

Universidad Nacional Autónoma de México
FACULTAD DE CIENCIAS



DEMOGRAFIA Y HERBIVORIA DE
Omphalea oleifera (EUPHORBIACEAE)

T E S l S
Que para obtener el titulo de
B I O L O G O
P R E S E N T A
Rafael Palomeque Morales

MEXICO
1988



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.

INDICE

	PAG
AGRADECIMIENTOS	1
I PRESENTACION	1
II OBJETIVOS	3
III INTRODUCCION	5
1.- Demografía en árboles tropicales	5
2.- La herbivoría en las interacciones poblacionales	7
3.- Efectos de la herbivoría en las poblaciones de plantas.....	8
IV DESCRIPCION DE LA ZONA Y SISTEMA DE ESTUDIO.....	16
1.- Clima	16
2.- Vegetación	18
3.- Características de la interacción <u>Omphalea oleifera-Urania fulgens</u>	18
4.- Sitio de estudio	22
5.- Elección de los individuos	23
V METODOS DE CAMPO Y DE ANALISIS DE DATOS.....	23
1.- Plántulas.....	23
2.- Juveniles	27
3.- Adultos	28
4.- Análisis del patrón de distribución espacial de <u>Omphalea oleifera</u>	29
5.- Elaboración de la tabla de vida de <u>Omphalea oleifera</u> y análisis del creci- miento poblacional	29
VI RESULTADOS.....	31
1.- Estructura de tamaños	31
2.- Distribución espacial	31
3.- Supervivencia	37
4.- Crecimiento	44
5.- Dinámica poblacional	44
6.- Análisis del crecimiento poblacional	53
7.- Herbivoría	58
8.- Efectos de la herbivoría	68
VII DISCUSION.....	72
1.- Estructura de tamaños	72
2.- Distribución	72
3.- Supervivencia	73
4.- Reproducción.....	75
5.- Crecimiento	75
6.- Dinámica poblacional	77
7.- Herbivoría y su correlación con los pa- rámetros demográficos de <u>O. oleifera</u>	80

VIII	PROPOSICIONES PARA LA CONTINUACION DEL ESTUDIO DEMO- GRAFICO DE <u>Omphalea oleifera</u> Y SU INTERACCION CON <u>Urania fulgens</u>	84
IX	BIBLIOGRAFIA	85
X	APENDICE I.....	92
	APENDICE II.....	96

PRESENTACION

Además del conjunto de condiciones físicas del sitio en que vive un organismo, éste se encuentra inmerso en una trama de relaciones biológicas con otros organismos tanto de su misma especie como de otras. Dentro de un ámbito particular, algunas especies pueden no verse afectadas por otras, pero generalmente puede esperarse que dos o más interactúen afectándose mutuamente (tanto en forma positiva como negativa). Las interacciones antagónicas, entre las cuales la competencia, depredación y parasitismo han sido más estudiadas, principalmente bajo un enfoque zoocéntrico, pueden jugar un papel central dentro de los procesos y mecanismos que determinan el tamaño y dinámica de una población natural (Begon, Harper y Townsend, 1986). Particularmente, las poblaciones de plantas pueden estar sujetas a un balance numérico por animales que reducen el potencial reproductivo de las plantas individuales de una manera directa (p. ej. depredadores de óvulos y semillas) o indirecta (p. ej. herbívoros).

En el presente estudio se investiga el impacto causado por un herbívoro específico sobre la demografía y dinámica poblacional de una especie arbórea tropical. El sistema estudiado se encuentra constituido por las larvas de la palomilla diurna Urania fulgens Stand. (Lepidoptera: Uraniidae) y por su hospedero el árbol Omphalea oleifera Hemsl (Euphorbiaceae). Este sistema se desarrolla actualmente dentro de la selva alta perennifolia encontrada en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz.

No obstante que los estudios demográficos en plantas han crecido aceleradamente durante los últimos diez años (véase p. ej. Dirzo y Sarukhán, 1984; Crawley, 1986), los estudios demográficos completos (analizando todo el ciclo de vida) no pasan de diez (p. ej. Alvarez-Buylla, 1986; Oyama, 1987; Caswell, en prensa). Tal situación se refleja también en la escasez de trabajos que se han avocado a investigar el papel que juegan los herbívoros en la demografía de

plantas tropicales (ver Oyama, 1984 y Dirzo, 1987). Por otro lado, ningún estudio se ha dirigido a evaluar cabalmente los efectos de la herbivoría sobre la dinámica poblacional de árboles tropicales. El presente estudio pretende ayudar a llenar el hueco existente en estos tópicos dentro de nuestro conocimiento ecológico de los bosques tropicales.

En México, el Dr. Rodolfo Dirzo dirige desde 1980 un proyecto general de investigación cuyo propósito principal es el de obtener patrones generales de herbivoría en selvas altas perennifolias. Además, se pretende esclarecer el papel desempeñado por la depredación causada por herbívoros (sensu lato) en los mecanismos de regulación natural de las poblaciones de árboles tropicales. Se pretende también obtener respuestas a diversas preguntas que surgen dentro del estudio de la interacción planta herbívoro (ver Dirzo, 1987).

En esta tesis abordaré dos aspectos concretos de investigación. El primero, es el de describir los patrones de sobrevivencia, crecimiento y reproducción de O. oleifera y analizar el posible papel jugado por la herbivoría, causado por Urania fulgens, en definir estos patrones. El segundo trata de evaluar, usando modelos matriciales que simulan el crecimiento de la población (Hartshorn, 1975; Piñero et al, 1984; Caswell, en prensa), el impacto que tiene; o pudiese tener, la herbivoría sobre la dinámica poblacional de Omphalea oleifera.

OBJETIVOS

El primer objetivo es determinar las características demográficas básicas de Omphalea oleifera, analizando para esto:

- Crecimiento
- Sobrevivencia
- Producción de frutos y semillas (cuantificación de la actividad reproductiva expresada como promedio de frutos por individuo por año)
- Elaboración de una tabla de vida que describa la población de O. oleifera.

El segundo objetivo intenta evaluar, en función de la interacción con la palomilla diurna Urania fulgens, su herbívoro específico, el posible impacto sobre la población local de O. oleifera. Para ésto se analizan los siguientes factores:

- Indices de herbivoría por individuo (plántula, juvenil y adulto).
- Exploraciones correlativas entre los niveles de herbivoría y el desempeño de las plantas, en particular en lo referente a sus atributos demográficos enunciados arriba.
- Simulaciones del impacto de los herbívoros por medio de una matriz de proyección y un análisis de sensibilidad

Considerando estos objetivos, las preguntas pertinentes pueden situarse dentro de dos puntos de interés central en esta tesis : la demografía de árboles tropicales y la interfase herbívoro-planta. Específicamente se intenta responder a lo siguiente:

1) ¿Cuál es la estructura poblacional de O. oleifera y cómo es la distribución espacial de la población en este sitio?

2) ¿Se puede caracterizar el proceso de defoliación de O. oleifera por U. fulgens bajo algún patrón definible, por ejemplo:

- Variación ontogénica (plántulas, juveniles y adultos)?
- Variación espacial (en sitios de alta o baja concentración coespecífica)?
- Variación temporal (intra e interanual)?

3) ¿Cómo afecta la defoliación por U. fulgens el desempeño (sobrevivencia, crecimiento y reproducción) de O. oleifera?

Tales cuestiones constituyen el punto de partida para el estudio de este complejo sistema. El enfoque tomado consiste en un análisis demográfico de Omphalea oleifera en cuatro hectáreas de selva alta perennifolia y observaciones detalladas de su herbivoría, con la finalidad de evaluar el impacto de la defoliación sobre la demografía de esta planta.

Otro aspecto importante de este estudio es que cubre el objetivo de describir por vez primera algunos detalles básicos de la historia natural de la interacción de Omphalea y Urania, en el límite boreal de la distribución de dicha interacción en el continente.

INTRODUCCION Y ANTECEDENTES

Demografía en árboles tropicales.

La demografía de plantas es una de las ramas más nuevas de la ecología; en particular, la demografía de árboles tropicales se encuentra aún en gestación. La razón de mayor peso por la que existen tan pocos trabajos, es probablemente el ciclo de vida tan largo que presentan la mayoría de estos árboles (Córdova, 1985; Sarukhán, 1980; Van Valen, 1975; Vandermeer, 1977).

Por otra parte, 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 éstas guardan (Oyama, 1984).

Recientemente, se han elaborado estudios que contemplan no sólo el conocimiento de la estructura de la comunidad, sino también la dinámica de la misma (Hartshorn, 1978; Martínez-Ramos, 1980, Brokaw, 1982) a través de estudiar las tasas de renovación del dosel de la comunidad después de que ocurren una serie de alteraciones naturales. Los resultados obtenidos predicen que las comunidades selváticas se renuevan cíclicamente de manera muy activa (Hartshorn, 1978; Whitmore, 1978). De estos estudios se desprende que un enfoque poblacional demográfico puede ser una de las formas más fructíferas para entender la estructura y dinámica de estos complejos ecosistemas (Sarukhán et al, 1985).

Los estudios demográficos en especies de gran tamaño y longevidad han sido muy escasos, sobre todo en el caso de especies características de sistemas tropicales (Sarukhán, 1978). Dentro de estos últimos son contados los trabajos que existen; como antecedente se presenta a continuación una reseña breve de algunos de los más sobresalientes de ellos.

Tomando en cuenta las consideraciones enunciadas anteriormente sólo ciertos aspectos del ciclo de vida de algunas plantas han podido ser estudiados con detenimiento, entre otros: estudios del estadio de plántula y tasas de crecimiento a corto y mediano plazo, mediante las cuales se han podido determinar edades de los árboles utilizando regresiones lineales (ver Van Valen, 1975), o métodos de proyección de trayectorias de crecimiento (Lieberman et al., 1985).

Fournier & Salas (1967), realizaron el primer estudio demográfico con plantas de Dipterodendron costaricense, germinadas bajo la sombra del árbol madre; estos autores observaron la supervivencia durante un año y demostraron la intensa mortalidad que ocurre en estas etapas del ciclo vital de árboles tropicales.

Banister (1970) trabajó con Euterpe globosa (Palmae), determinando el índice de sobrevivencia. Mas tarde, esta misma especie fué estudiada por Van Valen (1975), determinando aspectos reproductivos, tasas de producción foliar y la edad.

Hartshorn (1972, 1975), llevó a cabo un estudio que ahora es clásico en la literatura del tema determinando la sobrevivencia, crecimiento individual, estructura y dinámica poblacional de Pentaclethra macroloba (especie dominante en planicies aluviales de la costa Atlántica de Costa Rica) y de Stryphnodendron excelsum, una leguminosa codominante.

Casi simultáneamente, Vandermeer, Stout & Miller (1974), realizaron la ecología y demografía de Welfia georgii (Palmae) en Costa Rica. En dicho estudio contemplan con un análisis demográfico, la sobrevivencia de plántulas, dispersión y depredación de semillas.

Para el caso particular de México desde 1971 se vienen realizando una serie de estudios demográficos con árboles de ambientes contrastantes. Sarukhán (1977) realizó un estudio demográfico comparativo entre especies de clima

templado y tropical: Pinus hartwegii, Cordia elaeagnoides, Nectandra ambigens y Astrocaryum mexicanum, en el cual describe el crecimiento individual y poblacional así como la demografía básica de estas especies. También en México (Los Tuxtlas, Veracruz), los más recientes estudios que contemplan la demografía de especies arbóreas son los de Chamaedorea tepejilote (Oyama, 1984, 1987); Nectandra ambigens (Córdova, 1985); Heliocarpus appendiculatus (Núñez-Farfán, 1985) y Cecropia obtusifolia (Núñez-Farfán, 1985; Alvarez-Buylla, 1986). A la fecha, el estudio demográfico más completo en una especie tropical es el de Astrocaryum mexicanum (Piñero et al, 1984). A raíz de estos estudios en México, se ha generado parte de la información demográfica más extensa y detallada que se conoce hasta ahora. Cabe mencionar, sin embargo, que en la mayoría de estos estudios sólo se ha explorado mínimamente el papel de las interacciones con animales sobre la demografía de las especies.

Los trabajos mencionados, son sólo algunos de los más representativos sobre demografía de árboles tropicales; sin embargo, es claro que no existe una profusión de trabajos de esta índole.

Por otra parte, para poder explicar los patrones demográficos, es necesario comprender aquellos factores físicos y bióticos que influyen sobre ellos (Oyama, 1984; Sarukhán et al, 1984). En el siguiente apartado se presenta una revisión acerca de la herbivoría y su efecto sobre diversas poblaciones de plantas.

La herbivoría en las interacciones poblacionales

Los herbívoros son los animales que se alimentan de plantas vivas, sus semillas, sus frutos, corteza y raíces, y por lo común no matan a las plantas sino que únicamente las dañan (Crawley, 1983).

La herbivoría se enmarca dentro de las interacciones del tipo "+ -" entre especies, dentro de la categoría de depredación (Begon et al, 1986). Sin embargo, Harper (1977) menciona que en la depredación, el depredador mata a su presa (necesariamente), mientras que en el herbivorismo la planta continúa viviendo; cabe mencionar que efectivamente cuando un herbívoro consume toda la planta o semilla, la interacción es similar a la depredación.

También Harper (1977), menciona que la relación de los herbívoros con las plantas puede ser como depredadores cuando las matan; o de parásitos, reduciendo algún componente de la adecuación del individuo.

Por otra parte desde el punto de vista de cuál es el impacto de los herbívoros en las plantas y viceversa, parece ser que en general las plantas tienen un mayor impacto en la dinámica de los herbívoros que éstos en la dinámica de las plantas (Crawley, 1983). Sin embargo existen ejemplos (i.e., Dirzo, 1984b y Dirzo & Harper, 1982) que muestran claramente que los herbívoros pueden tener un impacto demográfico en las poblaciones vegetales naturales. Los estudios herbívoro-planta en distintos ecosistemas, han tenido diferentes enfoques; algunos han sido dirigidos a entender procesos que ocurren a nivel de la comunidad vegetal, mientras que otros contemplan sólo procesos que ocurren a nivel poblacional. De estos niveles citaremos a continuación algunos de estos trabajos.

Efectos de los herbívoros en las poblaciones de plantas

Aunque algunos autores consideran a los herbívoros como uno de los factores que regulan las poblaciones de plantas, el impacto que aquellos tienen sobre estas, todavía no ha sido del todo evaluado (Dirzo, 1984b). Al parecer el efecto del herbivorismo es más drástico en las etapas tempranas (semillas, plántulas y juveniles) (Harper, 1977). Asimismo, Harper (op. cit.) señala que la susceptibilidad de

una planta a un factor ambiental determinado varía de una etapa a otra y la resistencia a este factor determina si el individuo pasa a la siguiente etapa, permanece en la misma o muere.

Por otro lado, existen algunas evidencias que señalan a los herbívoros como elementos que afectan la adecuación de las plantas o un parámetro de ésta (Dirzo, 1984b).

Experimentalmente, se ha encontrado, en varias especies vegetales, que los componentes de la adecuación (sobrevivencia, crecimiento y reproducción), decrecen conforme se incrementa la magnitud del daño foliar (Rockwood, 1973; Dirzo, 1984a y b; Núñez-Farfán y Dirzo, 1984).

Núñez-Farfán (1985), señala que "sin duda la mayor parte de las evidencias del impacto de los herbívoros en una etapa del ciclo de vida de las plantas, o sobre la adecuación de los individuos, proviene de trabajos experimentales". Es decir, estudios en los que el investigador toma el papel del herbívoro produciendo daños de diferentes magnitudes sobre la planta, con el fin de observar las consecuencias en la adecuación y en algunos casos su posible repercusión demográfica. Por ejemplo, en la etapa de semilla, se ha podido simular, mediante daño artificial, el papel de los herbívoros; se ha observado que a medida que la proporción del daño a la semilla aumenta, se incrementa la reducción en la adecuación de las plántulas originadas a partir de dichas semillas (Janzen, 1976; Dirzo, 1984a).

En sistemas tropicales, se ha demostrado que un incremento en la defoliación artificial sobre plántulas de dos especies del género Shorea reduce su probabilidad de sobrevivencia (Becker, 1983).

Lowman (1982), en comunidades tropicales australianas, ilustra el efecto que los herbívoros pueden tener sobre el crecimiento de plántulas de Ceratopetalum apetalum, siguiendo el sistema de daño artificial.

Núñez-Farfán y Dirzo (1984), observaron que aplicando un daño del 75% en cada hoja de Heliocarpus appendiculatus, aumentaba la mortalidad y se disminuía la tasa de crecimiento y simultáneamente las hojas tenían una esperanza de vida menor. Dirzo (1984a), realizó estudios de demografía foliar en Psychotria chiapensis encontrando que el riesgo de muerte en cohortes de hojas se incrementa y la esperanza de vida disminuye conforme aumenta la defoliación (Fig. 1). Por otra parte, Dirzo (op. cit.) sugiere que la herbivoría per se no tiene efectos drásticos en la sobrevivencia de las plantas, sino que es necesario que haya una conjunción con otros factores medioambientales (Fig. 2); por ejemplo condiciones lumínicas y densidad. Así, Dirzo (1982, 1987) señala la influencia que los herbívoros pueden tener en la sobrevivencia de las etapas juveniles de especies tolerantes a la sombra en bosques tropicales.

Los herbívoros también pueden afectar la adecuación de plantas adultas. Rockwood (1973), demostró experimentalmente, en seis especies arbóreas de Costa Rica, que la defoliación total tiene como consecuencia que los individuos no produzcan semillas, o que el número sea muy reducido.

Mendoza (1981, 1987) encontró que la defoliación total en palmas de la especie Astrocaryum mexicanum, hace que estas no produzcan frutos, aunque los efectos son más evidentes en el segundo año de aplicar el tratamiento; esto sugiere que existe algún mecanismo compensatorio que permite a estas plantas soportar los eventos de daño foliar.

El impacto de los herbívoros sobre las distintas etapas de las plantas puede tener efecto en los aspectos demográficos de sus poblaciones. Rausher & Feeny (1980), observaron los efectos de Battus philenor (Lepidoptera) sobre poblaciones de Aristolochia reticulata (Aristolochiaceae) y observaron que la intensidad del daño ocasiona hasta un 48% de pérdida de follaje de la planta; lo cual influye aumentando las probabilidades de mortalidad.

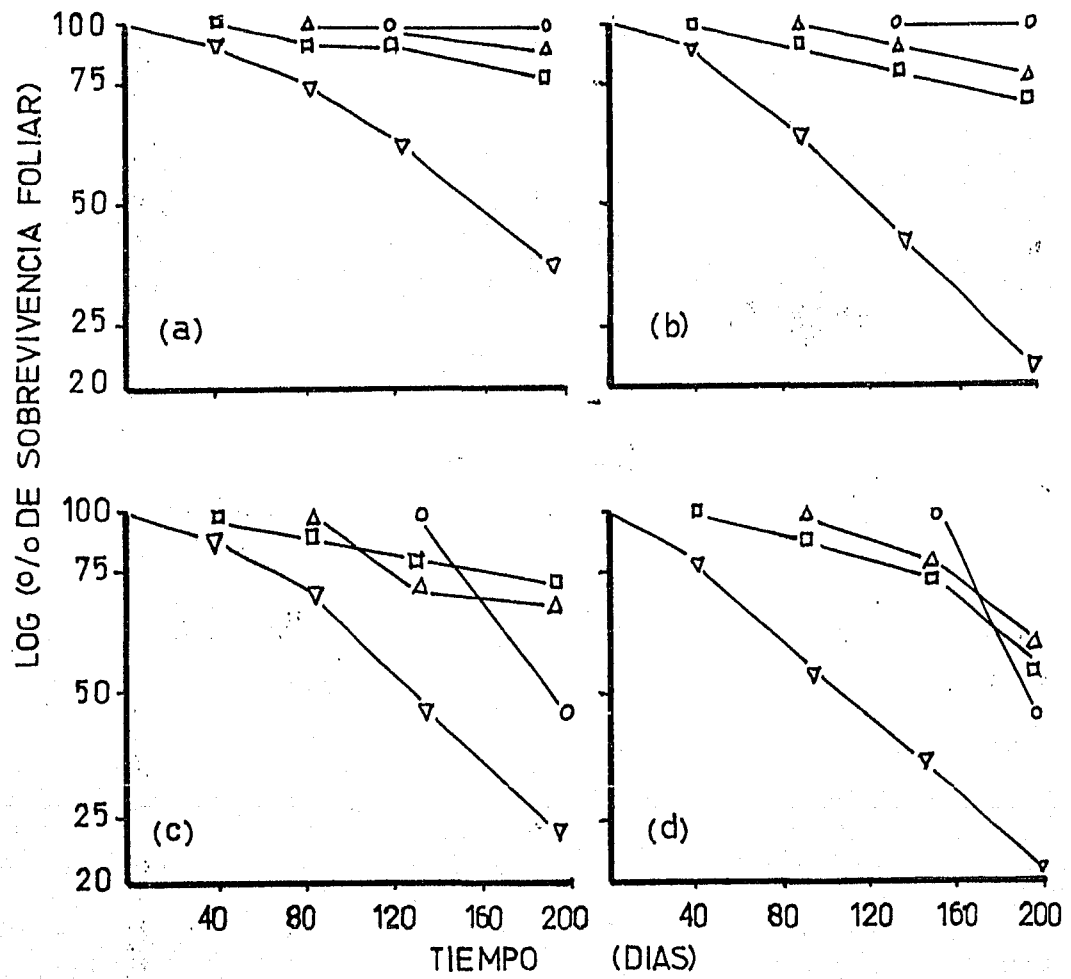


Fig.1. Sobrevivencia de cuatro cohortes de hojas de *Psychotria chiapensis*, sometidas a cuatro regímenes de defoliación artificial: a) control; b) 5% de defoliación; c) 25% de defoliación; d) 75% de defoliación. (▼) primera cohorte; (◻) segunda cohorte; (▲) tercera cohorte; (○) cuarta cohorte (tomado de Dirzo, 1984).

