contra de herbívoros (ver Rosenthal & Janzen, 1979). En particular se sugiere el estudio de compuestos secundarios inducibles por herbivoría (por ej. inhibidores de proteinasas); la presencia diferencial de estos compuestos entre los sexos, podría ser determinante de los patrones de herbivoría detectados en el campo (ver por ej. Schultz & Baldwin, 1982).

Igualmente, es importante analizar las características físicas de las hojas a nivel microscópico, para conocer si existe algún factor como por ejemplo cristales de oxalato de calcio que puede influir a la aceptabilidad diferencial (S.H. Bullock, com.pers.).

Los resultados bromatológicos obtenidos, muestran que el contenido de proteína cruda es muy similar en ambos sexos, lo cual sugiere que el valor nutritivo de las plantas podría no ser un factor determinante en la herbivoría diferencial detectada en los ensayos de laboratorio (ver capítulo anterior). Un elemento

que hay que considerar, es que algunos de los otros componentes estudiados (fibra cruda y el extracto libre de nitrógeno) presentan diferencias entre sexos, aunque no es posible detectar un patrón que nos ayude a explicar algún tipo de herbivoría particular sobre las plantas de cada sexo.

De los análisis fisiológicos, claramente se muestra que no hay diferencias en el contenido de nitrógeno, densidad de estomas, contenido de pigmentos y peso específico foliar. Estos compuestos fueron utilizados como indicadores de la capacidad fotosintética de las plantas y en particular de las hojas. En esta parte del análisis, se esperaba que los individuos femeninos, los más afectados por la herbivoría (ver capítulo VI), presentaran una respuesta fisiológica compensatoria que se viera reflejada en la capacidad fotosintética de las hojas, cosa que no ocurrió. Sin embargo, no hay que descartar la posibilidad de que sí existan fisiologías diferenciales entre sexos como producto de la herbivoría como presión, como ocurre con otro tipo de factores selectivos (ver por ej. Stark, 1970 en Fox & Harrison, 1981; Crawford & Balfour, 1983).

Las variantes analizadas como el contenido de compuestos secundarios, la calidad nutricional sobretodo proteína cruda, y aunado a este último, el contenido de nitrógeno, son variables que están sujetas a una variación estacional, tanto en cantidad como en calidad. En este sentido, tenemos que pensar que estas tres variables están sumamente relacionadas desde el punto de vista energético de la planta. Mooney & Gulmon (1982) demosttra-

ron que la concentración de nitrógeno está inversamente relacionada con la cantidad de recursos que se asigna a compuestos de defensa que requieren nitrógeno. Por otro lado, Mooney & Gulmon (1979) demostraron también, que la capacidad fotosintética (la cual está directamente relacionada con el contenido de nitrógeno) se reducía en la época reproductiva de las plantas. Retomando estas ideas para encontrar una explicación a la herbivoría diferencial detectada en el laboratorio, y no en el campo, sería interesante analizar el presupuesto energético de las plantas para varios momentos relevantes a lo largo del ciclo de vida de los organismos como: en la época reproductiva y en la época de crecimiento; en la época de lluvias y en la época de secas.

En el sentido, considerando la época reproductiva, y siguiendo los postulados clásicos sobre las estrategias de ciclo de vida de los organismos (ver Gadgil & Solbrig, 1972) esperaríamos que los individuos femeninos presentaran un mayor esfuerzo reproductivo con relación a los individuos masculinos, lo cual repercutiría en el presupuesto energético de las plantas y en particular de la asignación de nitrógeno. Retomando las ideas expresadas por Mooney & Gulmon (op.cit.) esperaríamos encontrar que las plantas femeninas tuvieran una menor capacidad fotosintética y un menor contenido de nitrógeno que los individuos masculinos en la época de reproducción. Lo que habría que estudiar en esta situación, es la división de la asignación de nitrógeno disponible para las funciones de fotosíntesis y de defensa. Probablemente esto, asociado a lo que ocurra en la época de crecimiento,

nos podría dar una pauta para explicar la herbivoría diferencial temporal.

Con relación al segundo par de situaciones, época de lluvias y época de secas, que están muy relacionadas con la época reproductiva y de crecimiento (Janzen, 1967), estas traerían consecuencias en cuanto a la disponibilidad de nutrientes y en cuanto a la tasa de renovación de los mismos. De esta forma, el contenido de nitrógeno que está determinado en gran medida por la disponibilidad de nutrientes en el suelo, puede repercutir en la cantidad y calidad de compuestos de defensa, en la riqueza alimenticia y desde luego en la capacidad fotosintética.

De esta forma, este tipo de hipótesis podría contribuir a esclarecer el papel de la depredación (herbivoría) en un sistema dimórfico.

El porcentaje de pérdida foliar de Ch. tepejilote puede acumular valores hasta de un 50%, y por el daño típico que produce el insecto C. marginipennis, cualquier efecto físico (como la caída de ramas, lluvia, etc.) reducen hasta un 80% el área fotosintética de las hojas. Además, por observaciones realizadas en el campo, después de un cierto tiempo (aproximadamente 3 meses) de ser producida una hoja, ésta ya presenta daño, y es raro ver a un individuos de Ch. tepejilote sin daño acumulado en las hojas. En este sentido, probablemente la repercusión de esta pérdida foliar se refleja en el éxito reproductivo, en la calidad de las semillas producidas o en general en algún parámetro de la adecuación individual de los organismos. Es importante hacer

notar aquí, que hay diferencias detectadas en la probabilidad de reproducción, ganancia neta y número de hojas en pie, parámetros todos mayores en los individuos masculinos. Por su parte McNaughton (1983) sugiere la existencia de diferentes tipos de mecanismos que pueden explicar la compensación en crecimiento o reproducción que presentan las plantas como producto de la pérdida de tejido vegetal por la herbivoría u otros factores. Menciona la presencia de mecanismos intrínsecos que cubren cambios fisiológicos y en el desarrollo (efecto hormonales, cambios en las tasas fotosintéticas, etc.) y mecanismos extrínsecos que incluyen modificaciones medioambientales (cambios microclimáticos, modificaciones en la disponibilidad de nutrientes, etc.). Algunos ejemplos que pueden ilustrar esto se mencionan a continuación.

Taylor & Bardner (1968 en McNaughton, 1983) estudiaron los efectos de la defoliación de larvas de un coleóptero y de una mariposa sobre la productividad del nabo (Brassica napa) y del rábano (Raphanus sativus). En ambos casos la defoliación es severa, aunque B. napa presenta un efecto compensador en el crecimiento y aparentemente se incrementa a bajas densidades.

Schultz & Baldwin (1982) encontraron que Quercus rubrum después de una o varias defoliaciones por las larvas de una mariposa (Lymantria dispar) presentaban hojas con un mayor contenido de compuestos secundarios (taninos) lo cual le confería una mayor dureza a la hoja declinando la tasa de defoliación por la mariposa.

Otro ejemplo, aunque no de herbivoría foliar, puede ilustrarnos el grado de herbivoría sobre la reproducción y su relación con el balance hormonal de una planta en la producción de estructuras reproductivas. Hendrix & Trapp (1981) demostraron que en Pastinaca sativa se presenta una compensación reproductiva cuando ciertos tipos de inflorescencias de las plantas se pierden por herbivoría. Las larvas del lepidóptero Depressaria pastinacella se alimenta de las inflorescencias primarias de la planta y lo que se observa es que ésto, aunado a un balance hormonal dentro de la planta, conduce a una serie de cambios tanto en el número de las estructuras reproductivas (flores, semillas) como en el tipo de expresión sexual. Es decir, las inflorescencias terciarias presentan una mayor cantidad de flores (y más semillas) y el porcentaje de flores hermafroditas aumenta con relación a una planta que no sufre daño en las inflorescencias primarias. Estos cambios en expresión sexual también se han reportado para otras especies (ver Hendrix & Trapp, 1981).

Por otra parte, sí existen evidencias fisiológicas diferenciales entre sexos como producto de presiones ambientales (aunque no con herbivoría como presión selectiva). Crawford & Balfour (1983) encontraron una mayor proporción de individuos femeninos en dos especies de Salix, S. polaris y S. herbacea en zonas árticas, y se lo atribuyen a una mayor resistencia hídrica en las hojas femeninas que las masculinas. Stark (1970 en Fox & Harrison, 1981) reporta un potencial hídrico diferencial en Atriplex hymenelytra. Sin embargo, Fox & Harrison (1981) trabajando con

Hesperochloa kingii no encuentran diferencias entre sexos en el potencial hídrico, a pesar de que se presenta una segregación diferencial espacial entre individuos masculinos y femeninos.

Zimmerman & Lechowicz (1982) con base en sus trabajos de fisiología comparativa entre sexos, enfatizan la importancia de comparar características fisiológicas en el contexto de la adaptación "coordinada" de la planta en su conjunto. Estos autores, reportan que en Rumex acetosella no existen diferencias sexuales en las tasas fotosintéticas ni en la conductividad de la humedad. Sin embargo, Sistev & Sizov (1971, 1972 en Zimmerman & Lechowicz, 1982) estudiando varias especies dioicas incluyendo R. acetosella, señalan que bajo condiciones de stress de humedad los individuos masculinos presentan una mayor resistencia que puede explicarse por el hecho de que las plantas masculinas presentan una mayor asignación de recursos a tejidos foliares y raíces bajo condiciones de stress que los individuos femeninos. Esto sugiere que los individuos masculinos fijarán una mayor cantidad de carbono y adquirirán un mayor porcentaje de agua. De esta manera, el patrón de asignación de biomasa, más que diferencias fisiológicas intrínsecas, parece que explica la mayor tolerancia a la sequía de los individuos masculinos de R. acetosella. Además, analizando la asignación de biomasa a toda la planta y no sólo de raíces y tejido foliar, también muestran diferencias consistentes que conducen a una diferenciación de sexos.