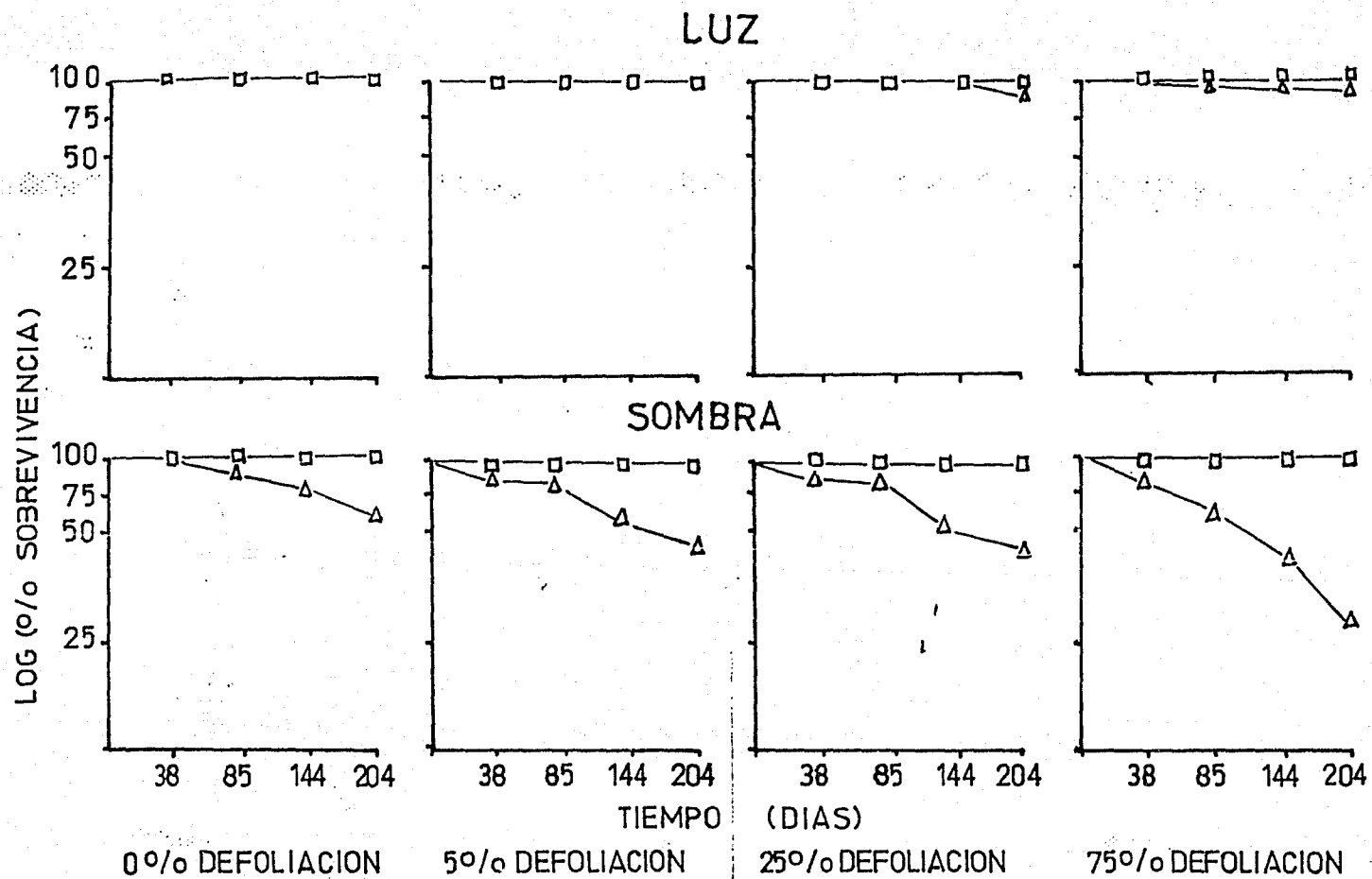


Fig.2 Sobrevivencia de plántulas de *Omphalea oleifera* creciendo bajo dos condiciones lumínicas (luz y sombra) y a dos densidades de plantas, □ baja y Δ alta y cuatro tratamientos de defoliación (0, 5, 25 y 75% de área removida) (tomado de Dirzo, 1984).

El mejor estudio existente hasta ahora y que demuestra inequívocamente el impacto demográfico de los fitófagos en una población de plantas es el de Louda (1982). Por medio de la aplicación de insecticidas, ella demostró cómo los depredadores de flores y semillas limitan el crecimiento poblacional y la distribución del arbusto Happlopapus squarrosus (Asteraceae).

Desde un punto de vista práctico, el papel regulador de los herbívoros ha sido ejemplificado mediante el control biológico de malezas, cuando éstas se reproducen tanto que alcanzan niveles de plaga. El control biológico radica en establecer limitaciones al crecimiento poblacional de una especie, en éste caso las malezas, manteniendo su densidad por abajo de ciertos límites, que no ocasione perjuicios. Ésta regulación o control debe de ser de tal manera que influya en la habilidad competitiva y/o sobre la capacidad reproductiva de la especie (Harper, 1977; Oyama, 1984).

Por otro lado, existen estudios que muestran el efecto de los herbívoros a nivel de la comunidad. Harper (1977) cita algunos de estos trabajos; por ejemplo, el efecto de la herbivoría 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 artificialmente a los conejos (que son los herbívoros principales en esta comunidad), cambia drásticamente a un pastizal monótono dominado por Zerna erecta (Tansley & Adamson, 1925 en Harper, 1977).

Crawley (1983), señala también que la acción de un depredador o un herbívoro sobre una planta, está ligada a otros factores (por ejemplo abióticos) que pueden influir en la regulación natural (p. ej. ver Fig. 2).

Otra idea del papel de los herbívoros en los sistemas naturales se encuentra en los trabajos de Janzen (1970) y Connell (1971), en los que se trata de explicar algunas características de los bosques tropicales como su gran diversidad de especies, baja densidad de individuos adultos y relativamente grandes distancias entre adultos de la misma especie. En este análisis Janzen (op. cit.), elabora una serie de hipótesis en las que resalta el papel de los depredadores y parásitos; los cuales presentan dos tipos de respuestas. Una está en función de la densidad de propágulos y la otra en función de la distancia a la que las semillas o las plántulas se depositan con respecto al árbol progenitor. Ambas respuestas contribuyen a que la distancia entre las plantas aumente y por lo tanto disminuya la densidad monoespecífica de adultos nuevos. Consecuentemente, al quedar espacio disponible, se permite el establecimiento de otras especies. Estas ideas plantean lógicamente el papel de los depredadores para incrementar, de alguna manera, la diversidad de especies en una comunidad (ver Dirzo y Domínguez, 1986 para una revisión sobre la depredación de semillas postdispersión y sus efectos sobre el establecimiento y sobrevivencia de las plántulas).

Por otra parte, sin embargo, Hubbell (1980) encontró que la varianza asociada a la producción de semillas, a la intensidad de depredación y la dispersión de las mismas es alta al comparar un individuo con otro y de un año a otro en el mismo individuo; de tal forma que es muy difícil establecer un patrón en la distribución espacial que pueda contribuir a generar diversidad en una comunidad y considera que existen otros factores, como las condiciones medioambientales, que pueden ser determinantes en el establecimiento y sobrevivencia de las plantas. Una discusión más completa a este tema se puede encontrar en Clark & Clark (1984), donde se analizan las evidencias en contra y a favor de la hipótesis Janzen-Connell.

Esta descripción de antecedentes conceptuales sirve como marco de referencia para describir la presente investigación que involucra una planta tropical con características afines al término de nómada (sensu Martínez-Ramos, 1985), que interactúa con un fitófago que la consume en abundancia y que podría estar afectando o en parte determinando el comportamiento demográfico de aquella y que puede haber sido, tal vez, responsable de algunas de las características (por ejemplo químicas o fenológicas) de la misma.

DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO

La zona de trabajo de campo del presente estudio se ubica en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" Veracruz, dependiente del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, al Sureste del Estado de Veracruz, en la región de la llamada Sierra de Los Tuxtlas. Su situación geográfica está aproximadamente entre los 18 grados 30 minutos de latitud norte y los 95 grados 4 minutos de longitud oeste (Lot-Helgueras, 1976) (Fig. 3).

Clima

En general el clima de la región de Los Tuxtlas, comprende variaciones del tipo "A" de la clasificación de Köppen (García, 1973). En particular, el clima del área de la estación de Los Tuxtlas pertenece al subtipo Af(m). Este tipo de clima se caracteriza por ser el más húmedo de los cálido-húmedos, con una temperatura media anual mayor de 22 grados centígrados y lluvias todo el año; el mes más frío es Enero (17 grados centígrados promedio). Los nortes (vientos del norte, que traen gran cantidad de lluvia), resultan del desplazamiento de masas de aire continental hacia el Golfo de México, que producen bajas temperaturas de Diciembre a Febrero y suman aproximadamente el 15% de la precipitación anual (Sarukhán, 1978).

La estación meteorológica de Coyame, situada a 15 Km al sureste de la Estación de Biología, reporta una temperatura media anual de 23.4 grados centígrados y una precipitación pluvial de 4500 mm; el clima de Coyame no difiere mucho con el de la Estación de Biología "Los Tuxtlas" (Soto, 1976) (Fig. 4).

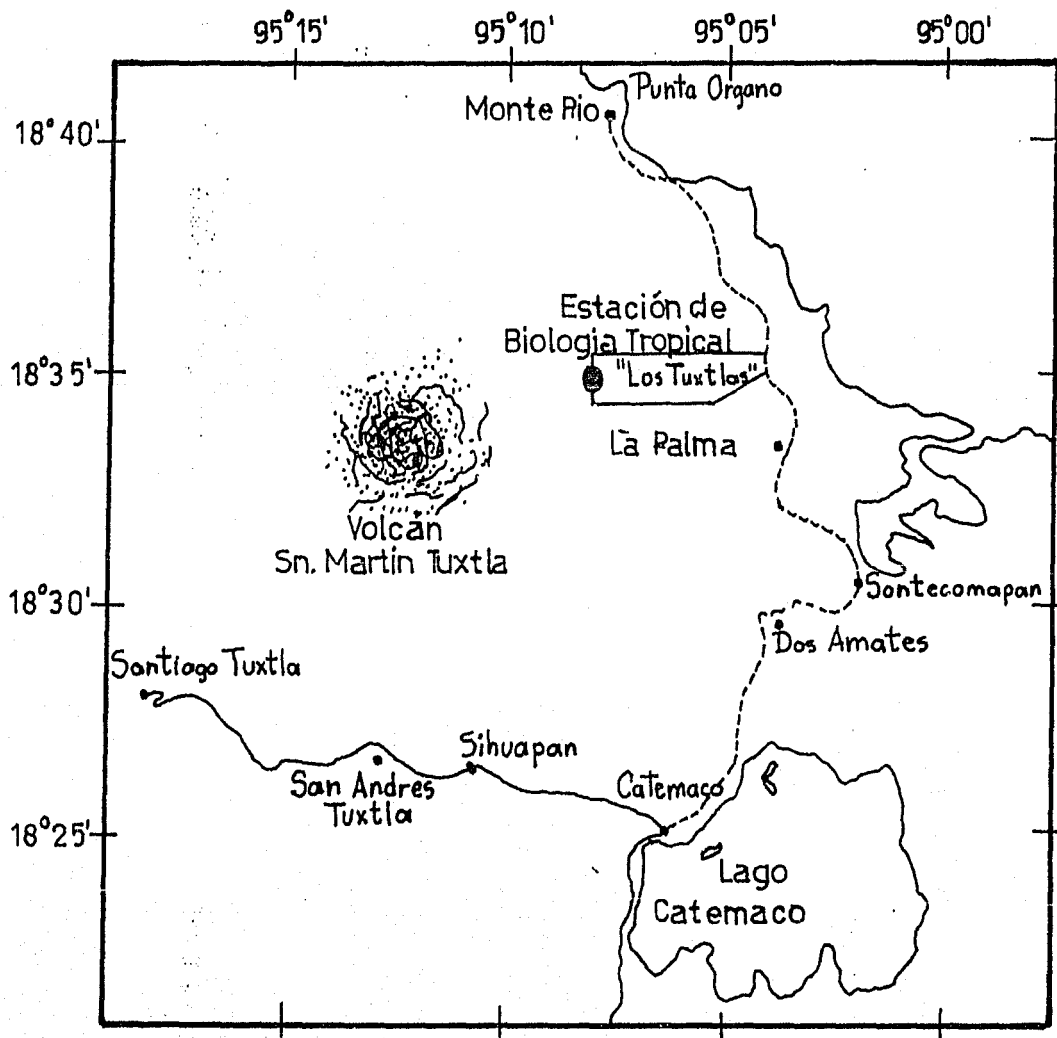


Fig 3 Localización de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" (tomado de Lot-Helgueras, 1976).

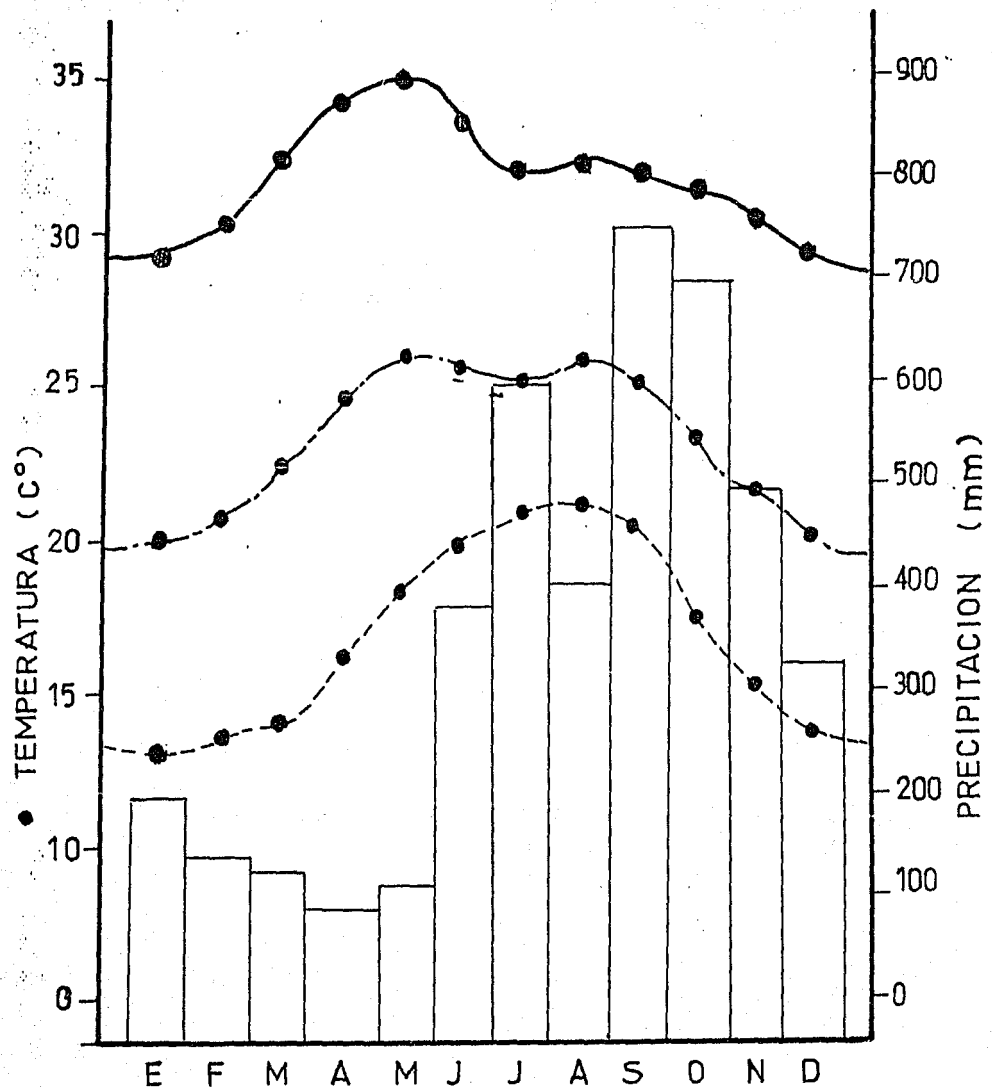


Fig.4 Climograma de la Estación meteorológica de Coyame, Ver. (—●—), temperatura máxima; (---●---), temperatura promedio; (-.-.-●-.-.-), temperatura mínima (tomado de Soto, 1976).

Vegetación

La superficie que comprende la Estación, está cubierta en su mayoría por el tipo de vegetación de selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X., 1963).

La estructura y composición florística de la selva, en la estación, varían de acuerdo con la altitud y el grado de perturbación de la vegetación. Para la región de Los Tuxtlas han sido hechas descripciones generales de la vegetación por Gómez-Pompa (1978) y Rzedowsky (1978). Flores (1976), Carabias (1979), Martínez-Ramos (1980) y Oyama (1984) han hecho estudios sobre la estructura y composición de la comunidad vegetal para la Estación de Biología.

La estructura vertical, está formada por tres estratos arbóreos los cuales no siempre son fácilmente discernibles. El estrato superior (20-30 o más m de altura), se encuentra representado por especies como Nectandra ambigens, Brosimum alicatsrum, Poulsenia armata, Pterocarpus rohrii, Bernoullia flamea, Cordia alliodora, Cordia megalantha, Spondias radlkolferii, Ficus spp. y Omphalea oleifera, entre otras. En el estrato medio (10-20 m), son abundantes: Pseudolmedia oxyphyllaria, Quararibea funebris, Faramea occidentalis y Stemmademia donnell-smithii. Para el estrato inferior (por debajo de los 10 m de altura), la especie dominante es Astrocaryum mexicanum (Piñero et al, 1977); pero también son comunes: Trophis racemosa, Chamaedorea tepejilote, Trichilia moscata, Croton nitens (Ibarra-Manríquez, 1985).

Características de la interacción *Omphalea oleifera*-*Urania fulgens*

-Los componentes

Omphalea oleifera. Existen varias especies del género Omphalea (Euphorbiaceae) reportadas para los neotrópicos; varias de estas son lianas y algunos árboles. Se distribuye desde Brasil hasta México en América y se le encuentra también en el extremo oriental de Tanzania, Madagascar, Papúa y el sur de Filipinas (Smith, 1983). Johnston (en Smith, 1982) describe las características generales del género, señalando que presenta frutos del

tamaño de un durazno con tres semillas de color negro, hojas grandes y cordiformes. Smith (op. cit.) menciona que en algunas regiones de América Central, las semillas de Omphalea son comidas por el hombre e incluso, en El Salvador, árboles de Omphalea oleifera son cultivados con este fin. Omphalea triandra, también un árbol, ha sido introducido en Haití para darle este uso (Adams, en Smith, 1982). Las especies comunes en América son: Omphalea diandra, Omphalea triandra y Omphalea oleifera, ésta última se encuentra en México.

Urania fulgens. Es ésta una palomilla diurna (Lepidoptera, Uraniidae), cuyo adulto semeja una mariposa del tipo de papilio, de colas angostas y rayadas. Es negra con franjas iridiscentes longitudinales de color verde en cada ala. Los sexos pueden distinguirse fácilmente: las hembras son más grandes, pesan de 0.9-1.3 g y los machos de 0.2-0.3 g, y estos últimos son voladores más poderosos (Smith, 1982). Urania está restringida al neotrópico, pero la subfamilia se extiende desde el Africa oriental, el sur de Filipinas, Papúa, Nueva Guinea y Norte de Australia. Esta distribución refleja la del recurso alimenticio de sus larvas: plantas del género Omphalea (Smith, 1982).

-La interacción.

Smith (op. cit.) menciona que ha observado durante 10 años, individuos de Omphalea diandra en Panamá, Surinam, Venezuela y Costa Rica, y concluye que, salvo el hombre y quizás otros mamíferos que comen sus semillas, ningún fitófago come las hojas de O. oleifera excepto las larvas de Urania fulgens. Varios hemípteros succionan los tallos y algunos crisomélidos comen ocasionalmente las hojas jóvenes. En Los Tuxtlas, con excepción de las hormigas Atta cephalotes y una larva de lepidóptero (aún no identificado) cultivada por A. Ibarra y R. Dirzo (com.pers.), pocos insectos comen las hojas de O. oleifera y aparentemente las larvas de U. fulgens no comen ninguna otra planta; conclusión a la que se llegó, después de ofrecer a las larvas hojas de otras 11 especies de Euphorbiaceae. En un ensayo reciente con vertebrados herbívoros típicos de la zona, se encontró que el follaje también es inaceptable a estos animales (incluyéndose entre

ellos el venado cola blanca y el tapir (R. Dirzo y A. Miranda, com. pers.). Por otro lado, el hecho de que la distribución de Urania sea la misma que la de Omphalea apoya la suposición de que la primera depende de esta última (Smith, 1983).

Una característica de Urania es la realización de vuelos migratorios desde América Central hasta Veracruz (México), donde las hembras ovipositan sobre las hojas de individuos adultos de O. oleifera, de las cuales se alimentan las larvas al emerger. Estas, presentan al principio hábitos gregarios pudiendo encontrarse en cantidades espectaculares en una sola planta y llegando a producir defoliaciones totales en estas. Una vez que las larvas alcanzan el estadio adulto realizan la migración de regreso a América Central, aunque siempre queda una pequeña parte de la población en forma permanente.

Las larvas de Urania, una vez que han terminado con una hoja, ante la amenaza de algún depredador, presencia de hormigas (las cuales son atraídas por los nectarios que se encuentran en la base del pecíolo y en el borde de la lámina foliar) o movimientos bruscos en el follaje, pueden descender rápidamente por un hilo que secretan hasta llegar a otra hoja o bien regresan a su punto de partida comiendo el hilo (L.M. Mota, com. pers.)

Por otra parte, Omphalea oleifera muestra 7 tipos diferentes de daño por insectos en plántulas (Dirzo, 1984a); sin embargo la mayor parte del daño es causado por larvas de Urania fulgens durante los períodos de arribo y permanencia en la zona de los Tuxtlas en Veracruz; este tipo de daño es característico y puede ser fácilmente reconocible: al inicio del desarrollo larval, aparece en forma de raspado sobre la superficie foliar, posteriormente, conforme estas crecen y su aparato bucal es más poderoso se puede apreciar hojas a las que se le ha removido parte de su tejido, llegando a quedar, en ocasiones sólo el pecíolo. Sin embargo es posible que al haber agotado todo el tejido foliar de un árbol, las larvas de U. fulgens continúen con los pecíolos y en muchas ocasiones hasta con los primordios florales si los hay. Cabe señalar que aunque me he referido al tipo de daño en árboles, este se presenta en la misma forma en todos los estadios de

vida de O. oleifera (plántulas, juveniles y adultos).

Sitio de estudio

La totalidad del trabajo de campo se llevó a cabo dentro del área del censo de vegetación que se realiza actualmente en la Estación de Biología tropical "Los Tuxtlas" y que comprende un total de 4 hectáreas como proyecto a censar y del cual se tienen hasta el momento 2 hectáreas. Las cuatro hectáreas forman un gran rectángulo de 110 x 370 m con una orientación Este-Oeste. Se aprovechó el estacado que delimita cuadros de 10 x 10 m dentro de las 4 hectáreas (ver mapa en apéndice II). La población de Omphalea oleifera que quedó dentro de la misma se dividió de la siguiente manera:

a) Plántulas

Se establecieron tres sitios permanentes de observación en diferentes lugares dentro de la selva. Se consideraron para tal efecto zonas que presentaran una alta densidad de plántulas y se delimitaron transectos de 2 x 10 metros. El primer sitio presenta una orientación Noroeste-Sureste; el segundo, una orientación Este-Oeste y el tercero se encuentra orientado en Noroeste-Sureste. Tal orientación está en función de la distribución de las plantas en el terreno.

b) Juveniles

Se tomaron 2.5 hectáreas de las cuatro del censo de vegetación, con una orientación Sur-Norte, siguiendo el curso del censo. Al igual que los adultos, se tomaron en cuenta los individuos que estuvieran dentro del área marcada (delimitada) para el registro de vegetación, con el objeto de aprovechar el estacado ya existente.

c) Adultos

Los individuos adultos de Omphalea oleifera quedaron incluidos dentro de los límites de las cuatro hectáreas del censo de vegetación.