## VIII. DISCUSION GENERAL.

Después de haber analizado parcialmente los distintos componentes involucrados en la interacción entre Ch. tepejilote y C. marginipennis, en este capítulo se esbozarán algunas ideas generales que pueden explicar el comportamiento de esta interacción, así como algunos problemas relevantes, no resueltos, que surgen de este estudio. Asimismo, se elaborarán algunas consideraciones teóricas dentro de los estudios de ecología evolutiva.

El sistema de estudio y la comparación intersexual.

Recapitulando brevemente los resultados obtenidos, podemos plantear que las características más notables de esta interacción son las siguientes. En primer lugar, Ch. tepejilote es una palma dioica, que presenta un dimorfismo sexual con características sexuales secundarias (tipo de inflorescencias, número de flores por inflorescencia, etc.) también bien diferenciadas. Aunque no se detectaron características somáticas notorias asociadas a los sexos. Por otra parte, no se ha explorado el mecanismo genético de determinación sexual.

En cuanto a su ubicación dentro de la comunidad, es una especie vegetal muy importante del estrato inferior en algunos parches de la comunidad estudiada dependiendo del estado sucesional, que en algunos casos llega a ser la especie dominante.

A nivel poblacional, la proporción de sexos en todos los casos no difiere significativamente de la unidad e incluso en dos de las poblaciones estudiadas la proporción es casi exactamente

1:1. Esto, en gran medida, refleja que en los individuos adultos en los que se les conoce el sexo (que se han reproducido por lo menos una vez en los dos años de observación) no existe una mortalidad muy evidente asociada específicamente a uno de los sexos. Para el caso de las plántulas, en las que desconocemos su identidad sexual, desconocemos si existe una mortalidad selectiva asociada a los sexos que origine una proporción sexual 1:1 en los adultos.

Por su parte, las observaciones y experimentos realizados con C. marginipennis, muestran que es un coleóptero defoliador estrechamente asociado a Ch. tepejilote, con tamaños poblacionales relativamente grandes (900 individuos en promedio), aunque con fluctuaciones muy marcadas en períodos cortos.

Considerando esta densidad, la evaluación de la carga animal y la cantidad de daño que producen sobre el follaje de la planta, es esperable que este daño foliar repercutiera negativamente sobre esta especie de plantas reduciendo considerablemente el área fotosintética de la planta.

Es indudable la necesidad de elaborar estimaciones a lo largo del año y detectar las características de los otros estadios del ciclo de vida de esta especie.

Una primera hipótesis planteada en este estudio, era detectar si esta defoliación estaba en función de los sexos. Esto es, considerando que en un sistema dióico, cada sexo desempeña un papel ecológico diferente, uno podría pensar que se presentaría

una herbivoría diferencial o una serie de respuestas por alguno de los sexos que hiciera que esta herbivoría no fuera notoriamente marcada sobre uno de los sexos.

En este sentido, en los análisis de los experimentos de aceptabilidad en el laboratorio, un hecho sobresaliente es que al poner a disposición hojas de diferentes sexos al insecto, éste se alimenta preferencialmente de las hojas que provienen de individuos femeninos. Cabe mencionar que en efecto, en varios de los estudios reportados en esta tesis no se encontraron diferencias significativas entre los sexos en cuanto al área foliar removida, sin embargo, en los casos en donde hubo diferencias, siempre fue en favor de los individuos femeninos. Curiosamente, en las observaciones de campo, para comparar el área foliar removida, no se detectaron diferencias notorias entre sexos, a excepción de hojas de cierta edad de individuos femeninos que presentaron un mayor daño. Ante esta situación, se presenta el problema de explicar una herbivoría diferencial temporal en contra de los individuos femeninos.

A pesar de la alta densidad de estos insectos, no aparecen como una "plaga", es decir, que se presente una defoliación intensiva que en pocos días destruyan una densidad considerable de plantas, sino que más bien, por su grado de vagilidad y el tipo de comportamiento que presentan (ver capítulo V), aunado al tamaño de los mismos, ocasionan una defoliación parcial y lenta, pero que por la longevidad de las hojas se va acumulando el daño, que aunado a otros eventos en la comunidad (caída de

ramas, lluvia, etc.), contribuyen a la caída total de las hojas. En esta situación, se abren dos tipos de problemáticas, por un lado, explicar la preferencia alimenticia del insecto (aunque sea temporal) por alguno de los sexos, y por otro, si existe alguna consecuencia ecológica o fisiológica (o de otra naturaleza) para la planta, y en particular para los individuos femeninos, por la pérdida de área foliar.

En cuanto a la preferencia alimenticia puede analizarse desde dos puntos de vista. A través de mecanismos de defensa desarrollados por uno de los sexos para evitar la defoliación, y a través de la calidad nutricional de uno de los sexos con relación al otro. Los mecanismos de defensa analizados fueron fundamentalmente los conocidos como metabolitos secundarios, en donde no se detectaron diferencias notorias en el tipo de compuestos (alcaloides, flavonoides, taninos, capacidad cianogénica y saponinas), aunque un análisis más fino (cromatografías) mostró que se presentan dos compuestos flavonoides particulares en cada sexo. Sin embargo, de aquí no se desprende directamente que éste ocasione esta preferencia, ya que se requiere el aislamiento de estos compuestos y elaborar experimentos de aceptabilidad incorporando dichos metabolitos a dietas estándar, para probar si existe algún efecto de rechazo en contra del herbívoro.

Con el análisis bromatológico (proteína cruda, fibra cruda, extracto libre de nitrógeno, grasa cruda y minerales) para evaluar la calidad nutricional, no se detectaron diferencias notables entre sexos, por lo que estos resultados tampoco sugieren que las

preferencias alimenticias sobre uno de los sexos se deba a este factor.

Con relación a las posibles diferencias fisiológicas (densidad de estomas, peso foliar específico, contenido de nitrógeno y de pigmentos fotosintéticos) en ninguno de los análisis se detectaron diferencias intersexuales. Estas características se analizaron como indicadores de la capacidad fotosintética de las plantas, considerando que la herbivoría podría estar influyendo en la capacidad de las hojas de ganar carbono y por tanto determinar su capacidad fotosintética. Sin embargo, probablemente las diferencias observadas en la pérdida de área foliar entre individuos masculinos y femeninos no sean lo suficientemente grandes para originar, como respuesta a la herbivoría, una diferencia en la capacidad fotosintética.

En el punto donde existe una diferencia entre sexos, más notoria, es en la dinámica foliar. En este caso, los individuos masculinos presentan una pérdida neta de hojas ligeramente menor que los individuos femeninos. Además, los individuos masculinos presentan un mayor número de hojas en pie, sin embargo, observaciones preliminares (no reportados en este trabajo) muestran en las hembras una mayor área foliar por cada hoja. En esta situación, aparece como si las hembras presentaran menor número de hojas en pie, pero una mayor área foliar. Además, considerando que los experimentos de aceptabilidad en el laboratorio muestran que se presenta un mayor daño sobre los individuos femeninos, aparecería esta mayor producción de biomasa foliar como un efecto

compensador en respuesta a la herbivoría. Aquí, cabe mencionar, que esto no necesariamente es una inferencia directa, ya que esta diferencia habría que analizarla desde un punto de vista más general con relación al presupuesto energético de toda la planta y de cada sexo. Es decir, probablemente la mayor área foliar sea una forma que adopte la asignación diferencial de recursos para los individuos femeninos cuya asignación se haya desarrollado para obtener una mayor tasa fotosintética, o un mejor aprovechamiento de la energía incidente en relación a algunas funciones importantes dentro de la biología de los individuos femeninos como por ejemplo la reproducción, la producción de frutos, etc. De esta forma, la herbivoría es un componente que está influyendo en la reducción del área foliar fotosintética, pero que para conocer su impacto real es necesario conocer el comportamiento general de los sexos de la planta.

Finalmente, una de las características más notorias de esta interacción, es la gran especificidad que presentan Ch. tepejilote y C. marginipennis. Esta relación tan estrecha, podría sugerir una serie de relaciones recíprocas que podrían estar ubicadas dentro de un contexto coevolutivo. Es claro, que para dilucidar esta problemática se requieren estudios más exhaustivos.

Asimismo, estos dos componentes no se encuentran aislados del resto de los elementos físicos y biológicos de la comunidad, ya que competidores, depredadores, polinizadores, dispersores, etc. a su vez determinan el contexto dentro del cual se desarrollan los organismos estudiados.

En este contexto, dentro de la comunidad tropical de "Los Tuxtlas" se conoce la historia natural de una serie de interacciones, igualmente específicas, que en general se han estudiado independientemente como son los casos de Urania - Omphalea, Cecropia - Azteca, Acacia - Pseudomyrmex, Ficus - Agaonidae, etc. A esta lista podemos agregar la relación de Ch. tepejilote y C. marginipennis en la medida que logremos precisar los resultados obtenidos y responder a las preguntas que resultan de este trabajo. Sin embargo, es indispensable que este conjunto de interacciones juegan un papel fundamental en la organización y dinámica de la selva.

El dioicismo como sistema polimórfico y el mantenimiento de los polimorfismos en la naturaleza.

Uno de los problemas más complejos que se presentan en los estudios evolutivos, es la cuantificación y el esclarecimiento de la variabilidad genética relevante para la adaptación de la población. Lo que se intenta es aproximarse cada vez más a entender el valor adaptativo que presentan los genes, e incluso ver si presentan o no un valor adaptativo, y sus cambios a través del tiempo.

La presencia de variación genética en las poblaciones es un hecho indiscutible, y en los casos en donde se ha estudiado con mayor detalle (determinándose el porcentaje de loci polimórficos o el grado de heterocigosidad con técnicas moleculares) se ha detectado que la variabilidad presente es considerable (ver Hamrick, 1979).

Estos estudios moleculares, desde el punto de vista de su utilización para interpretaciones evolutivas, enfatizan la variación de las proteínas (isoenzimas) asociada a condiciones ecológicas particulares. Estos estudios representan sistemas sumamente complejos, ya que el número de posibles variantes, así como los factores involucrados en la producción de esta variación pueden ser múltiples.

Alternativamente, se han utilizado como sistemas de estudio los polimorfismos genéticos, ya que la presencia de dos o más morfos, fenotípica y genotípicamente bien diferenciados en una población, sujetos a presiones selectivas similares, son un sistema de estudio que no resulta tan complejo (en cuanto al número de variantes), ya que la sobrevivencia y mortalidad diferencial entre los morfos nos puede estar indicando la adaptabilidad de uno de los morfos sobre el resto de la población en una condición determinada.

De esta forma, la discusión de la presencia de los polimorfismos genéticos en las poblaciones naturales no sólo se limita a un fenómeno de variación, sino que se sitúa dentro del contexto general de explicar la historia evolutiva de los sistemas naturales. En general, los polimorfismos genéticos llevan consigo mecanismos genéticos claramente definidos que permiten que generación tras generación se presenten los morfos en las poblaciones naturales, lo cual nos conduce a una temática relacionada que consiste en explicar esta permanencia de morfos por selección natural u otras fuerzas selectivas. El argumento (clásico) que

se considera que está detrás de cada sistema polimórfico es uno de naturaleza adaptativa que sugiere que cada morfo está acoplado a las condiciones particulares.

Probablemente uno de los ejemplos más generalizados es el caso de la heterosis en poblaciones humanas para los genotipos que presentan la anemia falciforme y la susceptibilidad a la malaria en poblaciones africanas. En este caso, los alelos de un locus en su forma homocigótica producen malformaciones en los glóbulos rojos que disminuyen la eficiencia en el transporte de oxígeno (anemia falciforme) y una mayor susceptibilidad a la malaria, mientras que solamente los genotipos heterocigóticos sobreviven. En este ejemplo, la segregación genética de los alelos y la conformación de genotipos es muy conocida (segregación mendeliana) así como la selección de los genotipos. De tal forma, que tenemos un caso en donde generación tras generación se presentarán los tres tipos de genotipos y se presentará una selección en contra de los homocigotos y una mayor adecuación de los heterocigotos.

Este mecanismo, conocido como heterosis, junto con la selección dependiente de la frecuencia, la selección disruptiva y la selección balanceadora constituyen los tipos de situaciones en donde se sugiere que ocurre un mantenimiento de polimorfismos por selección natural.

Esta idea del mantenimiento del polimorfismo genético se refiere a la coexistencia de un posible "balance" o equilibrio

de morfos en una población natural bajo determinadas condiciones, condicionados a la existencia de un mecanismo genético de "switch" ("supergenes", cromosomas sexuales, etc.) que mantengan estos morfos. Además, se asume que este balance es producto de una serie de "beneficios" para la población, y que han evolucionado por selección natural (Ford, 1964).

Aunado a esto, se han propuesto otros mecanismos para explicar el mantenimiento de los polimorfismos en condiciones naturales. Entre estos podemos mencionar: la heterogeneidad medioambiental (Levins, 1968; Hedrick et al., 1976; Dirzo & Harper, 1982), el flujo de genes y la fertilización (Sheppard, 1975), la selección sexual (Ford, 1964).

Dentro de este último punto, manteniendo de polimorfismos genéticos por selección sexual, podemos ubicar lo que ocurre en el caso de Ch. tepejilote. Esta palma, es una planta dioica; esta condición la podemos ubicar como producto de la evolución de los sistemas reproductivos y en general del género. Generalmente, la ventaja selectiva que se le asocia a estos sistemas es la mayor posibilidad de incrementar la variabilidad genética de la población (por la condición de la fecundación cruzada) que le confiere mayores probabilidades de enfrentar medios ambientales heterogéneos, tanto temporales como espaciales. Naturalmente, esta diferenciación sexual va acompañada de una serie de características (genéticas, fisiológicas, ecológicas, etc.) particulares a cada sexo, que pueden englobarse bajo la idea de que son una serie de características adaptativas que han conformado

una estrategia de vida particular en el desarrollo de esta especie.

De esta forma, notamos que a reserva de conocer los mecanismos genéticos de determinación sexual, es indudable que ambos tipos de organismos presentan una serie de características que han hecho que esta especie predomine en algunas localidades de la comunidad estudiada, y en términos generales podemos ubicarla como una evidencia ecológica de un posible balance sexual entre los morfos de Ch. tepejilote.

Los estudios sobre el dioicismo y su relevancia en Ecología Evolutiva.

Como se discutió previamente, el dioicismo puede ser un sistema interesante para probar diversas hipótesis sobre los efectos de diversas presiones selectivas. De ahí que no sea casual que desde hace aproximadamente veinte años el interés por el estudio de estos sistemas ha crecido notoriamente. Por ejemplo: estudios de selección gamética y proporciones sexuales a niveles de óvulos y polen (Cruden, 1977; Lloyd, 1974), de determinación sexual a nivel gamético (Zarzycki & Rychlewski, 1972; Lloyd, 1975a; Barlow & Wiens, 1976), de balance hormonal entre sexos y sus relaciones fisiológicas (Chailakhyan, 1979), de cambios en la determinación sexual determinados por el medio físico (MacArthur, 1977), de sobrevivencia diferencial entre sexos (Lloyd & Webb, 1977; Bawa et al., 1982), de biología reproductiva en especies de regiones tropicales (Bawa & Opler, 1975; Bawa, 1980; Bawa &

Crisp, 1980), de biología de especies templadas (Givnish, 1980; Lloyd, 1981), en zonas áridas (Freeman et al., 1980), en islas (Carlquist, 1966; Gilmartin, 1968), de segregación espacial de sexos de acuerdo a diferentes gradientes medioambientales (Freeman et al., 1976; Grant & Mitton, 1979; Meagher, 1980), de segregación de ciertas actividades en el tiempo (Putwain & Harper, 1972; Onyekwelu & Harper, 1979; Cox, 1981), de asignación diferencial de recursos (Wallace & Rundel, 1979; Barret & Helenurm, 1981; Atsatt & Rundel, 1982), de sucesión ecológica (Melampy & Howe, 1979), de fisiologías diferenciales entre sexos bajo diferentes condiciones hídricas (Fox & Harrison, 1981; Zimmerman & Lechowicz, 1982; Crawford & Balfour, 1983), de compensación reproductiva (Hendrix & Trapp, 1981), de herbivoría diferencial (Bawa & Opler, 1978), de evolución y origen del dioicismo en plantas superiores (Bawa & Opler, 1975; Webb, 1979; Bawa, 1980; Ramírez, 1980; Beach & Bawa, 1980), de selección artificial de sexos para encontrar híbridos de importancia económica (Kooistra, 1967), de selección sexual (Willson, 1979; Bawa, 1980), de maduración, fenología y frecuencia de reproducción (Bullock & Bawa, 1981; Bullock et al., 1983).

Particularmente, el estudio cuidadoso y detallado de los sistemas de cruzamiento y de los sistemas diclónicos, pueden reflejar los procesos de diferenciación (y evolución) que han sufrido estos sistemas. De tal forma, que el análisis ecológico de éstos, conduce a establecer hipótesis de mecanismos evolutivos fundamentados que contribuyen a entender claramente la evolu-

ción de los organismos, más allá de explicaciones o descripciones generales, que en muchas ocasiones se vuelven tautológicas. En este sentido, por ejemplo, los trabajos de Lloyd (1972, 1973) muestran una serie de evidencias reales sobre la evolución del género Cotula en Nueva Zelanda.

Conceptualmente, los sistemas dimórficos también constituyen sistemas atractivos para la elaboración de modelos e hipótesis sobre la evolución de las plantas. Cuestiones como las posibles vías evolutivas de los sistemas de cruzamiento, las ventajas selectivas de diferentes estructuras, etc. han sido estudiadas ampliamente en la literatura ecológica y evolutiva de las plantas desde un punto de vista teórico (Charlesworth & Charlesworth, 1978; Ross, 1978).