Elección de los individuos

Los criterios para categorizar a los individuos en plántulas, juveniles o adultos fueron los siguientes (Fig.5): se consideraron plántulas aquellos individuos que no alcanzaran un PAP (perímetro a la altura del pecho - aproximadamente 1.3 m. de altura-) mayor de 1.0 cm. Los juveniles mostraban un PAP mayor de 1.0 cm y rebasaban los 1.3 m de altura. Los adultos fueron todos los individuos reproductivos.

METODOS DE CAMPO Y ANALISIS DE DATOS

La metodología para obtener datos demográficos se expone simultáneamente con la encaminada a obtener datos de herbivoría, así como los métodos de análisis de los mismos.

El método de estudio consistió primero, en establecer estadios reconocibles dentro del ciclo de vida (a los cuales llamaremos categorías, ver Fig. 5) de Omphalea pleifera y, segundo, el establecimiento de sitios permanentes de estudio (ver sitio de estudio y elección de los individuos). Una vez establecidas las categorías y los sitios permanentes, se procedió a hacer registros periódicos de la siguiente manera (repitiéndose el proceso cada dos meses en forma general, iniciando en marzo de 1984 y terminando en marzo de 1986):

a) Plántulas

Los sitios de plántulas fueron delimitados con cinta "flagging" en transectos de 2 x 10 m. Las plántulas se marcaron con una etiqueta de cinta DYMO atada con hilo nylon, en la que se inscribió un número para poder identificarlas posteriormente. A cada plántula se le midió la longitud del suelo al ápice con una cinta "Stanley" tipo "Powerlock P3ME". Se estimó la herbivoría a cada hoja, asignandosele categorías de la siguiente manera: se incluyeron en categoría "0", las hojas que no tenían ningún daño; en "1", aquellas cuyo daño se encontraba entre 1 y 25% de remoción de área foliar; en "2", las que presentaban entre 26 y 50% de daño; la categoría "3" incluía hojas con 51 a 75% de área foliar removida y la "4", a todas las que tenían del 76 al 100% de área perdida (Fig.6).

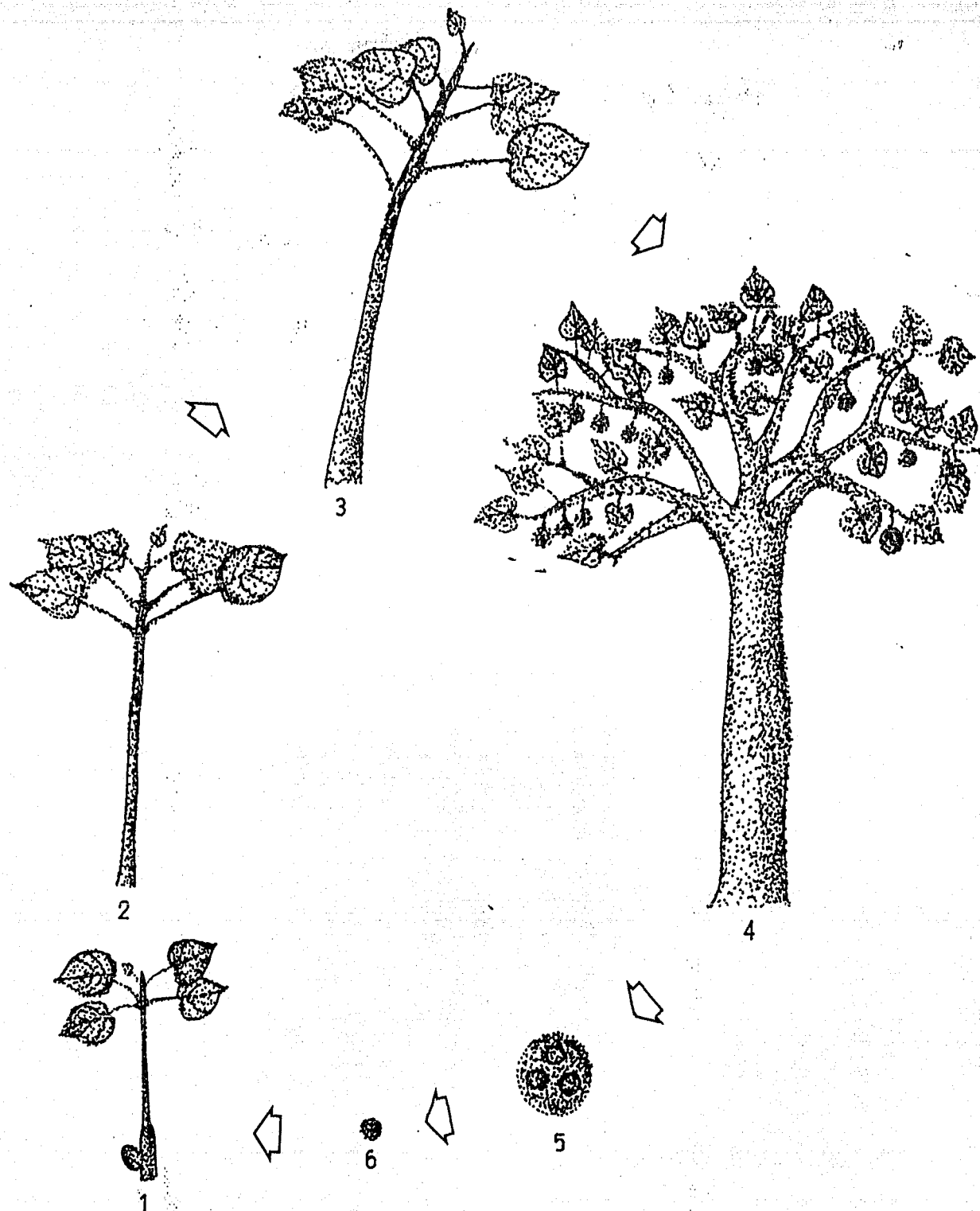


Fig.5 Estadios del ciclo de vida de *Omphalea oleifera*.
 1 y 2, plántulas (PAP $<$ 1cm y altura $<$ 1.3 m);
 3, juveniles (PAP \geq 1 cm y altura \geq 1.3 m);
 4, adultos (todos los individuos reproductivos);
 5, fruto, generalmente con tres semillas; 6, semilla.

El proceso anterior se repitió cada dos meses. De la misma manera se registraron las plántulas muertas. Así fue como se obtuvieron datos sobre: crecimiento, sobrevivencia e índices de herbivoría. Este último se obtiene de la siguiente forma según Dirzo (1980): supongase una planta que tiene 4 hojas distribuidas en las categorías de daño (establecidas anteriormente) de la siguiente manera: una en daño "0", otra en daño "1", otra en daño "2" y la última en daño "3". Se multiplica entonces, el número de hojas en "0" por cero; en este caso 1×0 ; el número de hojas en "1" por uno (1×1); el número de hojas en "2" por 2 (1×2); el número de hojas en "3" por tres (1×3) y el número de hojas en "4" por cuatro (en este caso, 0×4). Enseguida los productos se suman:

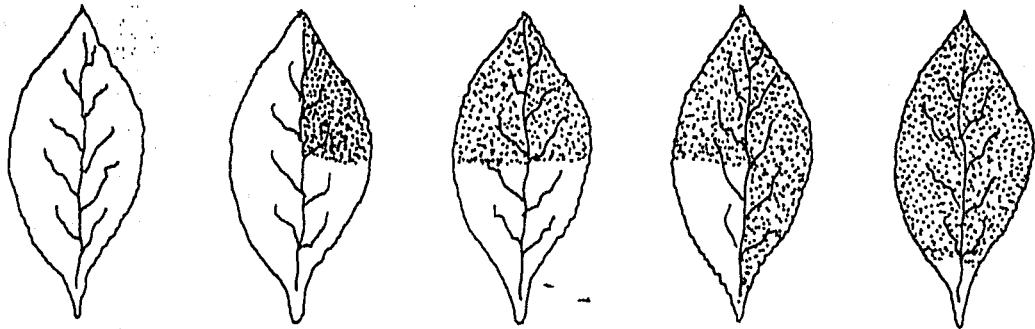
$$(1 \times 0) + (1 \times 1) + (1 \times 2) + (1 \times 3) + (0 \times 4) = 6$$

La sumatoria se divide entre el número total de hojas (que es 4): $6/4 = 1.5$ (ca. hasta 37.5% de daño), este es el índice de herbivoría de éste individuo. Los índices de herbivoría se analizaron de la siguiente manera: i) Por sitio y fecha, se elaboraron histogramas de frecuencias de índices de herbivoría, lo cual da una idea de cómo varía ésta en el tiempo y en cada sitio de observación. ii) Una comparación de la herbivoría acumulada por sitio durante el tiempo de estudio mediante un análisis de varianza (ANOVA) de una vía (Zar, 1974; NCSS, paquete estadístico para PC).

Con los datos de sobrevivencia se elaboró una curva para cada sitio y se hizo un análisis de regresión con el fin de encontrar la ecuación que describiera ésta. También se compararon las pendientes de cada curva de sobrevivencia utilizando una prueba de "Logrank" (Pyke & Thompson, 1986). Además, una curva de sobrevivencia general (tres sitios) con el objeto de describir el patrón de sobrevivencia global de la población de plántulas.

También en cada sitio de plántulas se estimó la cantidad de luz, utilizando un método propuesto por Dawkins & Field (1978). Se establecieron cinco categorías de luminosidad; la 5 corresponde a aquellas plántulas que reciben luz por una abertura en el dosel de por lo menos 90 grados de amplitud; en 4 se encuentran aquellas plántulas

CATEGORIAS DE DAÑO



C.D.	0	1	2	3	4
% A.F.R.	0	1-25	26-50	51-75	76-100

AREA REMOVIDA
 AREA NO DAÑADA

$$I.H. = \frac{\sum_{i=0}^{i=4} (H_i)(i)}{n}$$

Fig.6 Categorías de daño foliar (C.D.) y porcentaje del área foliar removida (A.F.R.) correspondiente a cada una. El índice de herbivoría (I.H.) de un individuo, se obtiene considerando la sumatoria (Σ) de los productos del número de hojas (H_i) por categoría (i) en que se encuentran, entre el número total de hojas (n) de la planta (modificado de Núñez-Farfán, 1985).

que reciben luz por una abertura en el dosel en forma de cilindro y esa luz ilumina por lo menos el 90% de terreno en el que se encuentra(n) la(s) plántula(s). En la categoría 3, la luz que reciben las plántulas es a través de una abertura cilíndrica en el dosel (igual que en la clase anterior) y el área de suelo iluminada es menor del 90%. La clase 2 puede subdividirse en 2.5, 2 y 1.5, ésta subdivisión se hace de acuerdo a comparaciones de diferentes situaciones de plántulas; en esta clase la luz llega oblicuamente (por un lado). La 1 es la categoría en la que se encuentran plántulas que no reciben luz por arriba ni oblicuamente. La estimación fué realizada por tres personas y en 5 diferentes lugares de cada sitio de observación permanente, estos se promediaron dando 5 valores de luminosidad para cada sitio y se hizo una comparación entre sitios mediante una prueba de Kruskal-Wallis por rangos (Zar, 1974; Daniel, 1978).

b) Juveniles

Los juveniles se marcaron con etiquetas de cinta DYMO de la misma forma que en las plántulas, y la estimación de la herbivoría también fué igual. Con estos datos se elaboraron histogramas de frecuencias de índices de herbivoría por cada fecha de registro, del mismo modo que en plántulas, con el objeto de observar el patrón de herbivoría en esta etapa. También mediante un análisis de varianza (ANOVA), se comparó la herbivoría acumulada de los juveniles contra la de plántulas y adultos (NCSS; Zar, 1974).

Otra medición que se practicó en los juveniles fué el PAP con una cinta marca "PROD" serie MR7. En la primera medición se marcó el punto específico del individuo en el que se había tomado el dato, con pintura de aceite y las mediciones subsecuentes se registraron en el mismo lugar. De la misma manera se midió el DAP (diámetro a la altura del pecho), con un vernier "DBGM", a todos aquellos individuos cuyo diámetro máximo no excediera de los 15 cm, dadas las dimensiones del vernier. Además la altura se midió con una cinta "Stanley" tipo "Powerlock PSME". Tanto la altura como el PAP y el DAP se midieron en tres ocasiones durante los dos años que duró el estudio debido a que los registros mensuales no mostraban cambios sensibles. De esta forma se obtuvieron

los incrementos en PAP y altura por individuo y se compararon los del período Julio 1984-Marzo 1985 contra los de Marzo 1985-Diciembre 1985 mediante una prueba de "t" (NCSS; Zar, 1974; Scheffler, 1981).

El número de individuos juveniles sobrevivientes en cada registro se utilizó en la elaboración de una curva de sobrevivencia para este estadio, posteriormente por medio de un análisis de regresión se calculó la ecuación que la describe.

c) Adultos

Considerados como individuos reproductivos, a los adultos se le contaron el número de frutos cada dos meses y se registró presencia o ausencia de flores. La cuantificación del número de frutos por individuo por año se utilizó en un análisis de correlación entre la fecundidad y la herbivoría y la fecundidad y el crecimiento, así como entre el tamaño y la fecundidad del individuo; también este dato se utilizó en la elaboración de la tabla de vida de O. oleifera. La estimación de la herbivoría se realizó categorizando a todas las hojas que aparecían en cinco campos visuales (al azar) de binoculares, observando las copas de cada árbol de Omphalea oleifera. Con los índices de herbivoría por individuo y fecha, se construyeron histogramas de frecuencias de índices de herbivoría con la finalidad de obtener el patrón de esta en los adultos.

Del mismo modo que en los juveniles, el PAP fué medido y la altura fué obtenida tomando como base los datos del censo de las 4 hectáreas. Ambas medidas se registraron tres veces en dos años por las razones anteriormente citadas. Los incrementos en PAP de Julio-1984 a Marzo-1985 se compararon con los de Marzo-1985 a Diciembre-1985 utilizando una prueba de "t" (Zar, 1974). A estos incrementos se le practicó un análisis de correlación con herbivoría y fecundidad (NCSS; Zar, 1974).

De estos registros se obtuvieron datos acerca de la sobrevivencia, crecimiento, herbivoría, reproducción y el patrón fenológico global, tanto de la planta per se, como del curso de la herbivoría a lo largo de 2 años.

Análisis del patrón de distribución espacial de *Omphalea oleifera*

Al iniciar el estudio en marzo de 1984, se hizo un mapa con la localización exacta de cada individuo de *O. oleifera* en 2.5 hectáreas, con el fin de conocer el tipo de distribución que presenta cada estadio y facilitar su localización posteriormente. Para obtener el patrón de distribución de cada estadio (plántulas, juveniles y reproductivos), se dividió el área de estudio en cuadros de diferentes tamaños (2, 5, 10 y 20 metros cuadrados) con el objeto de observar el efecto del tamaño de unidad de muestra; los datos obtenidos se compararon con los de una distribución de Poisson mediante una prueba de Ji cuadrada (Poole, 1974). Asimismo para detectar a qué escala se da el patrón de agregación se utilizó el método de los cuadrados medios y doblaje del tamaño de unidad de muestra (Goldsmith & Harrison, 1976). También con el fin de probar la hipótesis Janzen-Connell (ver introducción y antecedentes), se trazaron sobre el mapa, círculos concéntricos (cada círculo medía 1 metro de radio más con respecto al inmediato anterior) alrededor de cada árbol mapeado de *O. oleifera* y se cuantificó el número de juveniles y plántulas, y a qué distancia se encontraban en relación al árbol más cercano (presumiblemente su progenitor, dada la poca dispersión que tienen las semillas de *O. oleifera*). Utilizando una prueba de "t" para medianas (ver Daniel, 1978), se compararon las distancias de plántulas y juveniles respecto al árbol progenitor.

Elaboración de la tabla de vida de *Omphalea oleifera* y análisis del crecimiento poblacional

Con los datos de sobrevivencia, crecimiento, producción de frutos, se elaboró una tabla de vida a partir de la cual se obtuvo la matriz de Leftkovich de probabilidades de transición con el fin de obtener el valor de λ (lambda: valor de crecimiento finito de la población; si este valor es menor a 1, se sugiere que la población está

decreciendo, si es igual a 1, la población está en el equilibrio y si es mayor a 1, la población está creciendo), la estructura de la población en el equilibrio y un análisis de sensibilidad, con el fin de evaluar cómo algunos cambios o perturbaciones pequeñas en la matriz afectan el valor de λ . Se conoce como el parámetro más sensible a aquel que produce un cambio mayor en λ , es decir, qué categoría de edad tiene un efecto mayor sobre la tasa de crecimiento de la población. (Hartshorn, 1975).

RESULTADOS

Estructura de tamaños

En las Figuras 7 y 8, se presentan las distribuciones de frecuencias de alturas y DAP de D. oleifera. Puede observarse una gran cantidad de plántulas y juveniles y una cantidad mucho menor de adultos. También existen algunas clases con una cantidad de individuos mayor a la clase que le precede. Esto indica que probablemente se requiere un muestreo más extensivo para captar individuos de todas las clases de altura. No obstante, puede apreciarse que no existe una estratificación altitudinal bien definida en la población; si acaso, es de notarse que la población mantiene un banco de plántulas como reservorio de gran potencial regenerativo. Aunque existe una relación alométrica significativa entre el PAP y la altura, (regresión entre estos dos parámetros: $r=0.9466$, $Y= 7.089(X)-13.9003$; $P < 0.0001$, $n=128$), los histogramas de distribución de frecuencias de ambas variables son similares, aunque difieren en la representación relativa de individuos de clases intermedias.

Distribución espacial

El Cuadro 1 resume los tipos de distribución y las pruebas correspondientes para cada estadio de D. oleifera. Nótese que en los adultos con todos los tamaños de cuadro el cociente S^2/\bar{x} es menor de 1, y no difiere en forma significativa de la distribución de Poisson, por lo tanto, este análisis sugiere que los individuos adultos tienen una distribución azarosa. Claramente, esta es una situación que seguramente refleja, más que nada, una pobre adecuación del método de análisis, en particular cuando se aplica a individuos de ésta magnitud (ver Greig-Smith, 1983). Sin embargo, un análisis de cuadrados medios y doblaje de unidad de muestra (Goldsmith & Harrison, 1976) dió como resultado las escalas a las que se puede observar un patrón de agregación (Figs. 9 y 10) (ver más adelante). En juveniles y plántulas se observa un patrón de distribución agregado, aunque, como se esperaría, este es mucho más marcado en plántulas. Considerando que el cociente S^2/\bar{x} puede ser un

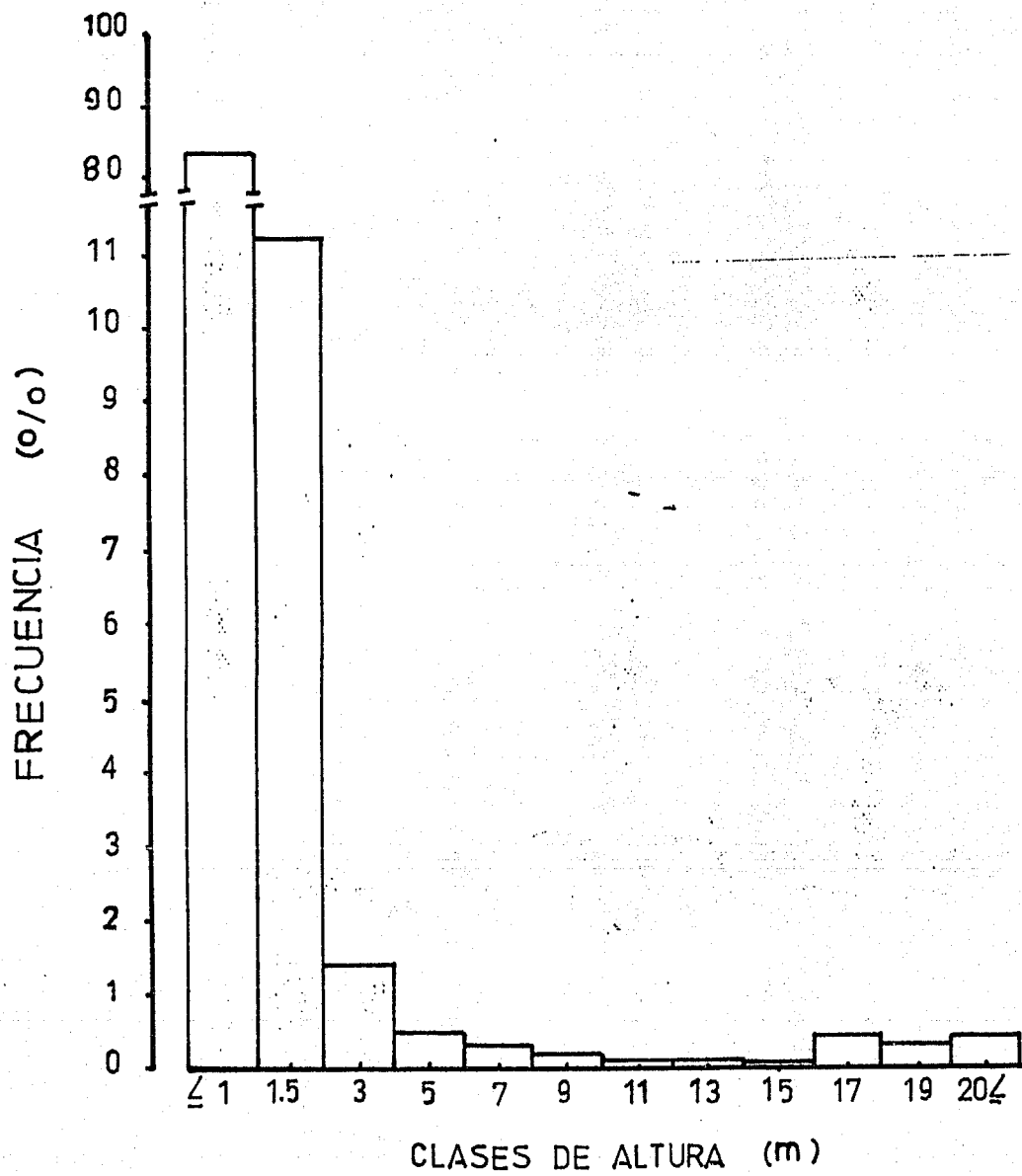


Fig. 7 Distribución de frecuencias de altura de *Omphalea oleifera* (se incluyen plántulas, juveniles y adultos) (N= 398)

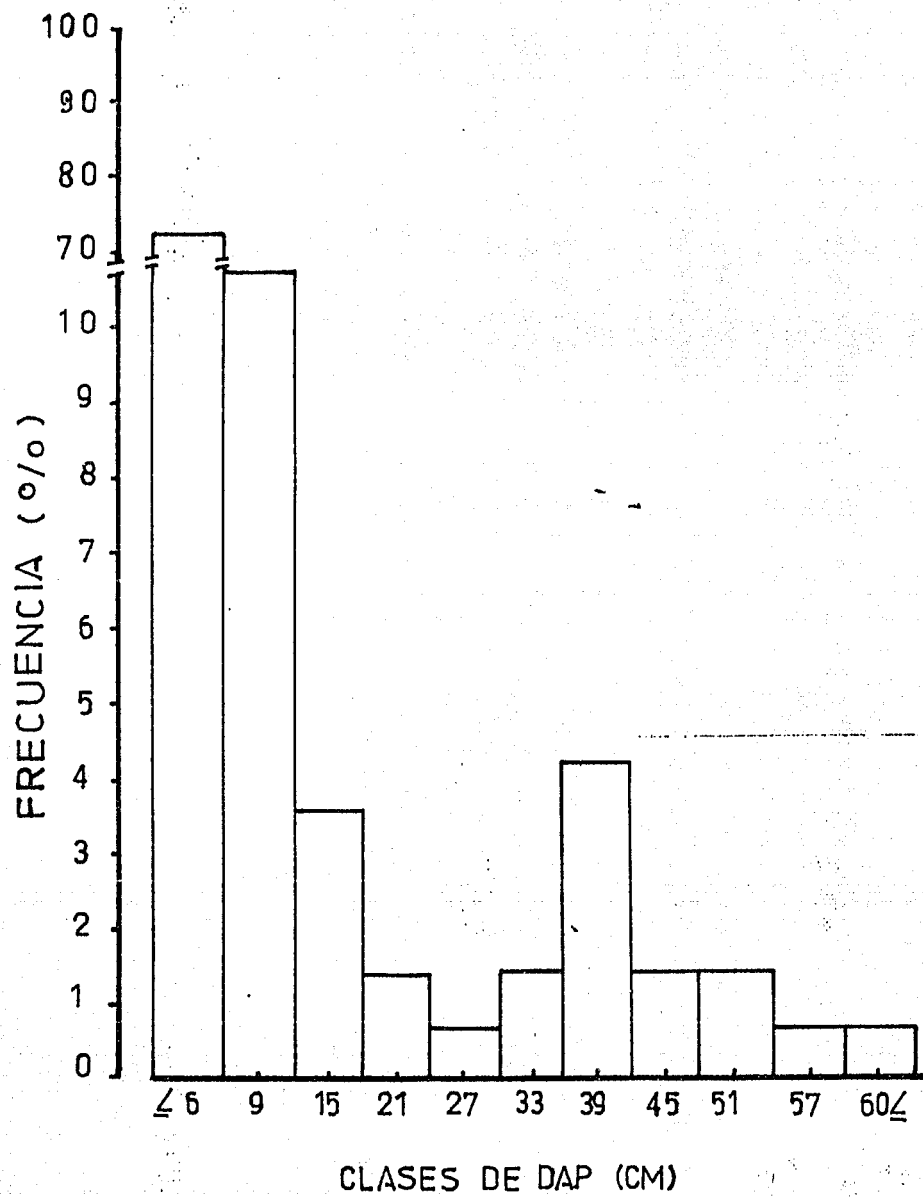


Fig 8 Distribución de frecuencias de DAP de individuos juveniles y adultos de *Omphalea oleifera* (N= 178)

CUADRO 1.- Análisis del patrón de agregación en plántulas, juveniles y adultos de Omphalea oleifera; comparando el cociente S^2/\bar{x} , contra una distribución de Poisson.

ADULTOS

Tamaño de cuadro	No. de cuadros	\bar{x} de inds. por cuadro	S^2/\bar{x}	χ^2	Distribución
2x2	6250	0,002	0,997	0.02211	n.s. aleatoria
5x5	1000	0.018	0,977	0.011	" "
10x10	250	0.07	0.95	0.1839	" "
20x20	62	0.29	0.93	0.0278	" "

JUVENILES

Tamaño de cuadro	No. de cuadros	\bar{x} de inds. por cuadro	S^2/\bar{x}	χ^2	Distribución
2x2	6250	0.01	3	$8.19 \times 10^{13}***$	agregada.
5x5	1000	0.127	4.56	$9.9 \times 10^{28}***$	"
10x10	250	0.48	9.05	$1.6 \times 10^{36}***$	"
20x20	62	1.95	16.8	$1.5 \times 10^{38}***$	"

PLANTULAS

Tamaño de cuadro	No. de cuadros	\bar{x} de inds. por cuadro	S^2/\bar{x}	χ^2	Distribución
2x2	6250	0.205	7.64	$4.9 \times 10^{38}***$	agregada.
5x5	1000	1.35	24.88	$2.2 \times 10^{81}***$	"
10x10	250	6.33	58.04	$3.5 \times 10^{122}***$	"
20x20	62	21.4	111.5	$7.18 \times 10^{155}***$	"

n.s. no significativo

*** $P < 0.001$

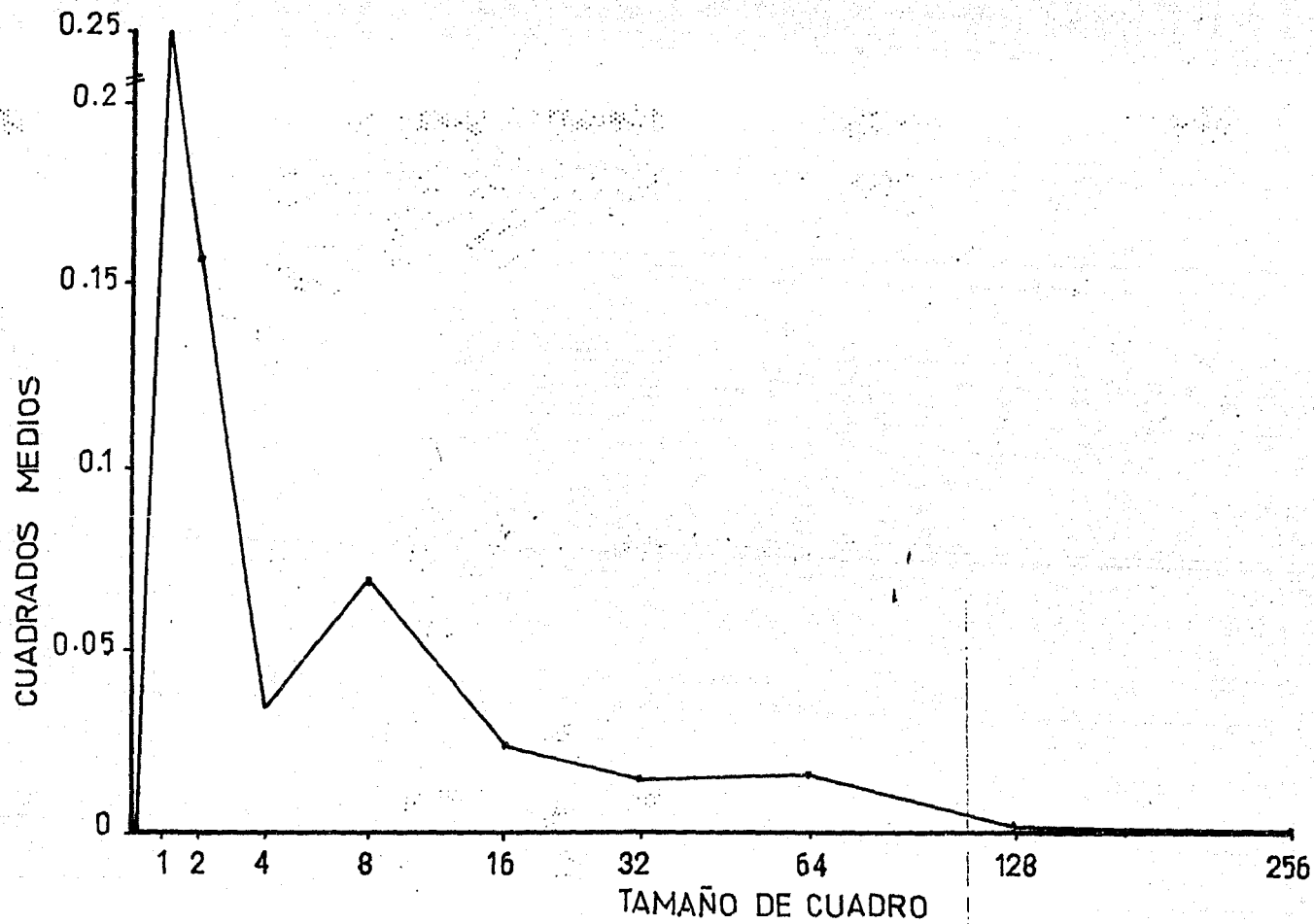


Fig.9 Patrón de agregación de adultos de *Omphalea oleifera*.
 Tamaño de unidad de muestra: cuadros de 10x10 m. Se observan tres picos que muestran la escala a la que se puede apreciar el patrón de agregación: 2, 8 y 64 veces el tamaño de unidad de muestra (ver metodología en Greig-Smith, 1972).

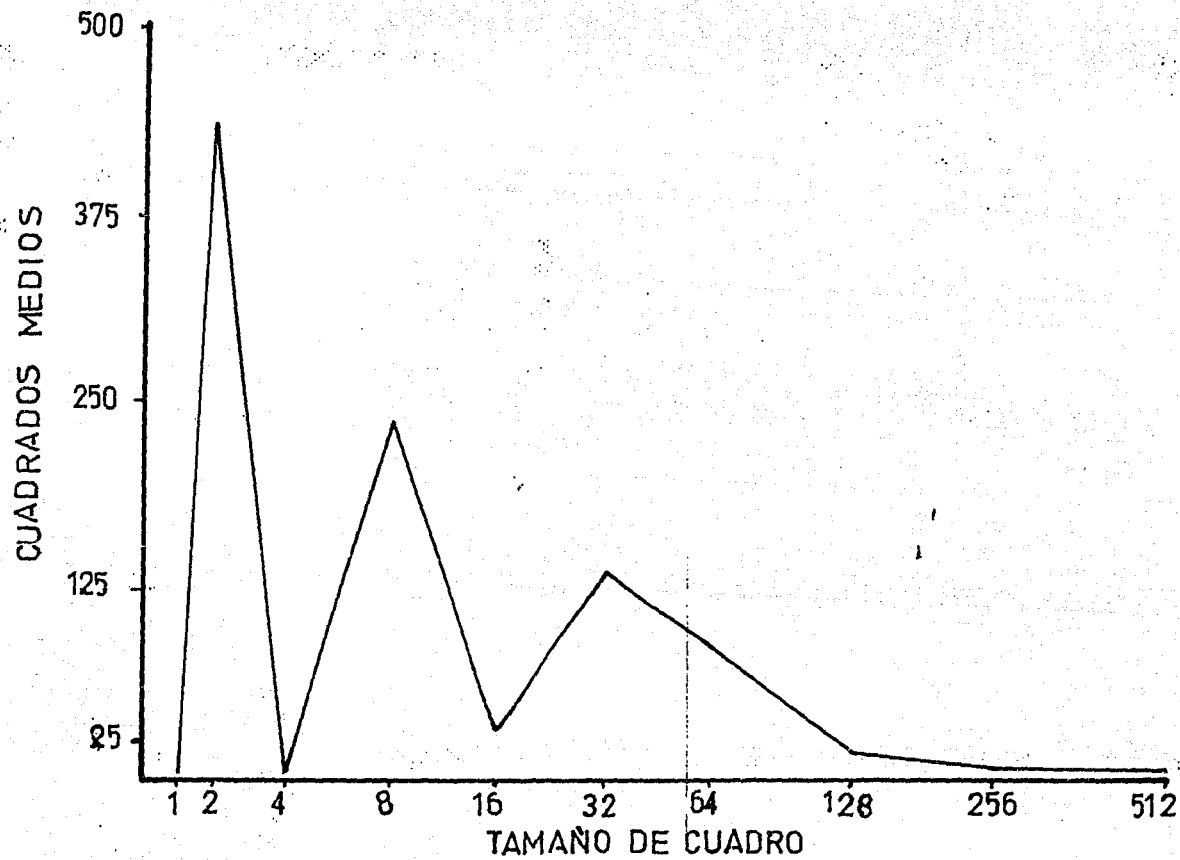


Fig.10 Patrón de agregación de juveniles de Omphalea oleifera. Tamaño de unidad de muestra= cuadros de 5x5 m. Aparecen tres picos, que muestran la escala a la que se puede apreciar el patrón de agregación : 2,8 y 32 veces el tamaño de la unidad de muestra.

reflejo de la intensidad de agregación de los individuos, se encuentran dos patrones evidentes: i) tanto para plántulas como para juveniles, la intensidad de agregación aumenta con el tamaño del cuadro; ii) en forma general, la intensidad de agregación disminuye en el orden plántulas > juveniles (los adultos, de hecho, ocuparían el tercer lugar en este gradiente de agregación). Para estas dos categorías de individuos, en particular, una escala esperable de ocurrencia del patrón de agregación, sería en relación a la presencia de individuos adultos reproductivos. Así, una observación del mapa de distribución de esta planta en el campo (ver apéndice II), muestra que los contagios de plántulas y juveniles ocurren en asociación a los árboles adultos, presumiblemente las plantas maternas.

Siguiendo la distribución de juveniles y plántulas, se determinó la densidad promedio de los mismos a diferentes distancias del árbol progenitor y se encontró que las plántulas (n=994) presentan una distancia mediana alrededor de el árbol progenitor de 7 m, mientras que en los juveniles es de 11, (Fig. 11). Una prueba de "t" para medianas (Daniel, 1978) detectó diferencias significativas entre las distancias medianas de plántulas y juveniles ($t = 186.03$, $P < 0.001$) respecto al árbol progenitor. Estos resultados sugieren un proceso de "espaciamiento dinámico" (ver Clark & Clark, 1984) creciente a través del tiempo.

Sobrevivencia

Los cursos de sobrevivencia a través del tiempo se presentan a continuación por estadio, plántulas, juveniles y adultos. En primer lugar, se presenta la sobrevivencia promedio para los tres sitios de observación permanente de plántulas (Fig. 12). Un análisis de regresión dió como resultado un patrón de mortalidad exponencial negativo, significativo ($r = 0.973$; $P < 0.001$ que se describe por la ecuación $\log Y = 1.9274 - 0.0235(X)$). Puede observarse la existencia de "pulsos" de mayor a menor mortalidad con respecto a la línea de ajuste; no obstante, no es posible definir la validez estadística de estas oscilaciones, ni tampoco puedo ofrecer al momento, una posible explicación biológica al respecto; claramente este es

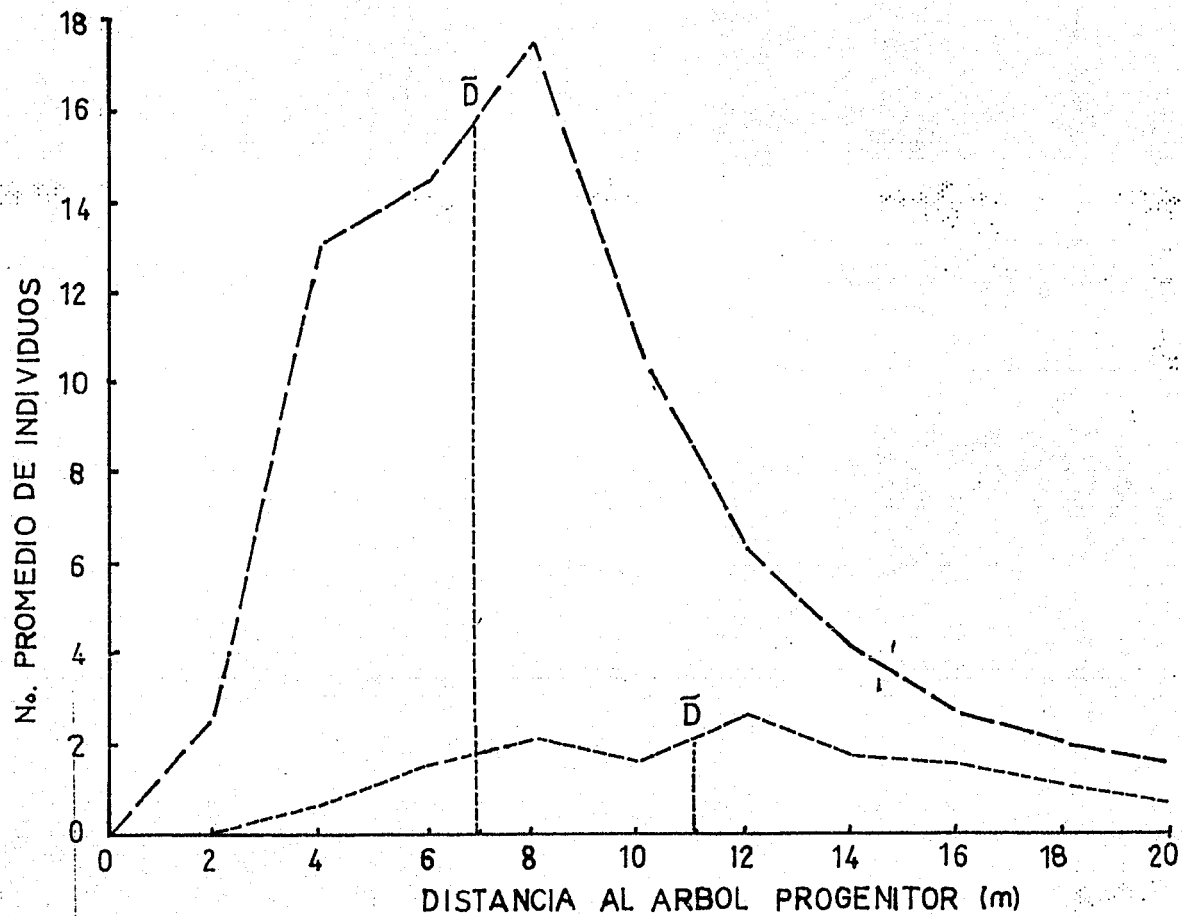


Fig.11 Distribución de plántulas (—) y juveniles (---) alrededor del árbol progenitor. Se señala la distancia mediana en la que se distribuye cada estadio. Una prueba de "t" para medianas detectó diferencia significativa entre ambas ($t = 186.03$, $P < 0.001$; \bar{D} mediana de plántulas $<$ \bar{D} mediana de juveniles).

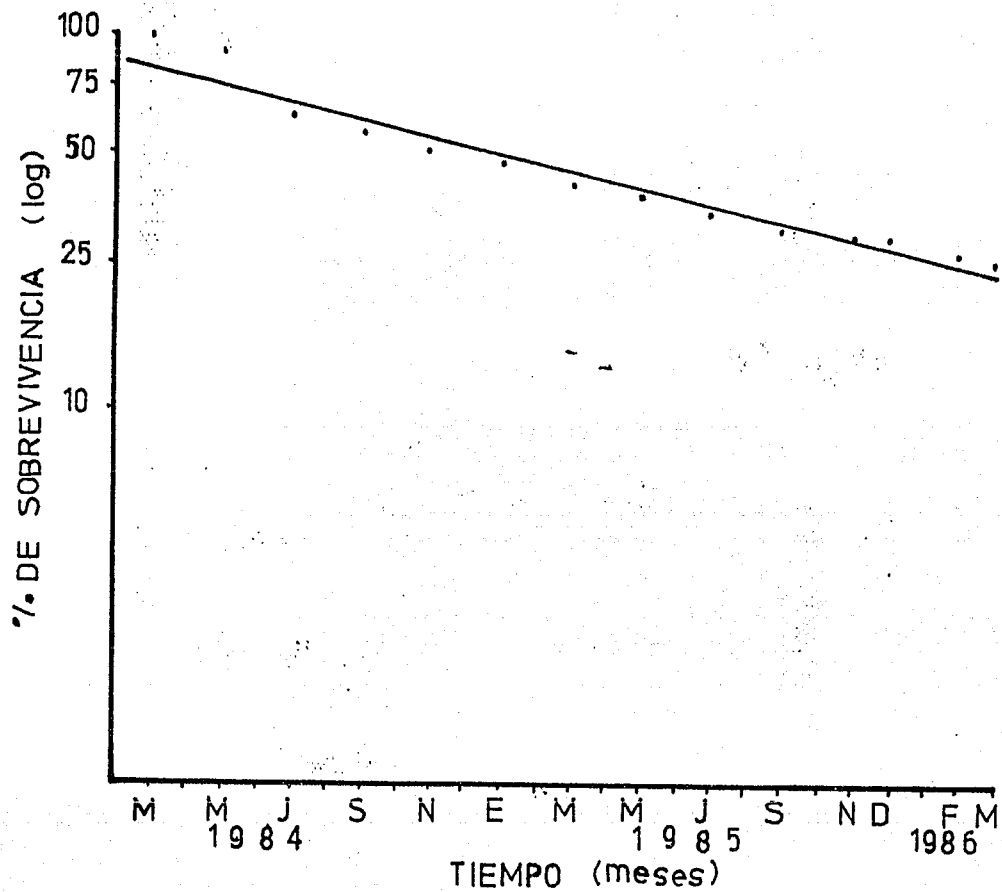


Fig.12 Curva general de sobrevivencia en plántulas de Omphalea oleifera. Se tomaron en cuenta las plántulas de los tres sitios. Los parámetros de la ecuación de regresión ajustada fueron: $\log Y = 1.93 - 0.0235 (x)$, donde x está dado en meses; $r = -0.9728$, $P < 0.001$. La sobrevivencia se siguió a partir de 282 individuos.

un punto que requiere un estudio subsecuente. En la Fig. 13, se muestran las curvas de sobrevivencia en plántulas para los tres sitios de estudio por separado. El sitio 2 presenta un riesgo mayor de mortalidad que los sitios 1 y 3. Una prueba de "Logrank" para comparar pendientes entre curvas de sobrevivencia (ver Pyke & Thompson, 1986, para metodología) detectó diferencias significativas entre el sitio 2 y los sitios 1 y 3 ($X^2 = 34.0248$, $P < 0.001$). Es de hacer notar que el sitio 2 es el que recibe menor cantidad de luz que los sitios 1 y 3 (ver Dawkins & Field, 1978, para metodología de estimación de cantidades de luz); una prueba de Kruskal-Wallis, mostró que existen diferencias significativas en la luminosidad de estos sitios ($H = 6.51$, $P < 0.05$), lo cual sugiere que probablemente exista una relación causal entre las condiciones lumínicas del medio y la sobrevivencia de las plántulas que se había sugerido en trabajos experimentales (p. ej. Dirzo, 1984b) (ver Fig. 2).