Por otra parte, se ha observado que la representación florística de especies dioicas en los distintos tipos de vegetación es muy variable, pero en ninguno de los casos en donde se ha estudiado cuidadosamente la biología reproductiva de los organismos, esta representación es despreciable. Particularmente, para regiones tropicales se ha reportado la mayor proporción de especies dioicas (Bawa, 1980). Es notorio que en este tipo de comunidades, caracterizadas por una alta diversidad de especies, una parte considerable (10 a 20%) sean especies dioicas. De tal suerte, que la explicación detallada del origen de la diversidad de plantas en comunidades tropicales tenga que contemplar los sistemas dioicos (algo similar ocurre con el caso de las islas).

Esta alta proporción de especies dioicas en ecosistemas tropicales, aunado a las metodologías desarrolladas en el estudio de la ecología evolutiva de las poblaciones de plantas, hacen que estos sistemas sean sumamente atractivos para probar y generar hipótesis que esclarezcan la evolución del sexo en las plantas y desde luego su evolución.

## BIBLIOGRAFIA.

- Alvarez, C. 1976. Estudio ecológico y florístico del cráter del volcán San Martín Tuxtla, Ver., México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 101 pp.
- Andrés, L.A. & R.D. Goeden. 1971. The biological control of weeds by introduced natural enemies. In Huffaker, C.B. (ed.). Biological Control, Plenum Press, N.Y.
- Andrewartha, H.G. & L.C. Birch. 1954. The Distribution and Abundance of Animals. The University of Chicago Press, Chicago.
- Applebaum, S.W. & Y. Gark. 1979. Saponins. In Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.) Herbivories: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, New York. C. 15, pp. 539-566.
- Atsatt, P.R. & D.J. O'Dowd. 1976. Plant defense guilds. Science 193:24-29.
- Atsatt, P.R. & P.W. Rundel. 1982. Pollinator Maintenance vs fruit production: partitioned reproductive effort in subdioecious Fuchsia lycioides. Ann. Mo. Bot. Gard. 69:199-208.
- Baker, H.G. 1967. Support for Baker's law-as a rule. Evolution 21:853-856.
- Baly, J.S. & G.C. Champion. 1885-1894. Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. Vol. IV. Part 2. p. 129.
- Barlow, B.A. & D. Wiens. 1976. Translocation heterozygosity and sex ratio in Viscum fischeri. Heredity 37(1):27-40.
- Barret, S.C.H. & K. Helenurm. 1981. Floral sex ratio and life history in Aralia nudicaulis (Araliaceae). Evolution 35(4): 752-762.
- Barret, S.C.H. & J.D. Thomson. 1981. Spatial pattern, floral sex ratios, and fecundity in dioecious Aralis nudicaulis L. (Araliaceae) Can J. Bot. (draft-xerox).
- Bawa, K.S. 1977. The reproductive biology of Cupania guatemalensis Radlk. (Sapindaceae) Evolution 31:52-63.
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plant. Annu. Rev. Ecol. Syst. 11:15-39.
- Bawa, K.S. & J.E. Crisp. 1980. Wind-pollination in the understory of a rain forest in Costa Rica. J. Ecol. 68:871-876.

- Bawa, K.S. & P.A. Opler. 1975. Dioecism in tropical forest trees. Evolution 29:167-179.
- Bawa, K.S. & P.A. Opler. 1977. Spatial relationships between staminate and pistillate plants of dioecious tropical forest trees. Evolution 31:64-68.
- Bawa, K.S. & P.A. Opler. 1978. Why are pistillate inflorescences of *Simarouba glauca* eaten less than staminate inflorescences? Evolution 32(3):673-676.
- Bawa, K.S., C.R. Keegan & R.H. Voss. 1982. Sexual dimorphism in *Aralia nudicaulis* L. (Araliaceae). Evolution 36(2):371-378.
- Bazzaz, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10:351-371.
- Bazzaz, F.A. & J.L. Harper. 1976. Relationship between plant weight and numbers in mixed populations of *Sinapsis alba*(L) Rabenh and *Lepidium sativum* (L). J. Appl. Ecol. 13:211-216.
- Beach, J.H. & K.S. Bawa. 1980. Role of pollinators in the evolution of dioecy from distyly. Evolution 34(6):1138-1142.
- Begon, M.G. & M. Mortimer. 1981. Population Ecology. Blackwell Scientific Publications, London.
- Bernays, E.A. 1977. Cyanogenic glycosides in plants and their relevance in protection from insect attack. International Organization of Biological Control. West. Pal. Reg. Sec. Bull. 3:123-128.
- Bjorkman, O. 1968. Carboxydismutase activity in shade-adapted and sun-adapted species of higher plants. Physiol. Plant. 21:1-10.
- Blower, J.G., L.M. Cook & J.A. Bishop. 1981. Estimating the Size of Animal Populations. George Allen & Unwin Limited, London.
- Brattsen, L.B. 1979. Biochemical defense mechanisms in herbivores against plant allelochemicals. In Rosentha, G.A. & D.H. Janzen. Herbivores. Their interactions with secondary plant metabolites. Academic Press.
- Brower, J.E. & J.H. Zar. 1977. Field and laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown. Co. Pub., Iowa.
- Brower, L.P. 1969. Ecological chemistry. Sci. Am. 220:22-29.
- Bullock, S.H. & K.S. Bawa. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rican rain forest. Ecology 62(6):1494-1504.

- Bullock, S.H., J.H. Beach & K.S. Bawa. 1983. Episodic flowering and sexual dimorphism in Guarea rhopalocarpa in a Costa Rican rain forest. Ms.
- Caldwell, M.M., J.H. Ricards, D.A. Johnson, R.S. Nowak & R.S. Dzurec. 1981. Coping with herbivory: photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid Agropyron bunchgrasses. Oecologia (Berl.) 50:14-24.
- Carabias, J. 1979. Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de esta en una zona cálido-húmeda de México, Los Tuxtlas, Ver. Tesis profesional. Fac. de Ciencias, UNAM. 68 pp.
- Carlquist, S. 1966. The biota of long-distance dispersal. IV. Genetic systems in the floras of Oceanic Islands. Evolution 20:433-455.
- Caswell, H., F. Reed, S.N. Stephenson & P.A. Werner. 1973. Photosynthetic pathways and selected herbivory: a hypothesis. Am. Nat. 197:465-480.
- Cates, R.G. 1975. The interfase between slugs and wild ginger: some evolutionary aspects. Ecology 56:391-400.
- Cates, R.G. & G.H. Orians. 1975. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. Ecology 56: 410-418.
- Conn, E.E. 1979. Cyanide and cyanogenic glucosides. In Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, New York. C. , pp. 387-412.
- Cordova, 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. México. 132 p.
- Cox, P.A. 1981. Niche partitioning between sexes of dioecious plants. Am. Nat. 117:295-307.
- Crawford, R.M.M. & J. Balfour. 1983. Female predominant sex ratios and physiological differentiation in arctic willows. J. Ecol. 71:149-160,
- Crawley, M.L. 1983. Herbivory, The dynamics of animal-plant interactions. Studies in ecology v. 10. Blackwell Scientific Pub., London,
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution 31:32-46.

- Chabot, B.F. & D.J. Hicks. 1982. The ecology of leaf life spans. Annu. Rev. Ecol. Syst. 13:229-259.
- Chailakhyan, M. Kh. 1979. Genetic and hormonal regulation of growth flowering, and sex expression in plants. Amer. J. Bot. 66(6):717-736.
- Chapman, S.B. (ed.). 1976. Methods in Plant Ecology. Blackwell Scientific Pub., London.
- Charlesworth, B. & D. Charlesworth. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. Am. Nat. 112:975-997.
- Darwin, Ch. 1859. El Origen de las Especies. Ed. UNAM (1969), México.
- Debach, P. (1974). Biological Control of Insect Pests and Weeds. Reinhold, New York.
- Del Amo, R.W. 1978. Crecimiento y regeneración de especies pioneras de Selva Alta Perennifolia. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Dethier, V.G. 1954. Evolution of feeding preference in phytophagous insects. Evolution 8:33-54.
- Detling, J.K., M.I. Dyer & D.T. Winn. 1979. Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. Oecologia (Berl.) 41:127-134.
- Dirzo, R. 1980. Experimental studies on slug-plant interactions. I. The acceptability of thirty plant species to the slug *Agriolimax carruanae*. J. Ecol. 68:981-998.
- Dirzo, R. & J.L. Harper. 1982a. Experimental studies on slug-plant interactions. III. Differences in the acceptability of individual plants of *Trifolium repens* to slugs and snails. J. Ecol. 70:101-117.
- Dirzo, R. & J.L. Harper. 1982b. Experimental studies on slug-plant interactions. IV. The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* in the field. J. Ecol. 70:119-138.
- Dirzo, R. 1983. Sobre el significado del "co" de coevolución. Bol. Soc. Bot. Méx. 44:91-94.
- Dirzo, R. 1984. Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. In Medina H.A., H.A. Mooney & C. Vázquez-Yanes (eds.), Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Dr. W. Junk Pub., The Hague.

- Dobzhansky, Th., F. Ayala, G.L. Stebbins & J. Valentine. 1977. Evolution. W.H. Freeman & Co., San Francisco.
- Dollinger, P.M., P.R. Ehrlich, W.L. Fitch & D.E. Breedlove. 1973. Alkaloid and predation patterns in Colorado lupine populations. Oecologia 13:191-204.
- Edwards, P.J. & S.D. Wratten. 1980. Ecology of Insect-Plant Interactions. Studies in Biology No. 121. Edwards Arnold, Great Britain.
- Ehrlich, P.R. & P.H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18:586-608.
- Faeth, S.H., E.F. Connor & D. Simberloff. 1981. Early leaf abscission: a neglected source of mortality for folivores. Am. Nat. 117:490-415.
- Falinski, J.B. 1980. Vegetation dynamics and sex structure of the populations of pioneer dioecious woody plants. Vegetatio 43: (1-2):23-38.
- Farmer, R.E. 1964. Sex ratio and sex related characteristics in Eastern cottonwood. Silvae Genet. 13:116-118.
- Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. Ecology 51(4):565-581.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Recent Adv. Phytochem. 8:2119-2126.
- Fisher, R.A. 1958. The Genetical Theory of Natural Selection. 2nd. ed. Dover Pub. Inc. N.Y.
- Flores, M.J. 1977. Bromatología Animal. Ed. Limusa, México.
- Flores, S. 1971. Estudio de la vegetación del Cerro del Vigía de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Ver. Tesis profesional. Fac. de Ciencias, UNAM. México. 66 p.
- Ford, E.B. 1964. Ecological Genetics. Methuen & Co. Ltd, London.
- Fox, J.F. & A.T. Harrison. 1981. Habitat assortment of sexes and water balance in a dioecious grass Hesperochloa kingii. Oecologia (Berl.) 49:233-235.
- Freeman, D.C., L.G. Klikoff & K.T. Harper, 1976. Differential resource utilization by the sexes of dioecious plant. Science 193:597-599.

- Freeman, D.C., K.T. Harper & W.K. Ostler. 1980. Ecology of plant dioecy in the intermountain region of western North America and California. Oecologia (Berl.) 44:410-417.
- Freeman, D.C., E.C. McArthur, K.T. Harper & A.C. Blauer. 1981. Influence of environment on the floral sex ratio of monoecious plant. Evolution 35(1):194-197.
- Fryxell, P.A. & M.J. Lukefahr. 1967. Hampea Schlecht.: Possible primary host of the cotton boll weevil. Science 155:1568-1569.
- Gadgil, M.D. & O.T. Solbrig. 1972. The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. Am. Nat. 106:14-31.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen (para adaptarlo a las condiciones de la Rep. Mex.) Ed. García, México.
- Gilbert, L.E. 1971. Butterfly-plant coevolution: has Plassiflora adenopoda won the selectional race with Heliconiine butterflies? Science 172:585-586.
- Gilbert, L.E. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In Gilbert, L.E. & P.H. Raven (eds.) Coevolution of Animals and Plants. University of Texas Press, Austin.
- Gilmartin, A.J. 1968. Baker's law and dioecism in the Hawaiian Flora: an aparent contradiction. Pac. Sci. 22:285-292.
- Givnish, T.J. 1980. Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants: dioecy and dispersal in gymnosperms. Evolution 34(5):959-972.
- Godley, E.J. 1957. Unisexual flowers in the Ericales. Nature (Lond.) 180:284-285.
- Grant, M.C. & J.B. Mitton. 1979. Elevational gradients in adult sex ratios and sexual differentiation in vegetative growth rates of Populus tremuloïdes Michx. Evolution 33(3):914-918.
- Guevara, F. 1977. Dinámica de poblaciones de semillas de Cordia eleagnoides (DC), en una selva baja caducifolia. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp. 99.
- Gulmon, S.L. & C.C. Chu. 1981. The effects of light and nitrogen on photosynthesis, leaf characteristics, and dry matter allocation in the chaparral shrub, Diplacus auranticus. Oecologia (Berl.) 49:207-212.
- Gulmon, S.L. & H.A. Mooney. 1983. Costs of defense on plant productivity. (in press).

- Hamrick, J.L. 1979. Genetic variation and longevity. In Solbrig, O.T., S. Jain, G.B. Johnson & P.H. Raven (eds.) Topics in Plant Population Biology. Columbia University Press, New York.
- Hancock, J.F. & R.S. Bringham. 1978. Inter-populational differentiation and adaptation in the perennial, diploid species Fragaria vesca L. Amer. J. Bot. 65(7):795-803.
- Hancock, J.F. Jr. & R.S. Bringham. 1979. Hermaphroditism in predominately dioecious populations of Fragaria chiloensis (L.) Duchn. Bull. Torrey Bot. Club 106(3):229-231.
- Hancock, J.F. & R.S. Bringham. 1980. Sexual dimorphism in the strawberry Fragaria chiloensis. Evolution 34(4):762-768.
- Harborne, J.B. 1979. Flavonoid pigments. In Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). Herbivores. Their Interactions with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, C. 18, pp. 619-655.
- Harper, J.L. 1970. The regulation of numbers and mass in plant populations. In. Lewontin, R.C. (ed.). Population Biology and Evolution. Syracuse University Press. USA.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- Harper, J.L., J.N. Clatworthy, J.H. McNaughton & G.R. Sagar. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. Evolution 15:209-227.
- Harrison, A.T., E. Small & H.A. Mooney. 1971. Drought relationships and distribution of two Mediterranean-climate California plant communities. Ecology 52:869-875.
- Hartshorn, G.S. 1972. Ecological life history and population dynamics of Pentaclethra macroloba, a tropical wet forest dominant, and Stryphnodendron excelsum, and occasional associate. Ph.D. Thesis, University of Washington.
- Hartshorn, G.S. 1978. Tree falls in the forest. In: Tomlinson, P.B. & M.H. Zimmerman (eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, London.
- Hedrick, P.W., M.E. Ginevan & E.P. Ewing. 1976. Genetic polymorphism in heterogeneous environments. Annu. Rev. Ecol. Syst., 7:1-32.
- Hendrix, S.D. & E.J. Trapp. 1981. Plant-herbivore interactions: insect induced changes in host plant sex expression and fecundity. Oecologia (Berl.) 49:119-122.

- Hodkinson, I.D. & M.K. Hughes. 1982. Insect Herbivory. Outline studies in Ecology. Chapman & Hall, London.
- Hubbell, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests, Oikos 35:214-229.
- Huffaker, C.B., P.S. Messenger & P. Debach. 1971. The natural enemy component in natural control and the theory of biological control. In Huffaker, C.B. (ed.). Biological Control. Plenum Press. N.Y.
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. Evolution 20:249-275.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees with the dry season in Central America. Evolution 21:620-637.
- Janzen, D.H. 1968. Host plant as islands in evolutionary and contemporary time. Am. Nat. 102:592-595.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and number of tree species in tropical forests. Am. Nat. 104:501-528.
- Janzen, D.H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. Biotropica 6(2):69-103.
- Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution? Evolution 34(3):611-612.
- Jindal, K.K. & R.A. Singh. 1976. Sex determination in vegetative seedlings of Carica papaya by phenolic tests. Hort. Sci. 4: 33-39.
- Johnson, G.B. 1977. Characterization of electrophoretically cryptic variation in the alpine butterfly Colias meadii. Biochem. Genet. 15:665-693.
- Johnson, G.B. 1979. Enzyme polymorphism and the physiological phenotype. In Solbrig, O.T., S. Jain, G. Johnson & P.H. Raven (eds.). Topics in Plant Population Biology. Columbia University Press, New York.
- Kettlewell, H.B.D. 1961. The phenomenon of industrial melanism in the Lepidoptera. Annu. Rev. Entomol. 6:245-262.
- Kimura, N. 1979. The neutral theory of molecular evolution. Sci. Am. 241(5):98-126.
- Kircher, H.W., W.B. Heed, J.S. Russell & J. Grove. 1967. Senita cactus alkaloids: their significance to Sonoran desert Drosophila ecology. J. Insect Physiol. 13:1869-1874.

- Kooistra, E. 1967. Femaleness in breeding glasshouse cucumbers. Euphytica 16:1-17.
- Krebs, Ch. 1978. Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. 2nd. ed. Harper & Row Pub., Inc. New York.
- Krieger, R.I., P. Feeny & C.F. Wilkinson. 1971. Detoxication enzymes in the guts of caterpillars: an evolutionary answer to plant defenses? Science 172:579-580.
- Kulman, H.M. 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. Annu. Rev. Entomol. 16:289-324.
- Levin, D.A. 1973. The role of trichomes in plant defense. Q. Rev. Biol. 48(1):3-15.
- Levin, D.A. 1974. Spatial segregation of pins and thrums in populations of Hedyotis nigricans. Evolution 28:648-655.
- Levin, D.A. 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. Annu. Rev. Ecol. Syst. 7:121-159.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Pres, Princeton, N.J.
- Liener, J.E. 1979. Phytotemagghitinins. In Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, New York. C 16, pp. 567-598.
- Lincoln, D.E., T.F. Newton, P.R. Ehrlich & K.S. Williams. 1982. Coevolution of the checkerspot butterfly Euphydryas chalcedona and its larval food plant Diplacus auranticus: larval response to variation in protein and leaf resin. Oecologia (Berl.) 52(2):216-223.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. En Gómez-Pompa, A. et al., (eds.). Regeneración de Selvas. CECSA, México.
- Lloyd, D.G. 1972. Breeding systems in Cotula L. (Compositae, Anthemideae). I. The array of monoclinal and diclinal systems. New Phytol. 71:1181-1194.
- Lloyd, D.G. 1973. Sex ratios in sexually dimorphic umbelliferae. Heredity 31(2):239-249.
- Lloyd, D.G. 1974. Female-predominant sex ratios in angiosperms. Heredity 32:35-44.
- Lloyd, D.G. 1975a. Breeding systems in Cotula. III. Dioecious populations. New Phytol. 74:109-123.