La Figura 14, muestra la curva de sobrevivencia de los juveniles, los cuales presentan una tasa de mortalidad prácticamente constante a través del tiempo. Un análisis de regresión dió como resultado un patrón de mortalidad exponencial negativo significativo ($\log Y = 2 - 0.0053(X)$), $r = -0.9928$, $P < 0.0001$).

Ninguno de los adultos presentaron mortalidad durante el tiempo de estudio. Conjuntando las tres figuras de sobrevivencia se construyó una curva compuesta (Fig. 15) que muestra, como se esperaría, un gradiente decreciente en el riesgo de mortalidad en el sentido de plántulas >> juveniles > adultos.

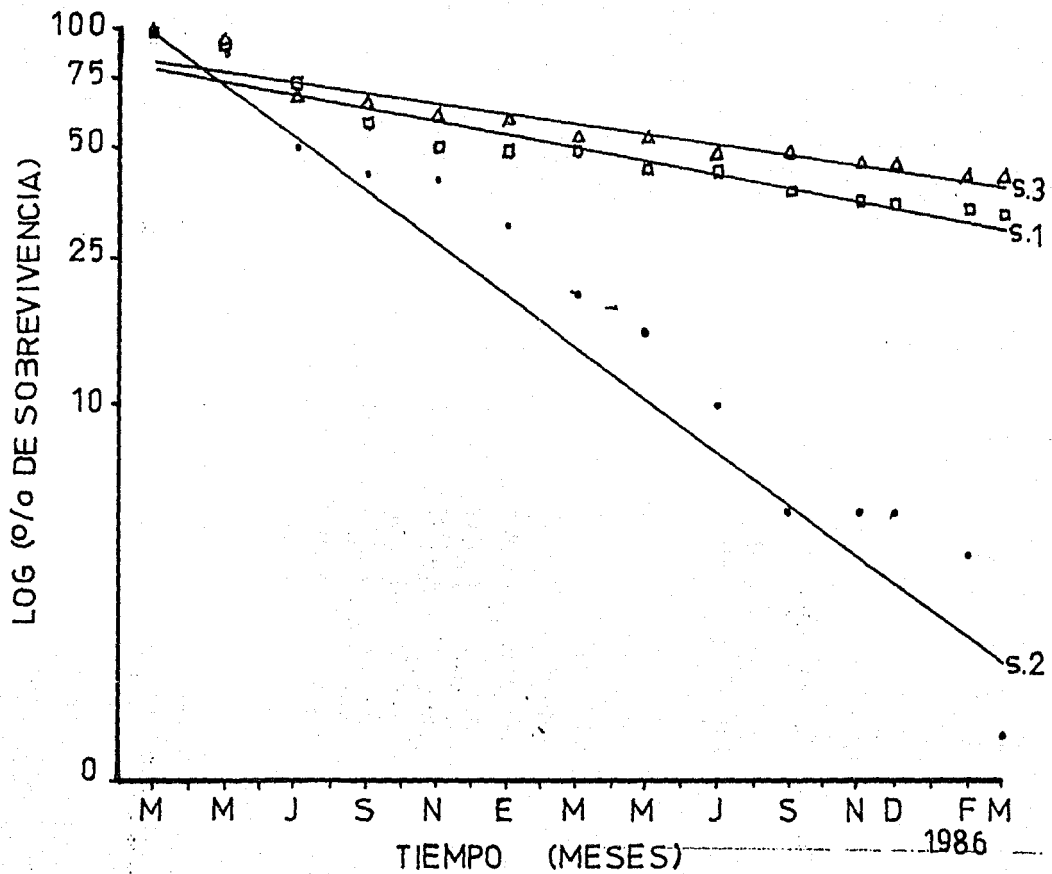


Fig.13 Curvas de sobrevivencia en plántulas de *O. oleifera* por sitios (□, S1; • S2; ▲ S3).- Una prueba de "logrank" para comparar pendientes entre curvas de sobrevivencia(Pyke D. A. & Thompson, J.N., 1986) muestra que no existe diferencia significativa entre las pendientes de los sitios 1 y 3 ($X^2=0.6998$, $gl=1$), mientras que estos difieren con el sitio 2 ($X^2= 34.0248$, $gl=1$, $P < 0.001$).

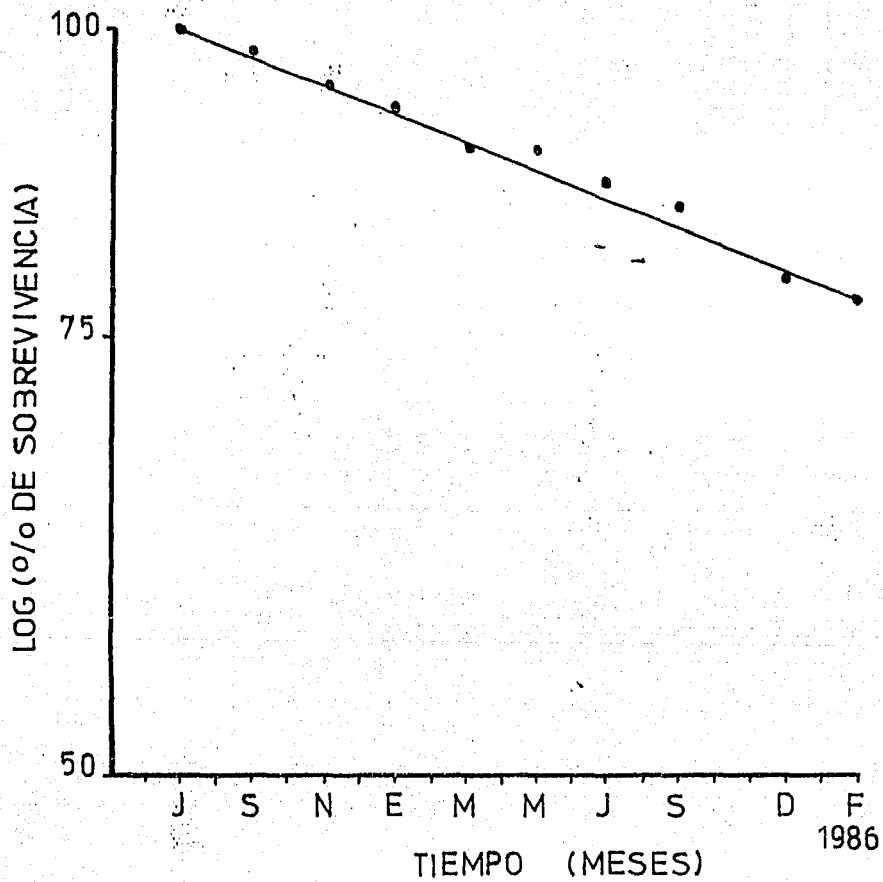


Fig.14 Curva de sobrevivencia de juveniles de O. oleifera. Los parámetros de la ecuación de regresión ajustada fueron : $-\log Y = 2 - 0.005 (x)$, las unidades de x están dadas en meses. La sobrevivencia se siguió a partir de 138 individuos juveniles ($r = -0.9928$; $P < 0.0001$).

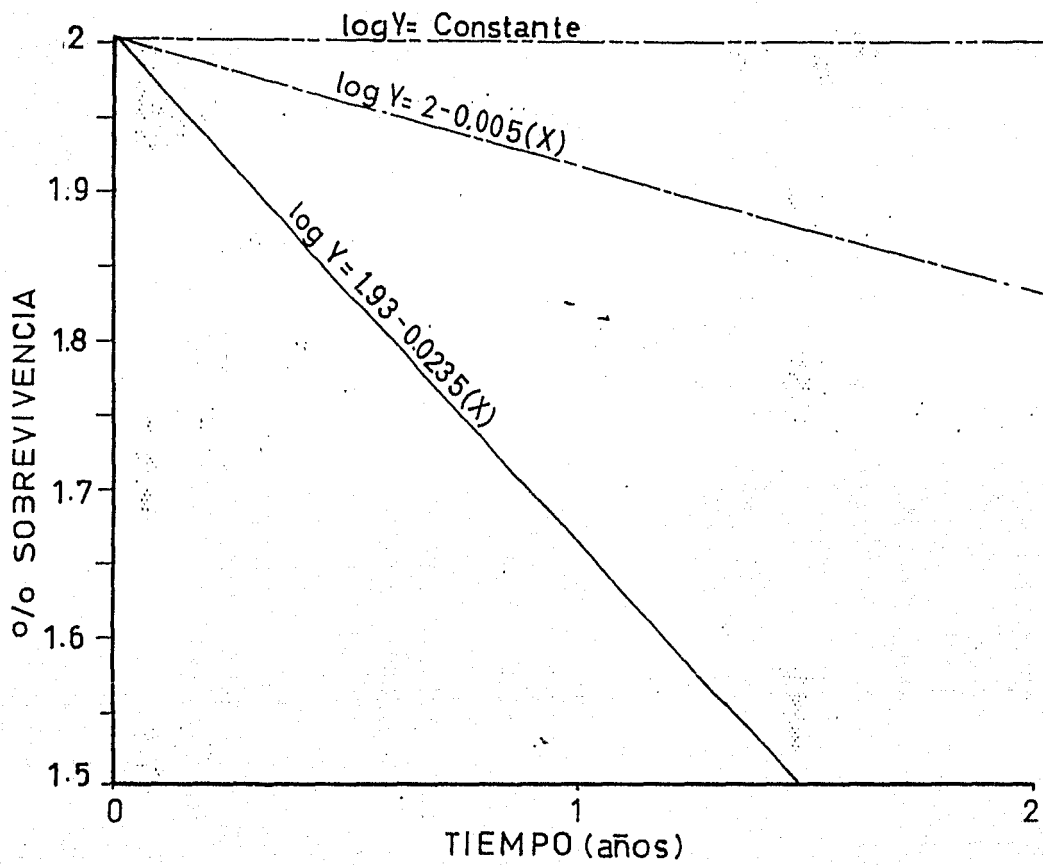


Fig.15 Curva de sobrevivencia de *Q. oleifera*. Las diferentes pendientes representan a cada estadio (—, plántulas; - - -, juveniles; - - - - -, adultos). La sobrevivencia de los individuos adultos permaneció sin alterarse durante el tiempo de estudio.

Crecimiento

En adultos se consideró únicamente el PAP como indicador del crecimiento por facilitarse su medición con mayor precisión que la altura. La Fig. 16 muestra que aunque hay una tendencia de aumento en el incremento de PAP en la segunda medición; tal diferencia no es significativa ($P > 0.1$). Durante el tiempo de estudio el incremento es mínimo (0.79 cm en promedio por individuo) y con gran variación entre individuos ($E.E = \pm 9.03$ cm), y en todo caso no detectable con los métodos empleados en este estudio.

Para los juveniles se consideraron el PAP y la altura como indicadores del crecimiento. Las Figs. 17 y 18, ilustran el incremento en PAP y altura; en ambos casos los incrementos difieren significativamente y se advierte un incremento mayor en 1984 que en 1985 (PAP, $t=4.13$, $P < 0.001$; Altura, $t=2.12$, $P < 0.05$).

Las plántulas (Fig. 19) mostraron un incremento en altura que aparentemente es estacional, acompañado de períodos de decrecimiento en la época de menor precipitación y menor temperatura (Dic-Mar); probablemente los fenómenos de estacionalidad tengan un efecto mayor en las plántulas que en los juveniles y adultos de O. oleifera.

Dinámica poblacional

La tabla de vida para O. oleifera de acuerdo al modelo propuesto por Hartshorn (1975), se muestra en el Cuadro 2. Las etapas críticas, en cuanto a sobrevivencia, de O. oleifera son los primeros estadios (plántulas y juveniles), donde ocurren las mayores tasas de mortalidad. Es interesante hacer notar la relativa elevada probabilidad de sobrevivencia de las semillas (0.73), principalmente si se comparan con las altas tasas de mortalidad registradas en esta etapa para muchas especies arbóreas en los trópicos; p. ej. para Nectandra ambigens sobreviven aproximadamente el 6% y para Astrocaryum mexicanum, aproximadamente el 4% (Sarukhán, 1980; Córdova, 1985; Dirzo y Domínguez, 1986). Una vez superada esta etapa la tasa de sobrevivencia aumenta sensiblemente a partir de la categoría de juveniles (categoría 5 en Cuadro 2). El hecho de no haberse registrado

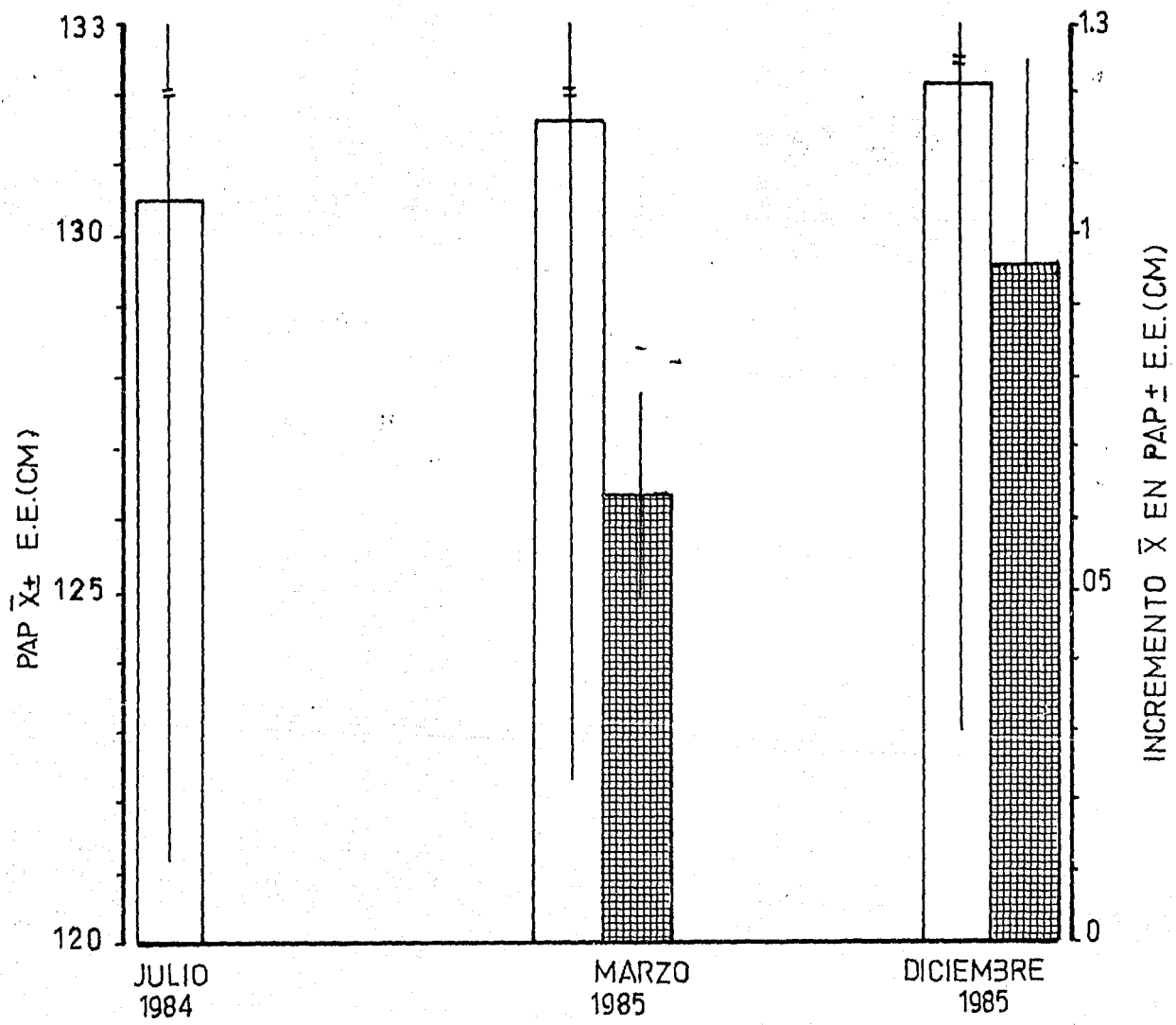


Fig.16 Incremento promedio en PAP respecto al perímetro promedio original de individuos adultos de *O. oleifera* (□ PAP.promedio;▨ incremento promedio). Una prueba de "t" no detectó diferencias significativas entre ambos incrementos ($t= 1.104$; $P > 0.1$; $N= 20$).

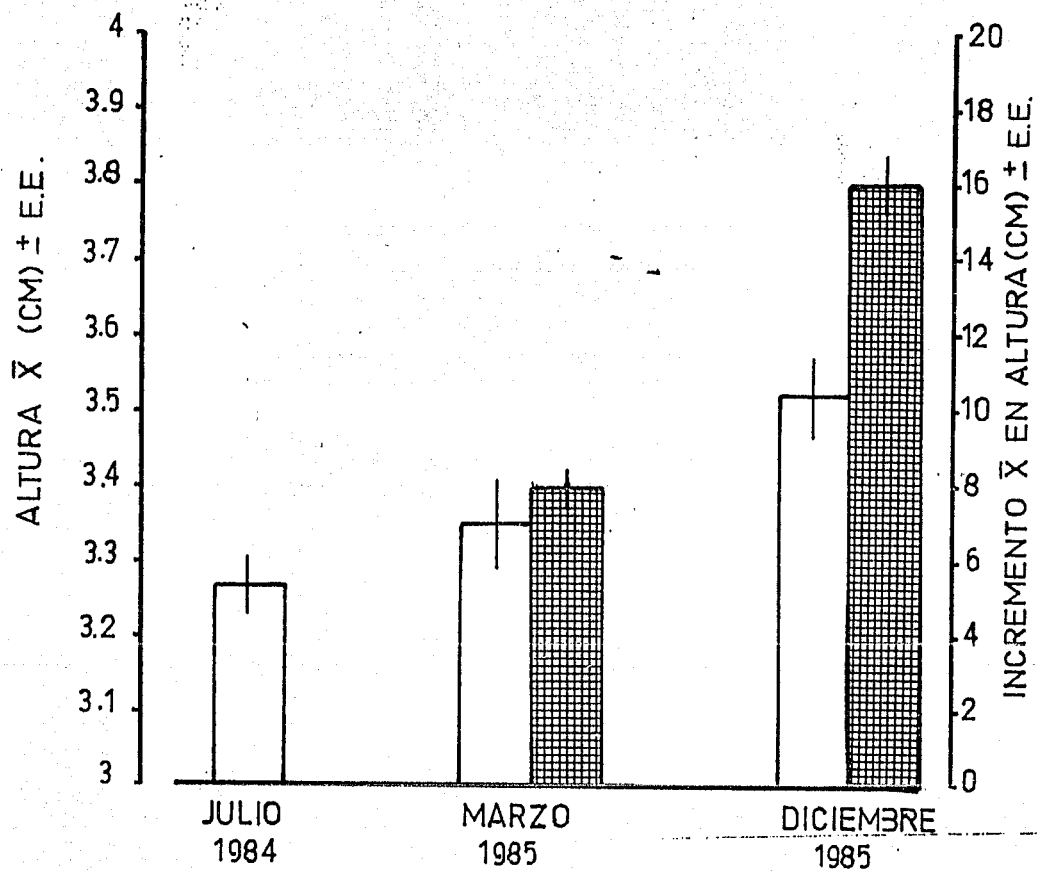


Fig.17 Incremento en altura de individuos juveniles de *O. oleifera* (\square PAP promedio; \square incremento promedio en PAP). Una prueba de "t" detectó diferencia significativa entre ambos incrementos ($t= 4.13$; $P < 0.001$; $N= 113$).

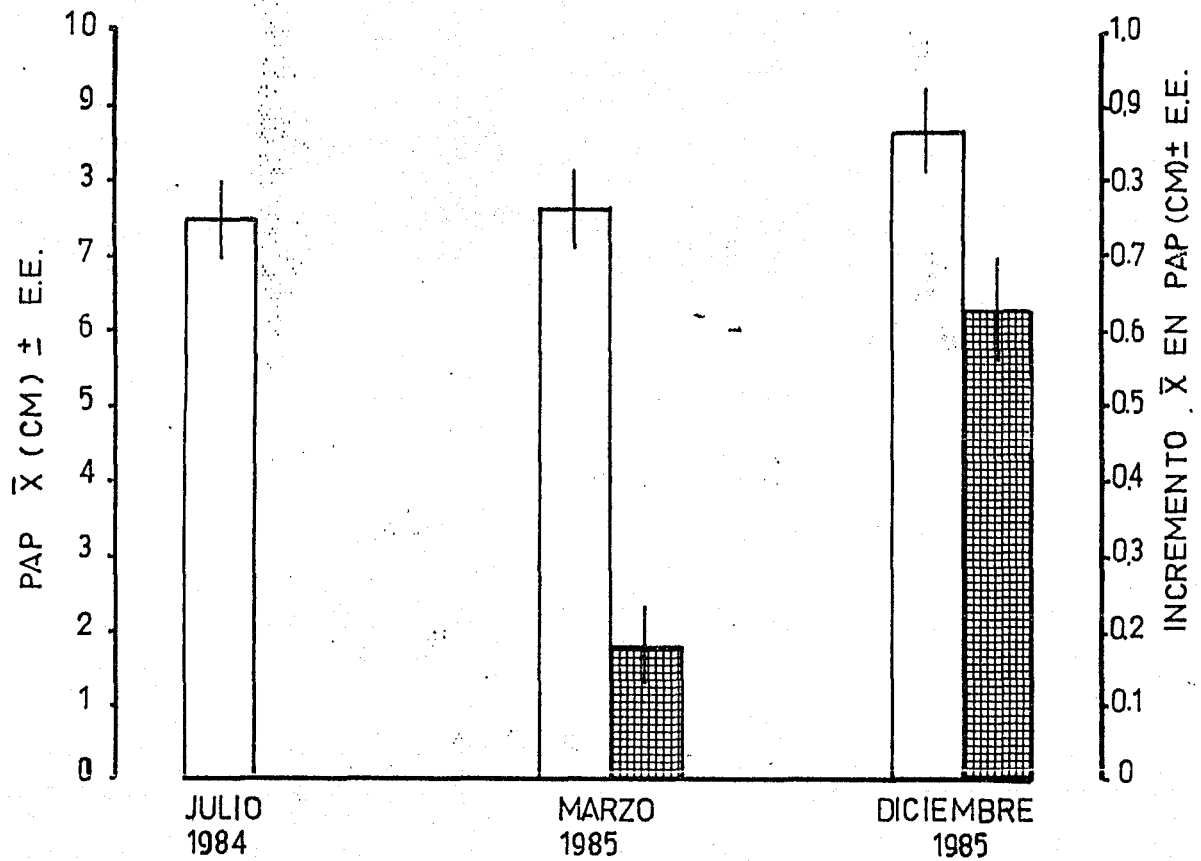


Fig.18 Incremento promedio en PAP respecto a la altura original de juveniles de *O. oleifera* (\square altura promedio; \square incremento promedio en altura). Una prueba de "t" detectó diferencias significativas entre ambos incrementos ($t = 2.12$; $P < 0.05$; $N = 113$).

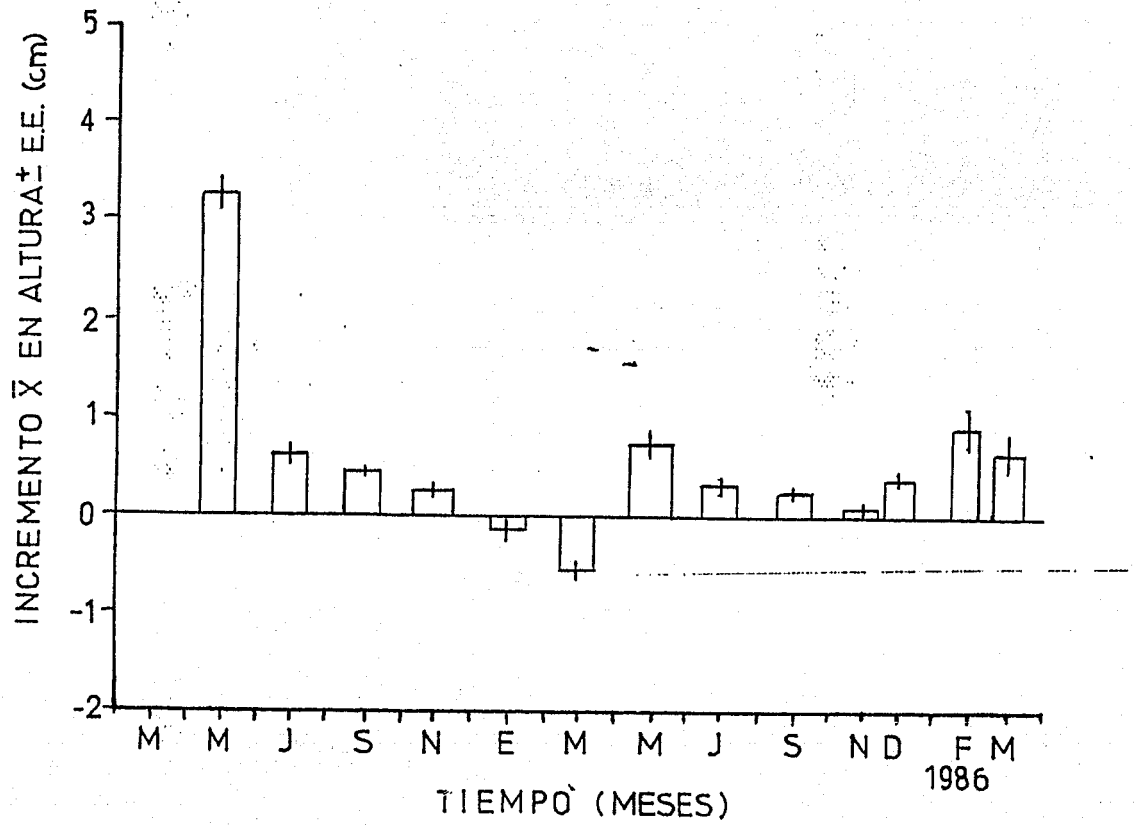


Fig.19 Incrementos en altura de plántulas de O. oleifera (se consideraron los sobrevivientes de los tres sitios de observación permanente; N=53).

Cuadro 2 :Tabla de vida de *Omphalea oleifera*
 basada en el estudio de 2.5 ha. de
 selva en Los Tuxtlas Veracruz, duran-
 te 1 año.

	CLASES*												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Altura (m)		0-04	04-08	08-12	12-20	2-28	28-36	36-4					
Diámetro (cm)					05-16	16-22	22-23	23-33	33-4	4-10	10-40	40-60	7-60
Total de inds.	1159	848	354	63	67	23	14	10	12	10	11	9	1
Tasa de sobrev.	0.73	0.49	0.53	0.57	0.73	0.95	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
No. inds. vivos	846	417	206	39	49	22	14	10	12	10	11	9	1
67 Tasa de crec.(cm)		7.9	10.1	12.5	0.44	0.21	0.28	0.43	0.39	0.46	0.7	0.41	0.5
Proporción que pasa a la sgte. clase.	1.0	0.06	0.03	0.32	0.33	0.30	0.35	0.6	0.16	0.1	0.0	0.0	0.0
Proporción que perma- nece en la misma clase	0	0.94	0.97	0.63	0.67	0.7	0.65	0.4	0.34	0.9	1.0	1.0	1.0
Proporción del total de semillas que se aportan											0.48	0.46	0.6
No. de semillas por adulto											53	61	68
										D.S.	42.37	51.42	

* 1 SEMILLAS
 2-4 PLANTULAS
 5-10 JUVENILES
 11-13 ADULTOS

muerres en la categoría de reproductivos sugiere, por un lado, que los eventos de mortalidad en la población adulta ocurren en períodos de tiempo mayores a un año. Por otro lado, es posible que estos eventos ocurran de una manera heterogénea en el espacio y que nuestro muestreo de la población cubrió sólo una situación posible dentro de tal heterogeneidad, donde la mortalidad adulta es baja.

El crecimiento diamétrico en las fases juvenil y adulta se mantiene constante alrededor de un valor promedio de 0.42 cm/año (Cuadro 2), sin embargo un análisis más fino muestra que O. oleifera obtiene su máximo rendimiento en crecimiento durante las fases juveniles (DAP \leq 10 cm) si éste es evaluado en términos de la ganancia porcentual en diámetro troncal (Fig. 20). Los individuos juveniles incrementaron su DAP durante un año hasta en un 85%, mientras que los adultos (DAP $>$ 10 cm) obtienen sólo un incremento del 5%; la Figura 21 muestra en escala logarítmica lo señalado anteriormente además de la gran variación en crecimiento entre los individuos jóvenes y la ecuación de regresión ajustada a la relación ganancia diamétrica (%) vs. diámetro inicial es: $\log Y = 1.743559 - 0.39296(\log X)$. Probablemente, este patrón sea un reflejo del tipo de historia de vida que O. oleifera sigue dentro de la dinámica de regeneración; al parecer, los juveniles desarrollan altas velocidades de crecimiento cuando se abre un claro (Martínez-Ramos, 1985; Popma *et al.*, Ms.). Posteriormente al alcanzar un DAP de 10 cm comienza la etapa reproductiva y es en este momento cuando debe ocurrir una asignación de recursos menor al crecimiento ya que parte de ellos se translocan a las nuevas actividades reproductivas; por lo tanto es esperable que los individuos reproductivos crezcan proporcionalmente menos que los juveniles (Gadgil & Bossert, 1970). También es de hacer notar la enorme variabilidad en crecimiento observado entre los juveniles menores a 5 cm de DAP (Fig. 21). Algunos prácticamente no crecieron, mientras que otros alcanzaron casi a duplicar su tamaño diamétrico (Fig. 20). Tal variabilidad podría ser reflejo de la heterogeneidad ambiental (muy posiblemente asociada al recurso luminoso) en el que se encuentra la población de juveniles.

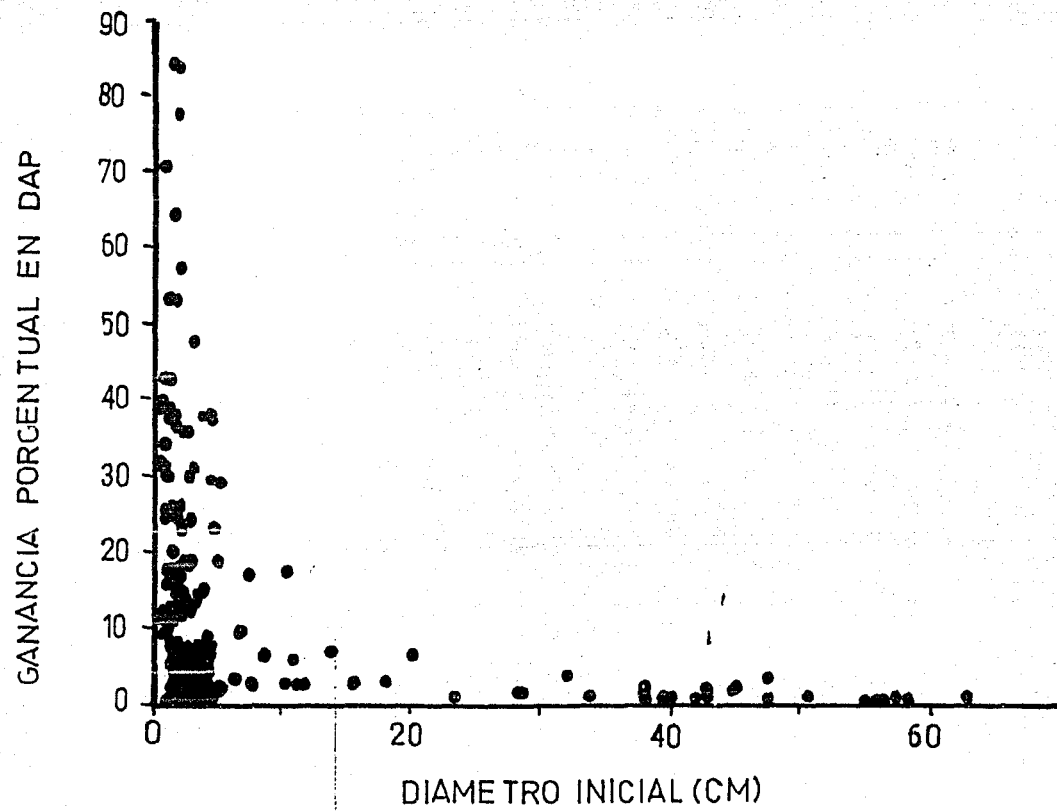


Fig. 20.- Ganancia porcentual en DAP en juveniles y adultos de Omphalea oleifera

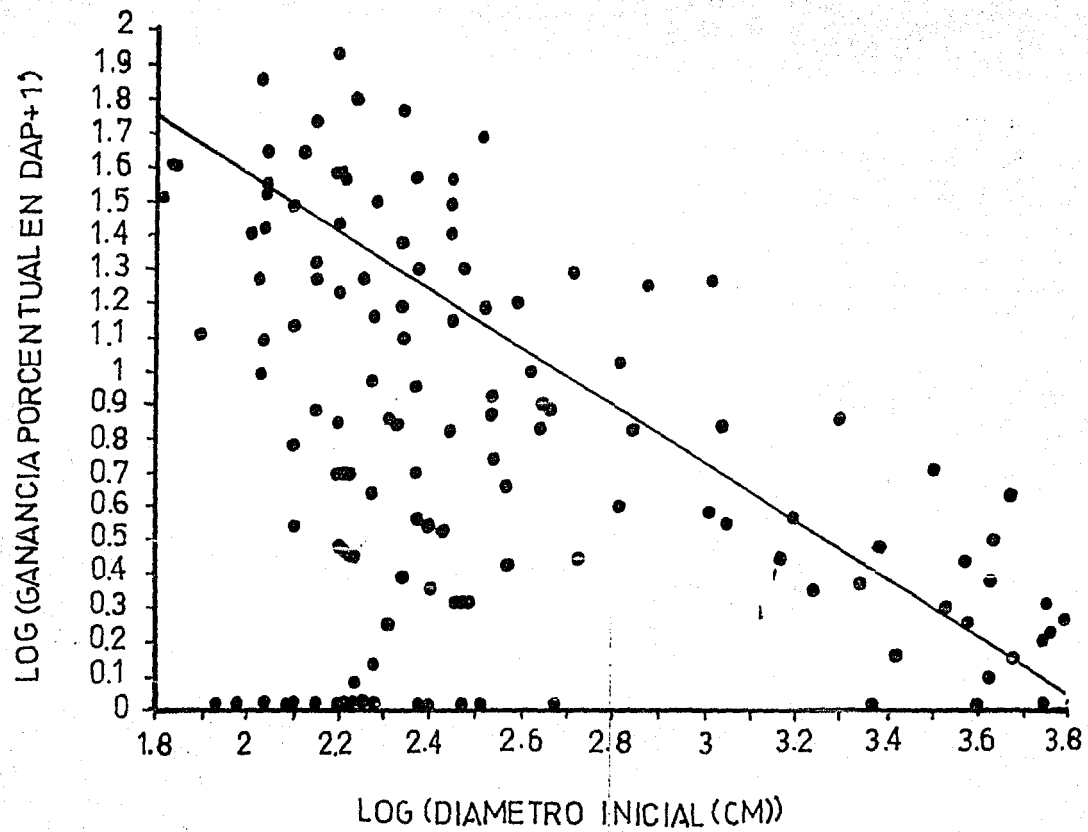


Fig. 21.- Ganancia porcentual en DAP (log) contra DAP inicial (log). La ecuación de regresión ajustada es:
 $\log Y = 1.743559 - 0.39296(\log X)$;
 $r = -0.365044$; $P < 0.001$

Se estimó que existe una contribución promedio por individuo de 19.31 frutos en un año ($DS=5.8$), lo que es igual a 58 semillas ind/año, tomando en cuenta que cada fruto es tricarpelar. Sin embargo, se encontró que, por categorías de tamaño (PAP), existen diferencias significativas en cuanto a producción de frutos (Fig. 22), siendo mayor la producción en los individuos más grandes. Aparentemente, la fecundidad media de O. oleifera aumenta directamente con el diámetro troncal sin llegar a disminuir. Este resultado sugiere que puede existir una relación alométrica explicativa: que a mayor FAP, mayor número de ramas que llevan flores y frutos; alternativamente es posible que individuos de mayor masividad, sean capaces de desarrollar y sostener una mayor cosecha de frutos.

Por otro lado, estos datos obtenidos sugieren que el mínimo tamaño requerido para que un individuo sea capaz de producir una cosecha es de 10 cm de DAP en promedio.

Análisis del crecimiento poblacional

Con los datos de la tabla de vida de O. oleifera (Cuadro 2), se elaboró una matriz de Leftkovich (Cuadro 3) siguiendo los criterios establecidos por Hartshorn (1975). En la matriz, los números que aparecen en la diagonal principal indican la probabilidad de permanencia en la misma etapa por una unidad de tiempo de un año y los de la subdiagonal, las probabilidades de transición de una etapa a otra mayor; dichas probabilidades se obtuvieron multiplicando la tasa de sobrevivencia por las proporciones de individuos que permanecen en la misma clase o que pasan a la siguiente. La matriz de Leftkovich también proporcionó la estructura de edades (estadios) en el equilibrio. Con estos datos (Cuadro 4) se hizo una comparación de la distribución de individuos en el estado inicial con la distribución esperada en el equilibrio -después de 89 años- (Cuadro 5). Es notable la diferencia entre ambas distribuciones, pues las proporciones en las diferentes categorías de tamaño difieren mucho, particularmente entre las clases 3-10; esto sugiere que de mantenerse la actual proporción de individuos en cada categoría y las tasas de crecimiento,

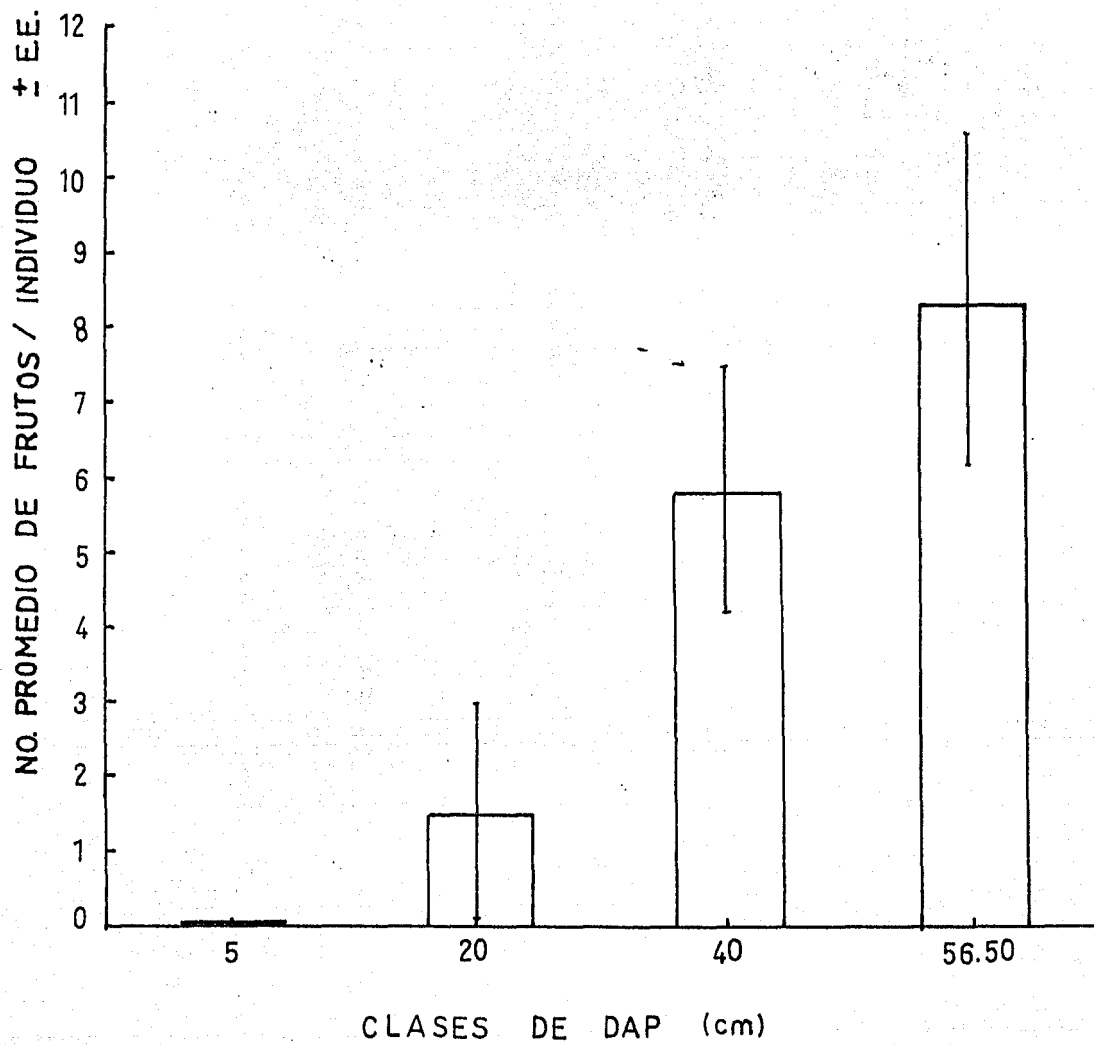


Fig. 22 Fecundidad respecto al tamaño en adultos de O. oleifera. Una prueba de Kruskal-Wallis - detectó una diferencia significativa entre las tres clases ($H= 6.2163$; $p < 0.025$).

Cuadro 3.- Matriz de Leftkovich que muestra las probabilidades de permanencia (Diagonal principal) y de transición (subdiagonal) de las diferentes categorías en la población de Omphalea oleifera: S (semillas), P_i (plántulas), J_i (juveniles) y A_i (adultos)

	S	P ₁	P ₂	P ₃	J ₁	J ₂	J ₃	J ₄	J ₅	J ₆	A ₁	A ₂	A ₃
S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	53	61	68
P ₁	0.7316	.4606	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P ₂	0	.0294	.5626	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P ₃	0	0	.0174	.3876	0	0	0	0	0	0	0	0	0
J ₁	0	0	0	.1824	.4891	0	0	0	0	0	0	0	0
J ₂	0	0	0	0	.2409	.6650	0	0	0	0	0	0	0
J ₃	0	0	0	0	0	.3135	.6500	0	0	0	0	0	0
J ₄	0	0	0	0	0	0	.3500	.4000	0	0	0	0	0
J ₅	0	0	0	0	0	0	0	.6000	.8400	0	0	0	0
J ₆	0	0	0	0	0	0	0	0	.1600	.9000	0	0	0
A ₁	0	0	0	0	0	0	0	0	0	.1000	.9999	0	0
A ₂	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	.0001	.9999	0
A ₃	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	.0001	.9999

CUADRO 4.- Matriz de proyección y análisis de sensibilidad para Omphalea oleifera. Los vectores de la matriz (izquierdo y derecho) corresponden al valor reproductivo de cada estadio y la estructura de edades de la población, al porcentaje de individuos en cada estadio, en el equilibrio. El valor más alto para los elementos del análisis de sensibilidad ($S_{(i,j)}$), indica que etapa es la más sensible a cambios en la estructura demográfica de la población.

$$\lambda = 1.00846294$$

Reiterándose 89 veces se obtuvieron los vectores propios izquierdo y derecho:

VALOR REPRODUCTIVO

ESTRUCTURA DE EDADES
(% en el equilibrio)

0.00196	40.8204
0.00270	54.5103
0.05020	3.5944
1.28554	0.1007
4.37432	0.0353
9.42774	0.0248
10.3253	0.0217
10.5732	0.0124
10.7220	0.0445
11.2887	0.0656
12.2471	0.7246
14.0922	0.0403
15.6087	0.0043

MATRIZ DE SENSIBILIDAD

$S_{(1,1)} = 0.006202$	$S_{(7,6)} = 0.006631$
$S_{(1,2)} = 0.000398$	$S_{(7,7)} = 0.012030$
$S_{(1,3)} = 0.000048$	$S_{(8,7)} = 0.006632$
$S_{(2,1)} = 0.006645$	$S_{(8,8)} = 0.004361$
$S_{(2,2)} = 0.005587$	$S_{(9,8)} = 0.006637$
$S_{(3,2)} = 0.006641$	$S_{(9,9)} = 0.033119$
$S_{(3,3)} = 0.008380$	$S_{(10,9)} = 0.006641$
$S_{(4,3)} = 0.006636$	$S_{(10,10)} = 0.055068$
$S_{(4,4)} = 0.004143$	$S_{(11,10)} = 0.006638$
$S_{(5,4)} = 0.006634$	$S_{(11,11)} = 0.732509$
$S_{(5,5)} = 0.006248$	$S_{(12,11)} = 0.000084$
$S_{(6,5)} = 0.006633$	$S_{(12,12)} = 0.046942$
$S_{(6,6)} = 0.012845$	$S_{(13,12)} = 0.000005$
	$S_{(13,13)} = 0.005654$

CUADRO 5.- Comparación de la distribución del estado inicial con la distribución en el estado en equilibrio para Omphalea oleifera.

CLASE	No. INICIAL	DISTRIBUCION (%)	No. EN EL EQUILIBRIO	DISTRIBUCION (%)
1	1159	45.20	1047	40.82
2	848	33.07	1389	54.51
3	354	13.80	93	3.6
4	68	2.70	3	0.10
5	67	2.61	1	0.03
6	23	0.90	1	0.02
7	14	0.55	1	0.02
8	10	0.40	0.3	0.01
9	12	0.46	1	0.04
10	10	0.40	2	0.06
11	11	0.43	19	0.72
12	9	0.35	1	0.04
13	1	0.04	0.1	0.004
TOTAL	2564	100	2567	100

sobrevivencia y reproducción, la población alcanzará el equilibrio en un período de 89 años. Sin embargo, Hubbell (1980) señala que existe variabilidad al comparar la reproducción de un individuo con otro y en un mismo individuo en diferentes episodios, por lo tanto solamente se puede especular respecto a la probabilidad de que la población de O. oleifera alcance el equilibrio en un período de 89 años.