- Lloyd, D.G. 1975b. Breeding systems in *Cotula*, IV. Reversion from dioecy to monoecy. New Phytol. 74:125-145.
- Lloyd, D.G. 1979. Parental strategies of angiosperms. N. Zeal. J. Bot. 17:595-606.
- Lloyd, D.G. 1980. Sexual strategies in plants. III. A quantitative method for describing the gender of plants. N. Zeal. J. Bot. 18:103-108.
- Lloyd, D.G. 1981. The distribution of sex in *Myrica gale*. Plant Syst. Evol. 138:29-45.
- Lloyd, D.G. & C.J. Webb. 1977. Secondary sex characteristics in seed plants. Bot. Rev. 43:177-216.
- Lloyd, D.G. & D.S. Horning. 1979. Distribution of sex in *Coprosma pumila* on Macquarie Island, Australia. N. Zeal. J. Bot. 17: 5-7.
- Mabry, T.J. & J.E. Gill. 1979. Sesquiterpene factors and other-terpenoids. In Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, New York. C.14, pp. 501-537.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Martínez, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis profesional. Fac. de Ciencias, UNAM, México. 181 pp.
- McArthur, E.D. 1977. Environmentally induced changes of sex expression in *Atriplex canescens*. Heredity 38(1):97-103.
- McComb, J.A. 1966. The sex forms of species in the flora of the southwest of Western Australia. Aust. J. Bot. 14:303-316.
- McKey, D. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. In Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, London.
- McKey, D., P.G. Waterman, C.N. MBI, J.S. Gartlan & T.T. Struhsaker. 1978. Phenolic content of vegetation in two African rain forests; ecological implications. Science 202:61-63.
- McNaughton, S.J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. Oikos 40: 329-336.
- Meagher, T.R. 1980. Population biology of *Chamaelirium luteum*. A dioecious lily, I. Spatial distributions of males and females. Evolution 34(6):1127-1137.

- Meagher, T.R. 1981. Population biology of Chamaelirium luteum, a dioecious lily. II. Mechanisms governing sex ratios. Evolution 35(4):557-567.
- Melampy, M.N. & H.F. Howe. 1977. Sex ratio in the tropical tree Triplaris americana (Polygonaceae). Evolution 31:867-872.
- Mendoza, A. 1981. Modificaciones del equilibrio foliar y sus efectos en el comportamiento reproductivo y vegetativo de Astrocaryum mexicanum. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 144 pp.
- Mooney, H.A. & S.L. Gulmon. 1982. Constraints of leaf structure and function in reference to herbivory. Bioscience 32(3): 198-206.
- Mooney, H.A., P.R. Ehrlich, D.E. Lincoln & K.S. Williams, 1980. Environmental controls on the seasonality of a drought deciduous shrub, Diplacus auranticus and its predator, the checkerspot butterfly, Euphydryas chalcedona. Oecologia (Berl.) 45:143-146.
- Mooney, H.A., K.S. Williams, D.E. Lincoln & P.R. Ehrlich. 1981. Temporal and spatial variability in the interaction between the checkerspot butterfly, Euphydryas chalcedona and its principal food source, the California shrub, Diplacus auranticus. Oecologia (Berl.) 50:195-198.
- Morrow, P.A. & V.C. Lamarche. 1978. Tree ring evidence for chronic insect suppression of productivity in subalpine Eucalyptus. Science 201:1244-6.
- Nicholson, A.J. 1957. The self-adjustment of populations to change. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22:153-173.
- Onyekwelu, S.S. & J.L. Harper. 1979. Sex ratio and niche differentiation in spinach (Spinacia oleraceae L.) Nature (Lond.) 282:609-611.
- Opler, P.A. 1974. Oaks as evolutionary islands for leaf-mining insects. Am. Sci. 62:67-73.
- Opler, P.A. 1979. Interaction of plant life history components as related to arboreal herbivory. En Montgomery, G.G. (ed.). The Ecology of Arboreal Herbivory, Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.
- Opler, P.A. & K.S. Bawa. 1978. Sex ratios in tropical forest trees. Evolution 32(4):812-821.
- Ornduff, R. 1966. The origin of dioecism from heterostyly in Nymphoides (Menyanthaceae). Evolution 20:309-314.

- Ornduff, R. 1978. Features of pollen flow in dimorphic species of Lythrum section Euhysopifolia. Am. J. Bot. 65(10):1077-1083.
- Parsons, P.A. 1958. Evolution of sex in the flowering plants of South Australia. Nature (Lond.) 4624:1673-1674.
- Pianka, E.R. 1978. Evolutionary Ecology, 2nd. ed. Harper & Row, Pub. N.Y.
- Piñero, D. 1979. El presupuesto energético y sus consecuencias demográficas en una palma tropical. Tesis de Maestría. Fac. de Ciencias, UNAM. México. 127 pp.
- Piñero, D. & J. Sarukhán. 1982. Reproductive behavior and its individual variability in a tropical palm, Astrocaryum mexicanum. J. Ecol. 70:461-472.
- Piñero, D., J. Sarukhán y E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas. Astrocaryum mexicanum Liebm. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. Mex. 37:69-118.
- Poole, R.W. 1974. An Introduction to Quantitative Ecology. McGraw Hill.
- Prevosti, A. 1978. Polimorfismo cromosómico y evolución. Investigación y Ciencia (Sci. Am.) 26:90-103.
- Putwain, P.D. & J.L. Harper. 1972. Studies in the dynamics of plant populations. V. Mechanisms governing the sex ratio in Rumex acetosa and R. acetosella. J. Ecol. 60:113-129.
- Rabinovich, J.E. 1980. Introducción a la Ecología de Poblaciones Animales. CECSA, México.
- Ramírez, W.B. 1980. Evolution of the monoecious and dioecious habit in Ficus (Moraceae). Brenesia 18:207-216.
- Rathcke, B.J. & R.W. Poole. 1975. Coevolutionary race continues: butterfly larval adaptation to plant trichomes. Science 187:
- Rausher, M.C. & P. Feeny. 1980. Herbivory, plant density, and plant reproductive success; the effect of Battus philenor on Aristolochia reticulata. Ecology 61(4): 905-917.
- Reeder, J.R. 1969. Las gramíneas dioicas de México. Bol. Soc. Bot. Méx. 36:121-126.
- Reichle, D.E., R.A. Goldstein, R.I. Van Hook & G.J. Dodson. 1973. Analysis of insect consumption in a forest canopy. Ecology 54(3):1076-1084.

- Rhoades, D.F. & R.G. Cates. 1976. A general theory of plant antiherbivore chemistry. Biochemical interactions between plants and insects. In Wallace, J.W. & R.L. Mansell (eds.). Recent Advances in Phytochemistry. V. 10. Plenum Press, New York.
- Robinson, T. 1979. The evolutionary ecology of alkaloids. In Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites, Academic Press, New York. C. 11, pp. 413-448.
- Rockwood, L.L. 1973. The effect of defoliation on seed production of sex Costa Rican tree species. Ecology 54:1363-1369.
- Rodríguez, E. & G. Reynolds. Portable phytochemical ecology lab. Xerox.
- Rosenthal, G.A. & E.A. Bell. 1979. Naturally occurring, toxic nongrotein aminoacids. In Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, New York. C. 9. pp. 353-385.
- Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen. 1979. Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, N.Y.
- Ross, M.D. 1978. The evolution of gynodioecy and subdioecy. Evolution 32:174-188.
- Ryan, C.A. 1979. Proteinase inhibitors. In Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, New York. C. 17, 11. 599-618.
- Rychlewski, J. & K. Zarzycki. 1975. Sex ratio in seeds of Rumex acetosa L. as a result of sparse abundant pollination. Acta Biol. Cracv. Ser.: Bot. XVIII; 101-114.
- Sarukhán, J. 1968. Análisis Sinecológico de las Selvas de Terminalia amazonia en la Planicie Costera del Golfo de México. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, ENA. Chapingo, México. 300 pp.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. In Tomlinson, P.B. & M.H. Zimmermann. (eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, London.
- Schultz, J.C. & L.T. Baldwin. 1982. Oak leaf quality declines in response to defoliation by gypsy moth larval. Science 217: 149-151.
- Seigler, D. & P.W. Price. 1976. Secondary compounds in plants: primary functions. Am. Nat. 110:101-105.

- Sheppard, P.M. 1975. Natural Selection and Heredity. Hutchinson University Library, London.
- Sheppard, P.M. & J.A. Bishop. 1973. The study of populations of lepidoptera by capture-recapture methods. J. Res. Lepid. 12: (3):135-144.
- Silvertown, J.W. 1982. Introduction to Plant Population Biology. Longman, London.
- Smith, C.C. 1970. The coevolution of pine squirrels (Tamiasciurus) and conifers. Ecol. Monogr. 40:349-371.
- Smith, C.C. 1975. The coevolution of plants and seed predators. In Gilbert, L.E. & P.H. Raven (eds.). Coevolution of Animals and Plants. University of Texas Press, Austin.
- Solbrig, O.T. & D.J. Solbrig. 1979. Introduction to Population Biology and Evolution. Addison Wesley Pub.
- Soto, M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de "Los Tuxtlas", en Gómez-Pompa et al. Regeneración de Selvas. CECSA, México.
- Southwood, T.R.E. 1966. Ecological Methods with Particular Reference to the Study of Insect Populations. Methuen. London.
- Standley, P.C. & J.A. Steyermark. 1958. Flora of Guatemala. Fiel-diana: Botany. Vol. 24(1):216-251.
- Stebbins, G.L. 1966. Processes of Organic Evolution. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Stebbins, G.L. 1981. Coevolution of grasses and herbivores. Ann. Mo. Bot. Gard. 68:75-86.
- Swain, T. 1979. Tannins and lignins. In Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press New York. C. 19, pp 657-682.
- Thomson, J.D. & S.C.H. Barrett. 1981. Temporal variation of gender in Aralia hispida Vent. (Araliaceae). Evolution 35(6):1094-1107.
- Tinoco, C. 1982. Aspectos ecofisiológicos de la plasticidad fotosintética de Piper hispidum Sw. Esc. Nal. de Ciencias Biol., IPM, México, pp. 84.
- Van Etten, C.H. & H.L. Tooke. 1979. Chemistry and biological effects of glucosinolates. In Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, New York. C. 13, pp. 471-500.