Los datos de la matriz de Leftkovich se utilizaron en un análisis de sensibilidad (Caswell en prensa). El Cuadro 2, muestra los resultados del análisis; se observa una lambda muy cercana al equilibrio (1.0084) y la etapa de mayor sensibilidad corresponde a la primera categoría de reproductivos ($S_{41,41} = 0.7325$). Esto sugiere que la población de O. oleifera está prácticamente en equilibrio numérico y que la etapa más sensible es aquella comprendida por los individuos reproductivos. Tal resultado implica que si por alguna razón esta categoría del ciclo de vida de O. oleifera resultara alterada negativamente (p. ej. reducción en crecimiento o aumento en la tasa de mortalidad) la población decrecería o que por otro lado, si se mejoran las condiciones que determinan la sobrevivencia y/o el crecimiento, la población tenderá a crecer.

Herbivoría

En todos los estadios de desarrollo, i.e. adultos (Fig 23), juveniles (Fig. 24) y plántulas (Figs. 25-28), se advierte un patrón de herbivoría similar, es decir, una marcada estacionalidad en cuanto al daño que reciben los individuos por herbívoros. Este patrón coincide en primera instancia, con la llegada de Urania fulgens (Lepidoptera: Uraniidae) y con el desarrollo y comportamiento de este organismo en un año particular. Específicamente, es notable que la incidencia de los picos de daño se manifiestan primero en los adultos, seguida por los juveniles y en última instancia las plántulas (aunque con cierta variación entre los sitios de observación de éstas). Esto es reflejo claro de que la oviposición mayoritaria ocurre en los árboles justo después de la inmigración anual de Urania fulgens y que los juveniles y plántulas son dañados fundamentalmente por larvas

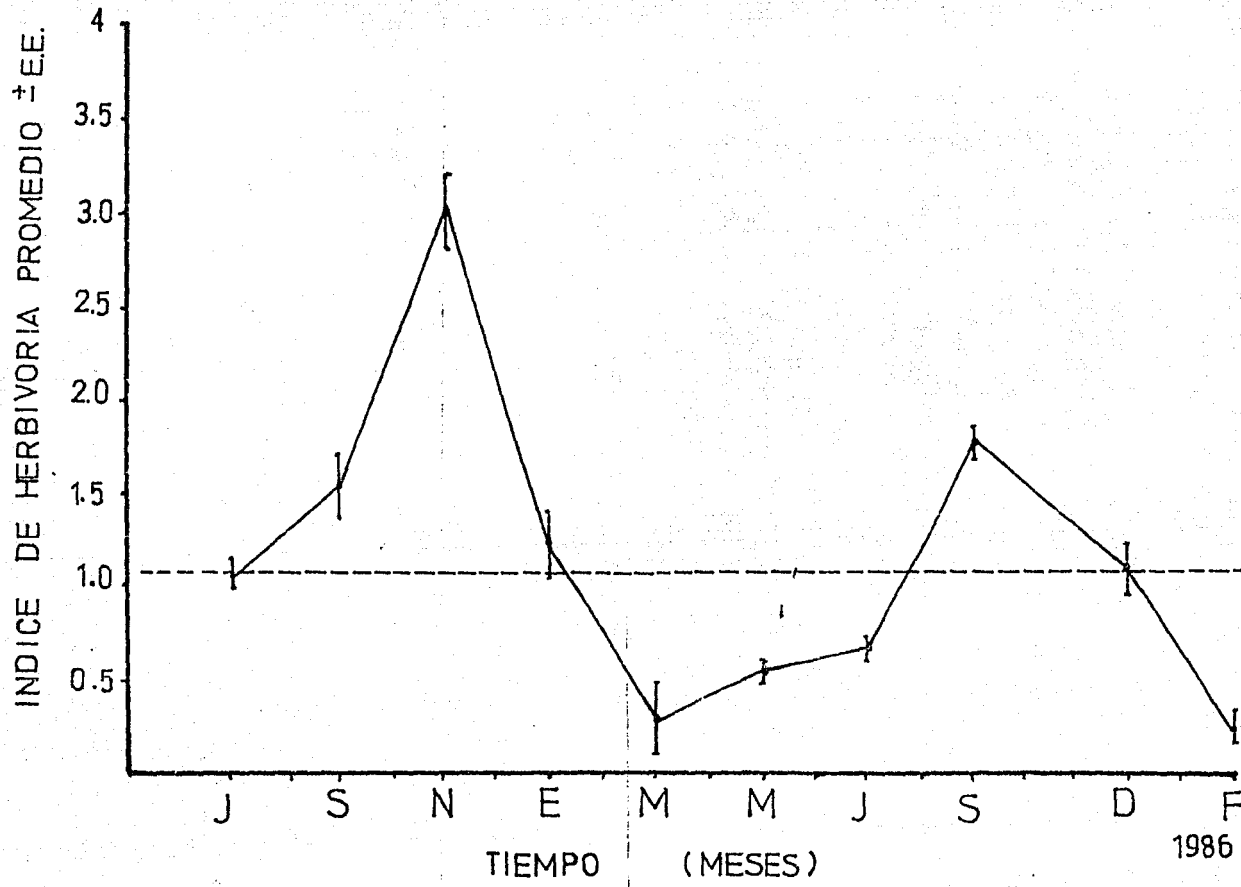


Fig. 23 Patrón de herbivoría en adultos de *O. oleifera*.
El promedio se señala con línea punteada.

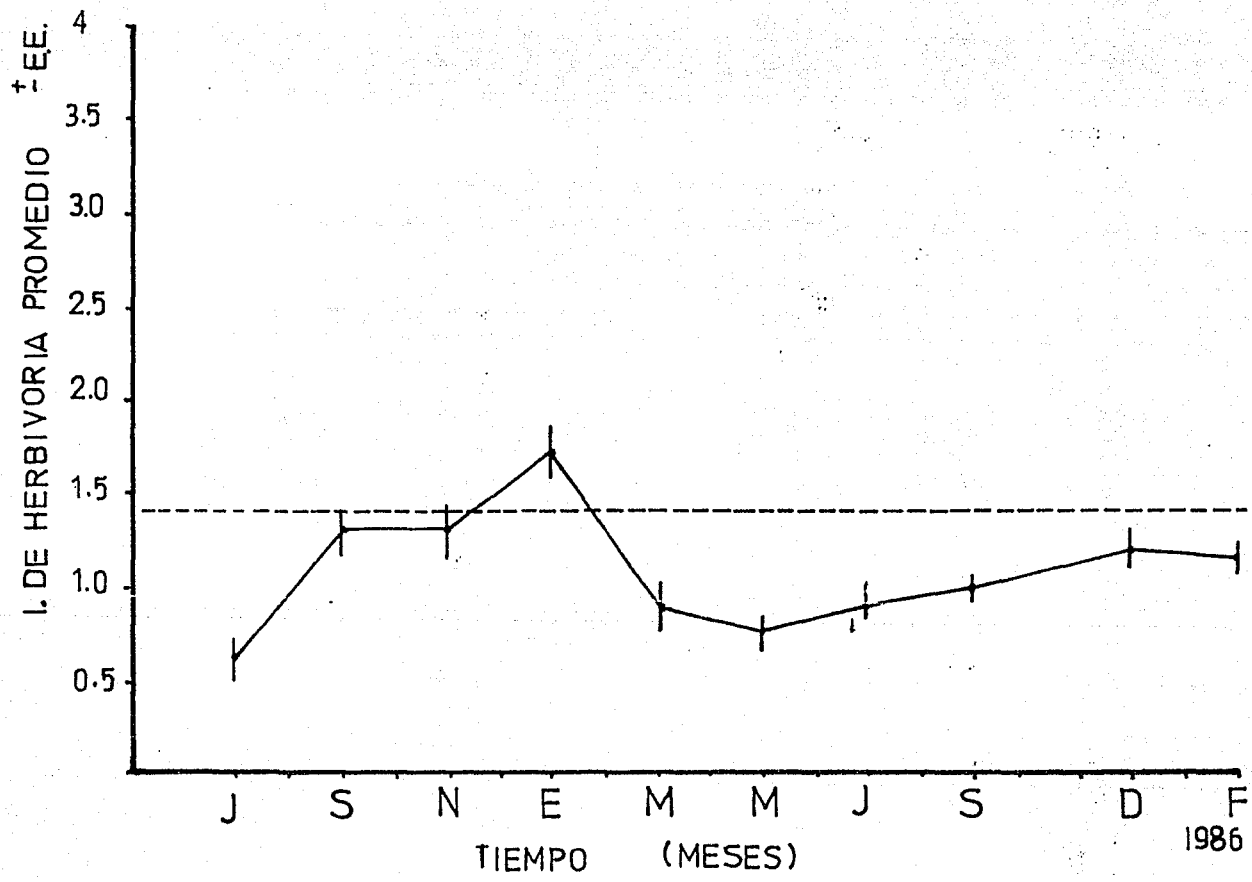


Fig. 24 Patrón de herbivoría en juveniles de *O. oleifera*.
 El promedio general se señala con línea punteada.

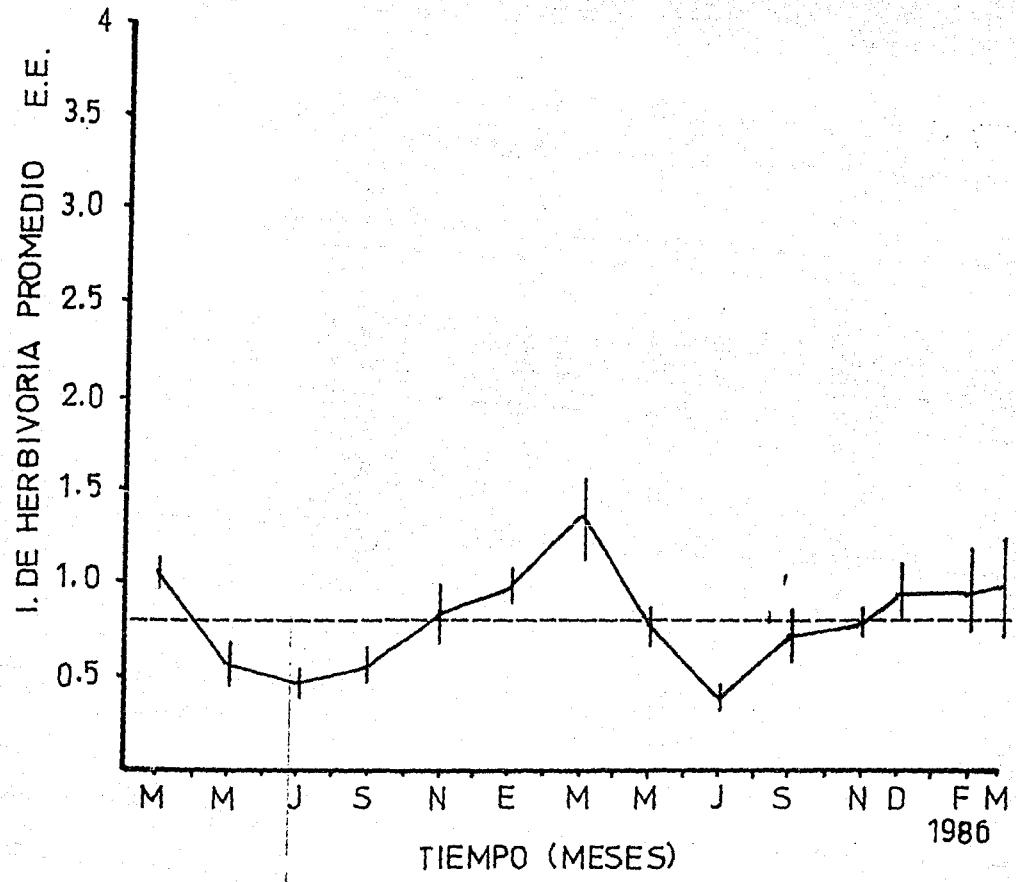


Fig.25 Patrón general de herbivoría en plántulas de O. oleifera (se tomaron en cuenta los individuos de los tres sitios).

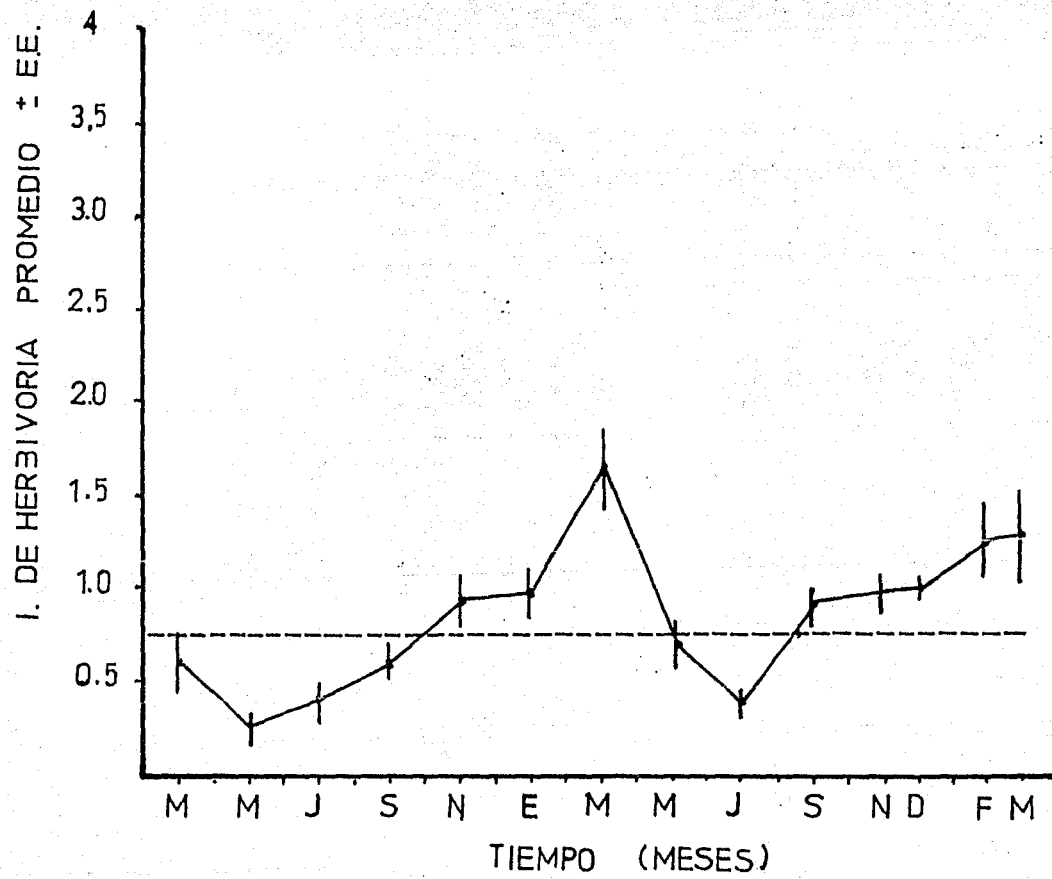


Fig.26 Patrón de herbivoría en plántulas de O. oleifera en el sitio 1.

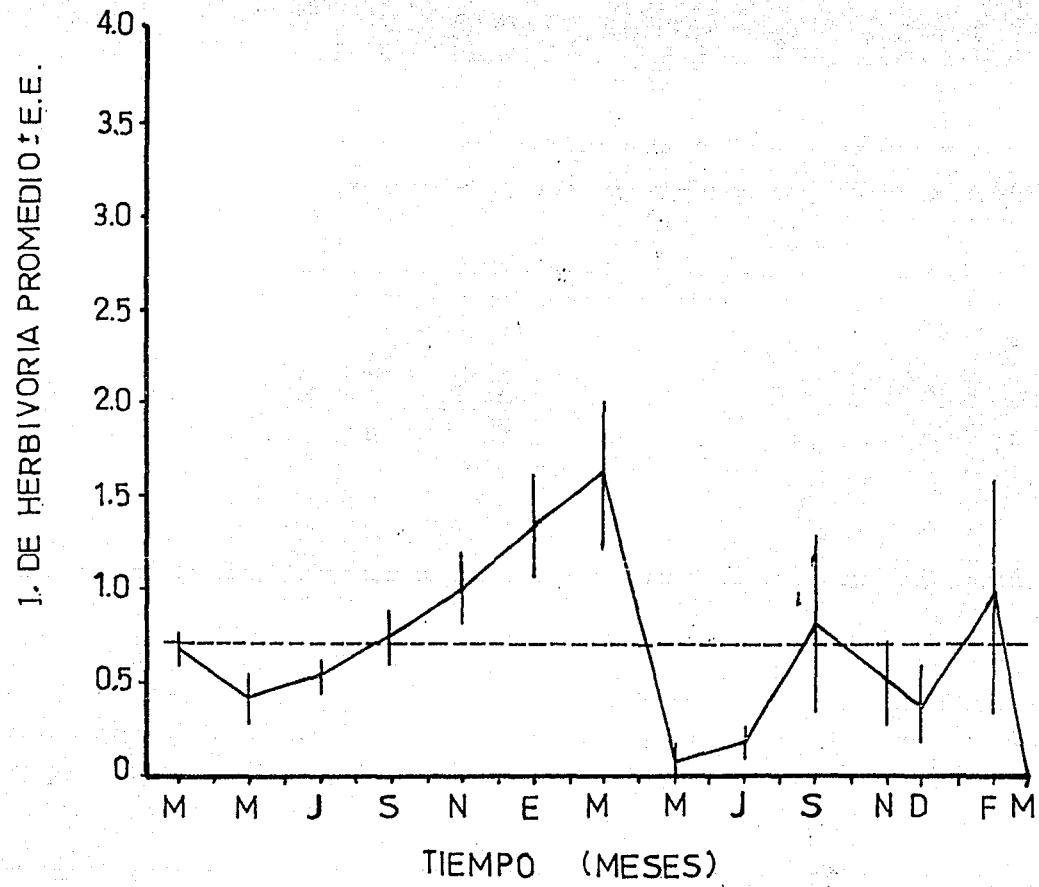


Fig.27 Patrón de herbivoría en plántulas de *O. oleifera* del sitio 2.

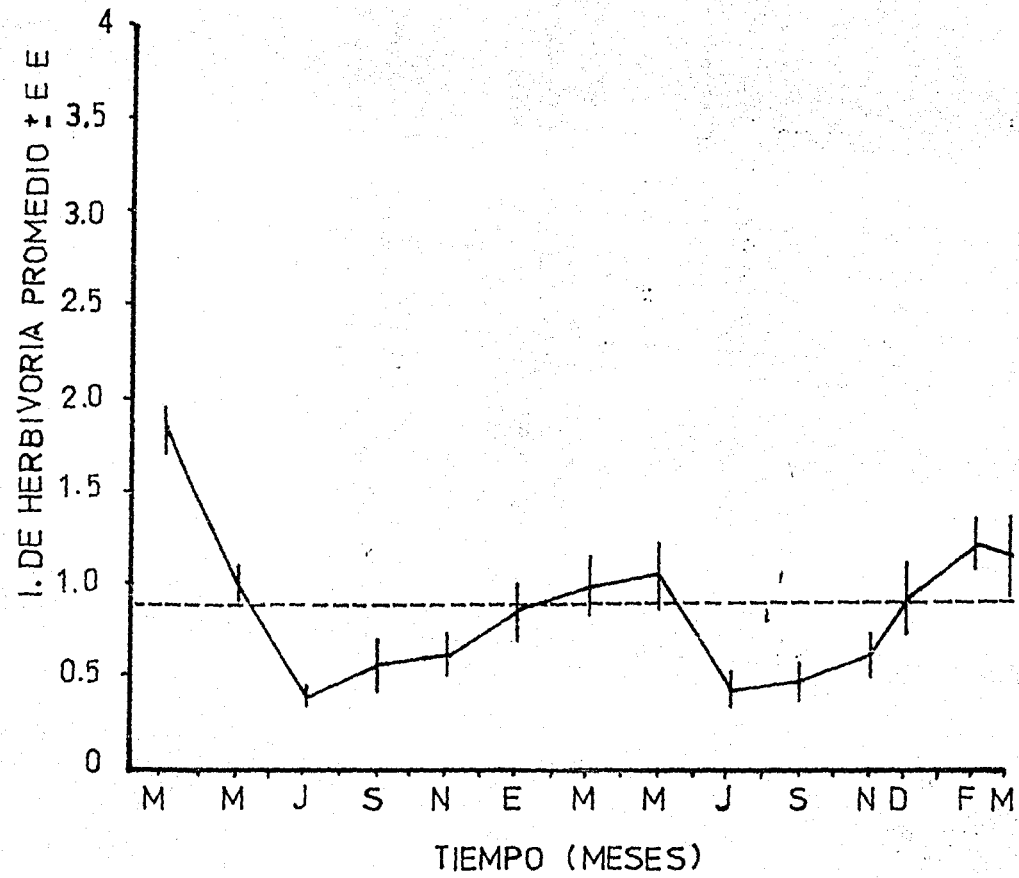


Fig. 28 Patrón de herbivoría en plántulas de O. oleifera del sitio 3.

que descienden de los adultos después de que el follaje de estos ha sido devastado (R. Dirzo, com pers.). Los datos para los individuos adultos (Fig. 23) muestran en particular, que el pico de herbivoría máximo de 1984 es mucho mayor que el de 1985, lo cual está relacionado con el hecho de que en 1984 hubo una migración masiva de U. fulgens en comparación con 1985 en que prácticamente no la hubo. El promedio general de herbivoría fué de 1.06 (equivalente hasta 26.6% de daño) en el tiempo de estudio. Una visión más detallada del curso de la herbivoría en los adultos en cada clase de herbivoría a través del tiempo se muestra en la Fig. 29.

En el caso de los juveniles, cuyo promedio general fué de 1.38 (hasta 34.5% de daño) (Fig. 24), el pico de herbivoría máximo está desfasado por ca 2 meses respecto al de los adultos. La distribución del daño a través del tiempo de estudio se puede apreciar en la Fig. 30 y muestra cómo van cambiando las frecuencias de herbivoría en cada clase; nótese lo señalado anteriormente acerca del desfasamiento respecto a los adultos.