- Van Valen, L. 1975. Life, death and energy of a tree. Biotropica 7:259-269.
- Walloff, N. & O.W. Richards. 1977. The effect of insect fauna on growth mortality and natality of broom, Sarothamnus scoparius. J. Appl. Ecol. 14:787-798.
- Wallace, C.S. & P.W. Rundel. 1979. Sexual dimorphism and resource allocation in male and female shrubs of Simmondsia chinensis. Oecologia (Berl.) 44:34-39.
- Watson, J.D. & F.H. Crick. 1953. Genetical implications of the structure of DNA. Nature (Lond.) 171:964.
- Webb, C.J. 1979. Breeding systems and the evolution of dioecy in New Zealand apionid Umbelliferae. Evolution 33(2):662-672.
- Webb, C.J. & D.G. Lloyd. 1980. Sex ratios in New Zealand apioid Umbelliferae. N. Zeal. J. Bot. 18:121-126.
- White, J. 1980. Demographic factors in populations of plants. In Solbrig, O.T. (ed.). Demography and Evolution in Plant Populations. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Whitmore, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. In Tomlinson, P.B. & M.H. Zimmerman. Tropical Trees as Living Systems. Cambridge University Press, London.
- Whittaker, R.H. 1970. Communities and Ecosystems. MacMillan, London.
- Whittaker, R.H. & P.P. Feeny. 1971. Allelochemicals: chemical interactions between species. Science 171:757-770.
- Willson, M.F. 1979. Sexual selection in plants. Am. Nat. 113:777-790.
- Willson, M.F. 1983. Plant Reproductive Ecology. John Wiley & Sons, New York.
- Wynne-Edwards, V.C. 1964. Population control in animals. Sci. Am., 192:1-8.
- Yoda, K., T. Kira, H. Ogawa & K. Hozumi, 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. J. of Biol. Osaka City University, 14:107-129.
- Zar, J.H. 1974, Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Inc.
- Zarzycki, K. & J. Rychlewski. 1972. Sex ratios in Polish natural populations and in seedling samples of Rumex acetosa L. and R. thyrsiflorus Fing. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. Vol. XV: 135-151.

Zimmerman, J.K. & M.J. Lechowicz. 1982. Responses to moisture stress in male and female plants of Rumex acetosella L. (Polygonaceae). Oecologia (Berl.) 53:305-309.

Apéndice A. Lista florística de las especies vegetales de los tres sitios permanentes de observación.

ANARCADIACEAE

*Spondias mombin* L.

ANNONACEAE

*Cymbopetalum baillonii* R.E.Fries.

*Malmea depressa* R.E.Fries.

*Sapranthus microcarpus* R.E.Fries.

Annonaceae I.

Annonaceae II.

APOCYNACEAE

*Aspidosperma megalocarpon* Muell. Arg.

*Forsteronia viridescens* Blake.

*Stemmadenia donnell-smithii* Woodson.

ARALIACEAE

*Dendropanax arboreus* (L.) Planch. & Decne.

BIGNONIACEAE

*Amphitecna tuxtensis*.

*Paragonia pyramidata* Bur.

Bignoniaceae I.

Bignoniaceae II.

Bignoniaceae III.

Bignoniaceae IV.

BOMBACACEAE

*Quararibea funebris* Vischer.

*Quararibea guatemalteca* (J.D.Sm.) Standl. & Steyerm.

BORAGINACEAE

*Cordia megalantha* Blake.

BURSERACEAE

*Bursera simaruba* Sarg.

CAPPARIDACEAE

*Capparis baducca* L.

CONNARACEAE

*Connarus schultesii* Standl. ex R.E.Schultes.

CONVOLVULACEAE

*Ipomoea phillomega* House.

DILLENACEAE

*Davilla aspera*.

## EUPHORBIACEAE

*Acalypha skuchii*.  
*Croton nitens* Sw.

## FLACOURTIACEAE

*Lunania mexicana* Brandeg.  
*Pleuranthodendron lindenii* (Turcz.) Sleumer.

## GUTTIFERAE

*Rheedia edulis* Planch. & Triana.

## HIPPOCRATEACEAE

*Salacia megistophylla* Standl.

## LAURACEAE

*Nectandra ambigens* (Blake) C.K.Allen.  
*Nectandra* I.  
*Nectandra* II.

## LEGUMINOSAE

*Erythrina folkersii* Krukoff & Moldenke.  
*Inga* sp.  
*Machaerium floribundum* Benth.

## LOGANIACEAE

*Strichnos tabascana*.

## MALPIGHIACEAE

*Bunchosia lindeniana*.

## MALVACEAE

*Hampea nutrica* Fryxell.

## MELIACEAE

*Guarea glabra*.  
*Guarea grandifolia* C.DC.  
*Trichilia pallida* Sw.  
*Trichilia martiana*.

## MYRTACEAE

*Eugenia* sp.

## MORACEAE

*Brosimum alicastrum* Sw.  
*Ficus* sp.  
 Moraceae I.  
*Poulsenia armata* Standl.  
*Pseudolmedia oxyphyllaria* Donnell Smith.  
*Trophis mexicana* Bur.

## PALMAE

*Astrocaryum mexicanum* Liebm.  
*Bactris trichophylla* Burret.  
*Chamaedorea Shideana* Mart.  
*Chamaedorea tepejilote* Liebm.  
*Geonoma oxycarpa* Mart.

## PIPERACEAE

*Piper* aff. *amalago*.  
*Piper hispidum*.  
*Piper nitidum* Sesse & Moc.  
*Piper* sp.

## RUBIACEAE

*Faramea occidentalis*.  
*Hamelia longipes* Standl.  
*Hamelia* sp.  
*Psychotria faxlucens*.  
*Psychotria* sp.  
*Randia retroflexa*.

## SAPINDACEAE

*Allophyllus campostachis*.  
*Cupania dentata* Glaziou.  
*Paullinia* sp.

## SAPOTACEAE

*Pouteria campechana* (HBK) Bachni.  
 Sapotaceae I.  
 Sapotaceae II.

## SOLANACEAE

Solanaceae I.

## STAPHYLEACEAE

*Turpinia occidentalis* G.

## TILIACEAE

*Mortoniiodendron guatemalense* Standl. & Steyerm.

## URTICACEAE

*Urera alata*.

## VERBENACEAE

*Aegiphilla costaricensis* Moldenke.  
*Cytharexylon pterocladum*.

## VIOLACEAE

*Orthion oblanceolatum* Lundell.  
*Rinorea guatemalensis* Bartlett.

## Apéndice B. Técnicas para el análisis de metabolitos secundarios.

### Saponinas.

Se pesan 100g de material seco de la planta y se colocan en un tubo de ensaye seco. Se le agregan 100ml de agua destilada, se tapa el tubo y se agita vigorosamente durante 30 segundos. Si se forma una espuma en forma similar a un "panal" o la de la cerveza y persiste durante 30 minutos, la prueba es positiva.

En caso de que no resulte positiva la prueba anterior, se puede repetir agregando  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ .

### Taninos.

Se evapora a-sequedad 10. g de la planta colocada previamente en una solución de alcohol metílico al 80%. Se agregan 25 ml de agua destilada caliente al residuo. Se mezcla bien con un agitador y se deja enfriar a temperatura ambiente. Se agregan 3 ó 4 gotas de  $\text{NaCl}$  al 10%. Se filtra. Se colocan 3 ml del filtrado a 4 tubos de ensaye. A cada tubo se le agregan los siguientes reactivos. A. 4-5 gotas de una solución de grenetina al 1%. B. 4-5 gotas de una solución de  $\text{NaCl}$  al 10% y grenetina al 1%. C. 3-4 gotas de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_3$ . D. Control. La prueba es positiva si en todos los casos da un precipitado.

### Capacidad cianogénica.

Se colocan 2-5g de material fresco de planta en un frasco. Se agrega un ml de cloroforma a este material. Se coloca una tira de papel previamente impregnada con una solución de ácido pícrico sin tocar el material. Se tapa el frasco. Se calienta a  $35^\circ\text{C}$  durante 3 horas. La reacción es positiva cuando hay un cambio de coloración de amarillo a púrpura.

### Alcaloides.

Procedimiento 1. Se trituran 2-3 g de material fresco de la planta y se colocan en un mortero y se muele con cloroformo y arena. Se agrega cloroformo amoniaco y se agita durante un minuto. Se filtra. Se agregan 0.5ml de  $\text{H}_2\text{SO}_4$  2N y se agita. Se remue-

ve la capa ácida con una pipeta y se coloca en un nuevo tubo de ensaye. Se agregan unas gotas del reactivo de Mayer. La reacción es positiva cuando se forma un precipitado.

#### Flavonoides.

Se colocan 3 g de material en una solución de alcohol etílico y se deja secar (con calor). Se deja enfriar a temperatura ambiente. Se retira la grasa con éter de petróleo hasta que quede sin color. Se disuelve el residuo en 30 ml de alcohol etílico al 80% y se filtra. Al filtrado se le agregan 0.5 ml de HCl concentrado y 3 ó 4 listones de Mg. Si hay un cambio de color, se deja enfriar y se diluye con una cantidad similar de agua y se agrega un ml de alcohol octílico. Se agita y se deja enfriar a temperatura ambiente. Se registra color.

NOTA: No se describen las técnicas utilizadas para las cromatografías de papel y de capa delgada.

Apéndice C. Técnicas para el análisis bromatológico.  
(Flores, 1977).

I. Agua. (Humedad).

1. Pesar: exactamente 25 g si es seco; 100 a 200 g si es suculento (verde).

Si es seco: pesado y luego molido.

Si es suculento: pesado, picado, desecado al sol.

En caso de usar horno desecador automático, pesar exactamente 10 g de alimento; colocarlos en uno de los platillos del horno y conservar a una temperatura de 100 a 110°C y leer el porcentaje de humedad directamente en la escala del horno.

2. Etiquetar y anotar la cantidad tomada.

3. Desecar en el horno durante 24 horas a 100-110°C.

4. Enfriar en el desecador y pesar a la temperatura del laboratorio.

5. Repetir la operación hasta pesada constante.

6. Cálculo: la diferencia entre el peso original y el peso constante, corresponde a la cantidad de agua de la muestra.

7. Expresar el resultado centesimalmente y por diferencia, calcular el porcentaje de materia seca (M.S.).

II. Cenizas. (Sales minerales)

1. Pesar un gramo de M.S. molida.

2. Ponerlo en un crisol de porcelana tarado, numerado y a peso constante. Se mete el crisol a la mufia y se deja secar. Se enfría en la campana de desecación.

3. Calcinar en la mufla a  $600^{\circ}\text{C}$  por media hora.
4. Pesar y destarar el peso del criso, igual a cenizas de 1 g.
5. Cálculo: multiplicar el peso de las cenizas encontradas en un gramo de materia seca por el porcentaje de M.S. de la muestra, igual al porcentaje de cenizas.

### III. Grasa cruda. (Extracto etéreo)

1. Pesar de 5 a 10 g de M.S. molida.
2. Colocarlos en un cartucho tarado de papel filtro, en el que se anota el nombre del forraje y la cantidad pesada; el cartucho de tamaño apropiado para que quepa en el extractor de Soxhlet y de altura un poco inferior a la del sifón del aparato, se coloca, a su vez, en la cámara de extracción.
3. Conectar el extractor al condensador y al matraz.
4. Cargar con éter, por el extremo superior del condensador, con una cantidad suficiente para que se vacíe tres veces el extractor por medio del sifón. (Recordar que el éter es inflamable).
5. Calentar el matraz a una temperatura que permita contar las gotas del éter que caen del condensador al Soxhlet y que no deje escapar por la parte superior del mismo, un chorro de vapores de éter que se difunden en la atmósfera y son fácilmente perceptibles por el olfato.
6. Duración de la extracción; hasta que el éter que sale por el sifón sea incoloro (antes fue verde, por la clorofila, o de otro color, según el de los pigmentos solubles en el éter), o bien después de cuatro horas por lo menos (duración uniforme para todos

los análisis).

7. Suspender el calentamiento y desconectar las diversas partes del dispositivo (matraz, extractor y condensador).

8. Sacar el cartucho del extractor.

9. Desechar el cartucho\*, primero a baja temperatura (evaporación del éter), después en el horno a 100-110°C (evaporación del agua); colocar en el desecador; pesar; repetir la desecación en el horno y las pesadas hasta obtener dos pesos sucesivos constantes.

10. Cálculos: extracto etéreo = diferencia de pesos, dividida entre 5 ó 10 según la cantidad tomada de M.S. y multiplicada por el porcentaje de M.S. = a la grasa cruda.

#### IV. Fibra cruda. (Soluciones)

NaOH al 1.25%

H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> al 1.25%

1. Pesar dos gramos de materia seca desengrasada.

2. Ponerlos en un matraz de Erlenmeyer de 500 cc.

3. Agregar 200 cc de solución de ácido sulfúrico al 1.25% y agitar la mezcla.

4. Adaptar al matraz un condensador de reflujo.

5. Calentar el contenido del matraz hasta la ebullición; dejar hervir durante 30 minutos exactamente.

6. Apagar la parrilla, desconectar el matraz del condensador y dejarlo enfriar.

7. Filtrar (rodaja de papel filtro sobre embudo de Buchner adaptado a un matraz de filtración conectado a un aparato de va-

---

\* Guardar el cartucho con el residuo del forraje para la determinación de la fibra cruda.

cfo), lavando finalmente con agua destilada hasta la reacción neutra (al papel tornasol) del residuo.

8. Colocar el papel con el residuo en la pared de un embudo amplio, dispuesto sobre un matraz de Erlenmeyer de 500 cc y arrastrar la mayor parte del residuo por medio de una espátula.

9. Medir 200 cc de la solución caliente a 60°C de NaOH al 1.25% y colocarlos en un frasco lavador; arrastrar con el chorro las partículas de forraje adheridas al papel filtro.

10. Repetir 4, 5, 6 y 7, pesando exactamente (al diezmiligramo) el papel filtro que se va a usar para la filtración y el lavado del residuo.

11. Desprender cuidadosamente la rodaja de papel filtro y colocándola en una caja de porcelana, desecarla en el horno a 100-110°C y dejarla enfriar colocándola en el desecador a la temperatura de laboratorio. Repetir hasta peso constante.

12. Pesar la rodaja con el residuo (al diezmiligramo) y destarar el peso del papel.

13. Cálculo: dividir la cantidad restante entre dos y multiplicar por el porcentaje de M.S., menos el porcentaje de grasa y el porcentaje de cenizas.

$$\% \text{ de F.C.} = \frac{R}{2} \left[ (\% \text{ M.S.}) - (\% \text{ G.C.} + \% \text{ C}) \right]$$

#### V. Protefna cruda.

1. Pesar exactamente un gramo de materia seca pulverizada en el mortero.

2. En un matraz de Kjehldal, poner el gramo de materia seca, tres gramos de oxalato de potasio o de sodio y 0.1 a 0.2 de sul-

fato de cobre u otro catalizador, evitando que estas substancias se adhieran al cuello del matraz (usando un embudo de papel). Agitar la mezcla. Agregar 20 cc de ácido sulfúrico puro, exento de nitrógeno (para evitar que salte la mezcla fuera del matraz debe calentarse lentamente). Luego usar un calor más intenso hasta que el líquido quede claro y transparente o ligeramente azulado (por el sulfato de cobre). Operar bajo la campana de gases o con trompa de agua. Dejar enfriar el matraz.

3. Agregar 200 cc de agua destilada al matraz de Kjehtdal y agregar 3 a 5 gotas de fenolfatefna al 1 por 10 y una granalla de cinc o piedra pómez.

4. En un matraz de Erlenmeyer de 200 cc colocar 50 cc o más para el caso de las muestras ricas en protefnas, de solución 0.1 N de ácido sulfúrico y unas 5 gotas de anaranjado de metilo.

5. Verter en el matraz de destilación un exceso de sosa concentrada (hasta la coloración violeta por la fenolfatefna) y tomarlo rápidamente para unirlo al resto del dispositivo siguiente.

6. El matraz de destilación descansa sobre la parrilla de calor gradualmente (o suspendido sobre ella y por medio de un soporte, de manera que la ebullición no sea muy tumultuosa), se tapa con un tapón perforado en el que se adapta una alargadera de Kjehtdal unida, mediante un tubo de hule con un condensador, el cual termina en un tubo adicional de desprendimiento, que quedará sumergido en la solución 0.1 N de ácido sulfúrico contenido en el matraz receptor de Erlenmeyer.

7. Encender la parrilla.

8. El amoníaco desalojado del sulfato de amonio por la sosa, pasa bajo la forma de hidróxido de amonio a través del condensador hasta el ácido sulfúrico 0,1 N; cuando el contenido del matraz receptor alcance el triple (150 cc) de su volumen inicial (50 cc), se apaga la parrilla.

9. Titulación del contenido del matraz receptor con solución 0,1 N de sosa contenida en una bureta de 50 cc hasta que toma un color amarillo.

10. Cálculo: la diferencia entre la cantidad de ácido 0,1 N puesta originalmente en el matraz receptor y la cantidad de cc de sosa utilizada para la titulación, se multiplica por el diez mil equivalente del nitrógeno (0.014) y el resultado se multiplica por el coeficiente nitrogenado de las sustancias protéicas (6.25); finalmente, se multiplica por el porcentaje de materia seca = porcentaje de proteína cruda.

VI. Extracto no nitrogenado. (Extracto libre de nitrógeno).

Se determina por la diferencia entre 100 y la suma de las proporciones centesimales de los componentes: agua, cenizas, fibra cruda, proteína y grasa.