Las plántulas (Figs. 25, 26, 27 y 28) muestran, como se indicó antes, un desfasamiento en cuanto al pico de herbivoría respecto al de juveniles y al de adultos (ver en apéndice I las gráficas que muestran los cambios de las frecuencias en las diferentes clases de herbivoría para cada fecha y sitio); de nuevo la explicación a este hecho puede ser el comportamiento de las larvas de U. fulgens señalado para los juveniles. Por otra parte el promedio general (tres sitios) fue de 0.81 (\cong hasta 20.25% de daño) y fue el menor de los índices promedio entre las tres categorías de edad. Mediante un análisis de varianza (ANOVA) entre las plántulas de los diferentes sitios, se obtuvieron diferencias significativas entre el sitio 3 y los sitios 1 y 2 (Cuadro 6 ; $F= 4.63, P < 0.01$), siendo mayor el daño en el sitio 3. Al mismo tiempo, los sitios 3 y 1 presentan significativamente mayor cantidad de luz que el sitio 2 (Kruskal-Wallis $H= 6.41, P < 0.05$), esto puede estar en relación a diferencias en las etapas serales de los tres sitios; al momento es difícil especular si existe una relación causal entre el daño por herbívoros y las

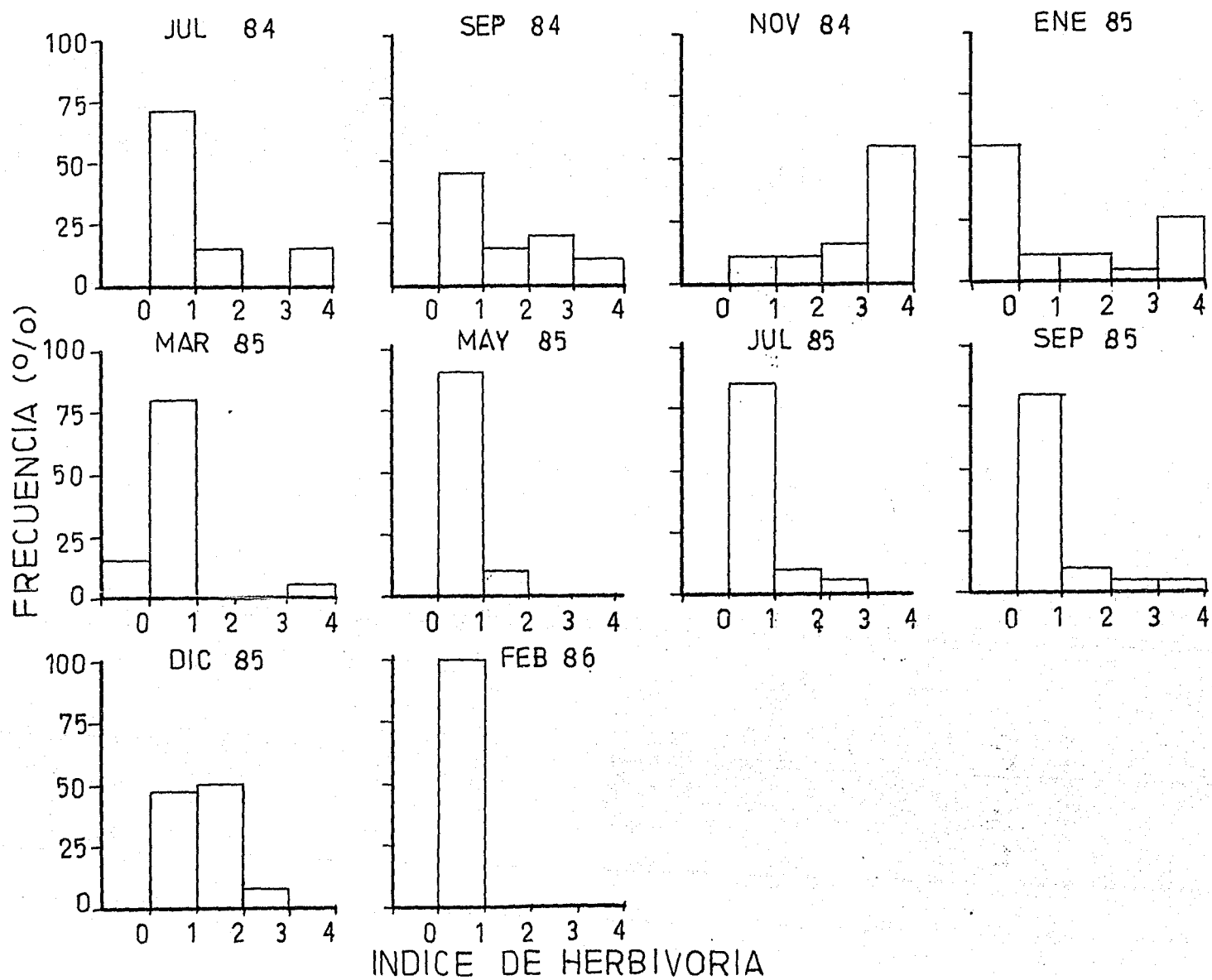


Fig.29 Distribución de frecuencias de índices de herbivoría en adultos de O. oleifera durante el tiempo de estudio

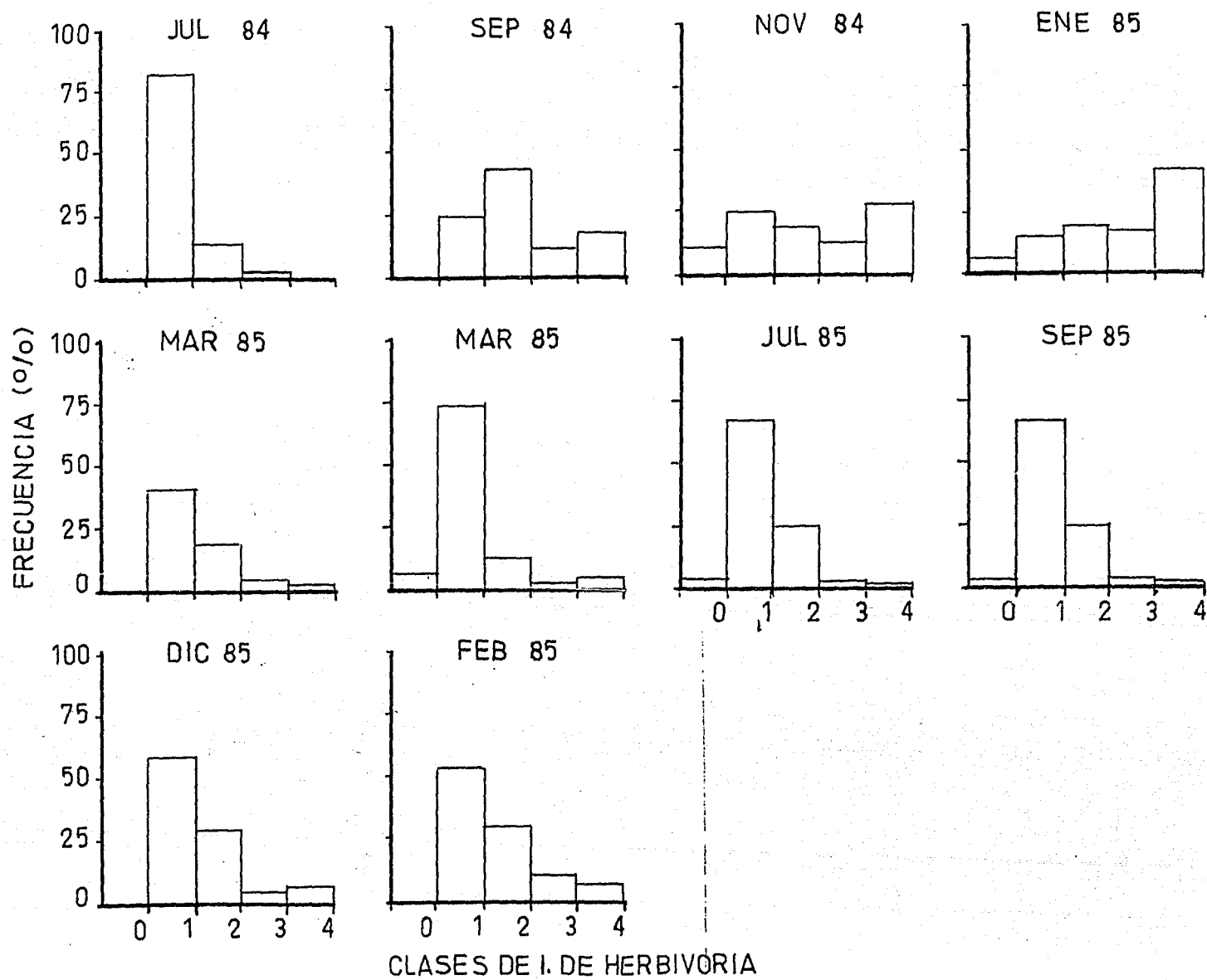


Fig.30 Distribución de frecuencias de índices de herbivoría en juveniles de *O. oleifera* durante el tiempo de estudio.

La Fig. 25 muestra el patrón de herbivoría para los tres sitios de plántulas; estas presentaron el índice herbivoría más bajo de las tres categorías (I.H.= 0.82, ca 20.5% de daño); sin embargo se mantiene el patrón observado en juveniles y adultos.

Por medio de un ANOVA entre las tres categorías de edad, se encontraron diferencias significativas en los índices de herbivoría (Cuadro 7 ;F=83.96, P < 0.001), mostrando los juveniles un índice de herbivoría mayor, seguidos de los adultos y finalmente las plántulas presentando el menor índice de herbivoría.

Efectos de la herbivoría

Para establecer si existía alguna relación o efecto correlativo de la herbivoría sobre los parámetros demográficos, se elaboraron matrices de correlación para cada estadio (Cuadro 8). En las matrices se incluyen: La herbivoría acumulada promedio por fecha y por estadio, crecimiento promedio (en plántulas se utilizó la altura y en juveniles y adultos, el DAP), probabilidad de sobrevivencia para cada fecha de registro, y la fecundidad, medida como número promedio de frutos en pie por individuo por cada fecha de registro.

Sólo en el caso de la relación herbivoría-crecimiento se obtuvo una correlación estadísticamente significativa (Cuadro 8). Aunque la sobrevivencia no se encontró correlacionada con el nivel de herbivoría, la existencia de una relación positiva significativa ($r= 0.47$; P < 0.01) sugiere que la herbivoría podría tener algún efecto sobre ésta, vía los efectos causados en el crecimiento. Estas correlaciones se hicieron desfasadas respecto a la herbivoría, tomando en cuenta que la herbivoría afecta "a posteriori" al crecimiento, la fecundidad y/o la sobrevivencia. En el caso de plántulas, las correlaciones herbivoría-crecimiento y herbivoría -sobrevivencia se hicieron con 2 y 4 meses de desfasamiento ya que el efecto del daño es mayor en éstas que en las otras categorías, además de que la probabilidad de sobrevivencia también es muy

CUADRO 6.- (a) Análisis de varianza entre la herbivoría acumulada de los tres sitios de plántulas. (b) Tabla de medias y errores estándar.

(a)

FUENTE DE VARIACION	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	CUADRADOS MEDIOS	F	PROBABILIDAD
Entre sitios	2	8.901876	4.45093	4.63	0.01
Dentro de sitios	1391	1335.808	0.9603		
TOTAL	1393	1344.71			

(b)

SITIO	No. OBSERVACIONES	MEDIA	ERROR ESTANDAR
2	249	0.7266908	0.0621025
1	528	0.7618655	0.0394517
3	617	0.914447	0.0426473

CUADRO 7.- (a) Análisis de varianza entre la herbivoría acumulada de las tres categorías de edad. (b) Tabla de medias y errores estándar.

(a)

FUENTE DE VARIACION	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	CUADRADOS MEDIOS	F	PROBABILIDAD
Entre grupos	2	206.7773	103.3886	83.96	0.0001
Dentro de grupos	2760	3398.77	1.231439		
TOTAL	2762	3605.548			

(b)

CATEGORIA	No. OBSERVACIONES	MEDIA	ERROR ESTANDAR
PLANTULAS	1385	0.814184	0.0298182
ADULTOS	229	1.066249	0.0733312
JUVENILES	1149	1.387977	0.0327376

CUADRO 8.- Matriz de correlación entre la herbivoría y los parámetros de la adecuación de Omphalea oleifera en las distintas etapas de vida. Las correlaciones que se muestran se hicieron con dos meses de desfase.

		SOBREVIVENCIA	CRECIMIENTO	FECUNDIDAD
	ADULTOS	-----	r=-0.196 N. S.	r=-0.192 N. S.
HERBIVORIA	JUVENILES	r=-0.047 N. S.	r=0.017 N. S.	-----
	PLANTULAS	r=-0.12 N. S.	r=-0.467 P < 0.05	-----

baja. Para el caso de adultos y juveniles, las correlaciones herbivoría -crecimiento, herbivoría-sobrevivencia y herbivoría-fecundidad se desfasaron hasta 8 meses, tomando en cuenta que conforme se desfasaba una fecha, se perdía un grado de libertad y una correlación con pocos puntos casi seguramente resulta significativa. El cuadro 8 muestra los resultados del análisis de correlación con 2 meses de desfasamiento.

Estructura de tamaños

Los límites de altura de O. oleifera, están definidos, entre 0.04 y 28.5 m; puede observarse (Fig. 7) que existen algunas clases con menos individuos que las siguientes; esto puede explicarse desde el punto de vista de causas históricas. Posiblemente en algún momento se incrementaron las proporciones de individuos que pasaron a clases mayores o aumentaron las tasas de mortalidad en esas clases en particular. Este hecho puede tener que ver con fenómenos de apertura de claros y regeneración de la selva (Núñez-Farfán, 1985). Dado que O. oleifera es una planta nómada (Martínez-Ramos, 1985), alcanza grandes velocidades de crecimiento en condiciones de alta luminosidad. Aún cuando este hecho no se cuantificó en este estudio (en claros particularmente), se hicieron observaciones que documentan el punto. Sin embargo, esto podría explicar, al menos en parte, posibles "saltos" en las categorías de tamaño.

Patrón de distribución

Existen varias hipótesis para explicar el hecho de que en muchas especies sus estadios tempranos se encuentren más agrupados que los adultos o incluso que estos últimos presenten una distribución al azar. Algunas de estas hipótesis se han presentado en los trabajos de Janzen (1970), Connell (1971) y Clark & Clark (1984) entre otros. En ellos se expone la teoría del "escape a la depredación" o a la infección; es decir los propágulos que se encuentren más alejados de su árbol progenitor serán menos depredados y tendrán más posibilidades de sobrevivir que los que se encuentren más cerca. De esta manera al escoger cohortes más viejas de individuos de O. oleifera, sus distancias de máxima densidad serían también mayores.

Los resultados obtenidos para O. oleifera apoyan la hipótesis de Janzen-Connell, al igual que una gran cantidad de trabajos (ver Clark & Clark, 1984, para una revisión sobre trabajos que prueban la hipótesis Janzen-Connell). Cabe señalar que O. oleifera presenta una alta densidad en

sus plántulas y Clark & Clark, op. cit mencionan que se debe establecer este efecto sobre la mortalidad de las plántulas y separarlo del efecto de los herbívoros o patógenos en la sobrevivencia de las mismas. Sin embargo en esta especie la herbivoría per se no tiene efecto en la sobrevivencia de los individuos (Dirzo, 1984b). El resultado de la correlación Herbivoría-Sobrevivencia en plántulas y juveniles, que no fue significativo (Cuadro 8) apoya esta aseveración.

Con las consideraciones anteriores, se puede argumentar que aunque existe un patrón de distribución para cada estadio (ver Cuadro 1), la varianza en cuanto a la producción de propágulos entre individuos es muy grande y es posible que también con esta tenga relación dicho patrón. Hubell(1980), encontró que la varianza asociada a la dispersión de semillas y (por consiguiente) al establecimiento de plántulas, es alta al comparar un individuo con otro y de un año a otro en el mismo individuo, de tal forma que es muy difícil establecer un patrón en la distribución espacial y considera que existen otros factores como las condiciones medioambientales que pueden ser determinantes en el establecimiento y sobrevivencia de las plantas. Sin embargo, la distribución de O. oleifera se puede explicar mediante una combinación de los argumentos Janzen-Conell y los de Hubell (1980), ya que es factible que la distribución de los adultos sea producto de las condiciones microambientales y un efecto sinérgico con factores bióticos que determinaron la sobrevivencia de las plántulas y juveniles que les dieron origen (Augspurger & Kelly, 1984).

Sobrevivencia

Existe un consenso general en la literatura, de que las fases mas críticas del ciclo biológico de las plantas en cuanto a sobrevivencia, corresponden a los estados iniciales del desarrollo (semillas, plántulas y juveniles)(Harper, 1977; Dirzo, 1982) y durante la reproducción (Solbrig, 1980). En O. oleifera, se observa particularmente el primer caso (Cuadro 2). Es claro que en O. oleifera la sobrevivencia en la fase de plántula es el estado mas crítico del ciclo biológico ya que aproximadamente sólo el 12% de la población

de plántulas logra pasar a la siguiente edad (juveniles). Las causas probables de tan elevado índice de mortalidad durante las fases iniciales del desarrollo en plantas han sido documentadas por Cook (1979) en ambientes estacionales y por Augspurger (1983) y por Augspurger & Kelly (1984), en sistemas tropicales. Cook (1979), menciona que una fuente importante de mortalidad en plántulas se debe a déficits estacionales de agua durante períodos prolongados. En cambio, las observaciones y manipulaciones de Augspurger (1983) y Augspurger & Kelly (1984) realizadas in situ para detectar los factores de mortalidad y sus efectos sobre el patrón espacial y temporal de dispersión en árboles tropicales, sugieren que la incidencia de patógenos es la principal causa de su mortalidad. Mencionan también que el ataque por hongos patógenos está inversamente asociado con la distancia de plántulas al árbol progenitor y con la densidad de plántulas y positivamente correlacionado con bajas intensidades de luz en el sotobosque de la selva. Se tienen observaciones en plántulas de O. oleifera, en las cuales, individuos empiezan a podrirse del meristemo apical y la pudrición continúa hacia abajo hasta que finalmente mueren, aunque en algunos casos, logran sobrevivir y reiniciar el crecimiento. Presumiblemente esta pudrición es causada por hongos ya que la mayoría de plántulas que murieron, siguieron este patrón. Además, se ha encontrado ya otro patógeno foliar que causa la clorosis típica de las hojas de O. oleifera; así aunque haya hojas con bajo nivel de daño, el patógeno puede continuar con el efecto. De cualquier manera es importante considerar la relevancia potencial de los hongos patógenos como probables causas biológicas de la elevada mortalidad de plántulas, aunque Dirzo (1984a y b) considera que es la conjunción de varios factores lo que determina la sobrevivencia de un individuo (p. ej. condiciones lumínicas, humedad, cantidad de daño foliar y densidad).

Otro argumento acorde a los estudios de Augspurger & Kelly (1984), es que el sitio de mayor mortalidad de plántulas (sitio 2 en este estudio), presenta también menor luminosidad que los otros sitios de observación (Kruskal-Wallis, $H = 6.41$, $p < 0.05$), lo cual puede favorecer la propagación de hongos patógenos, además de imponer tasas

de crecimiento bajas. M. G. García (com. pers.) ha observado in situ daño por hongos en plántulas de O. oleifera, sin embargo no ha explorado si hay diferencias entre sitios con diferente luminosidad.

Reproducción

Los datos presentados en la tabla de vida (Cuadro 1), muestran que los individuos de O. oleifera comienzan a reproducirse al llegar a la clase 11 (20 cm de diámetro en promedio). Desde esta clase en adelante la fecundidad de O. oleifera se incrementa progresivamente, incluso entre los individuos de gran tamaño. A este respecto, O. oleifera, se ajusta bien a las predicciones de Harper & White (1974), según las cuales la fecundidad tiende a incrementarse con la edad en las plantas perennes. En otras plantas de ambientes tropicales, también se ha encontrado este mismo patrón, como es el caso de Astrocaryum mexicanum, Welfia georgii y Pentaclethra macroloba (Sarukhán, 1980).

Crecimiento

Aún cuando se observa una tendencia a aumentar el incremento en PAP de un año a otro en los adultos de O. oleifera (Fig. 16), la prueba estadística aplicada indica que la tasa de crecimiento es constante (0.79 cm anual). Otros estudios muestran resultados similares. Hartshorn (1975), encontró que la tasa de crecimiento disminuía con la edad en Pentaclethra macroloba y el mismo patrón se ha encontrado en otros árboles tropicales: Astrocaryum mexicanum (Sarukhán, 1980), Cecropia obtusifolia y Heliocarpus appendiculatus (Núñez-Farfán, 1985), Chamaedorea tepejilote (Oyama, 1984), Nectandra ambigens (Córdova, 1979, 1985) y en plantas perennes pero de climas estacionales, como Nolina parviflora (López-Mata, 1986).

En el caso de juveniles de O. oleifera, estos presentan un aumento en los incrementos de altura y PAP, es decir, crecieron más entre los meses de Marzo 1985 a Diciembre de 1985 que entre Julio de 1984 y Marzo de 1985. Este fenómeno puede estar en relación con la apertura de claros que se establecieron durante el tiempo de estudio y el hecho de que una buena parte de la población de juveniles se

encontraba cerca o en ellos; de tal forma que se vieron beneficiados con tal cantidad de luz, permitiéndoles producir una mayor cantidad de fotosintetatos y asignarlos al crecimiento (ver Bazzaz, 1984; Martínez-Ramos, 1985). Se sabe también que los claros tienen una importancia fundamental en el crecimiento y sobrevivencia de los individuos. En estos sitios se alcanzan las mayores tasas de crecimiento y en algunos casos de reproducción (Martínez-Ramos, 1985).

Las plántulas mostraron un crecimiento característico: sus incrementos varían mucho y aparentemente este es estacional (Fig. 19). Se observa un incremento inicial fuerte y posteriormente decae hasta llegar a decrecer. Este decremento es ocasionado presumiblemente por hongos patógenos (Burdon, 1982), ya que una gran parte del banco de plántulas presentaba síntomas de fungosis; muchas de estas murieron y sólo algunas lograron sobrevivir y reiniciar el crecimiento. Por otro lado, esta disminución en el incremento, e incluso el decremento de altura se presentan hacia los meses de Enero-Marzo, cuando es más alto el índice de herbivoría (Fig. 25); además existe una relación negativa entre la herbivoría y el crecimiento (ésta correlación es significativa): a mayor herbivoría, menos crecimiento (Cuadro 8). Estos resultados son comparables con los encontrados por Dirzo (1984b) (Fig. 1). El sometió experimentalmente plántulas de O. oleifera a diferentes niveles de herbivoría en diferentes condiciones de luz y densidad y encontró que la herbivoría en condiciones de luz no tiene efecto drástico (significativo) sobre el crecimiento y sobrevivencia de las plántulas, en cambio en sombra y alta densidad, las plántulas (incluso sin defoliar) presentaron mayor mortalidad que las de baja densidad.

Es importante considerar entonces a la alta densidad como un factor de competencia en ciertas condiciones que en un momento dado elimina cierta cantidad de individuos, ya que en el presente estudio los sitios de observación permanente se eligieron en función de la alta densidad del banco de plántulas.

Por otra parte aunque Urania fulgens no afecte severamente a los individuos de O. oleifera vía herbivoría, puede ser vector de patógenos (hongos entre otros), que

pueden en un determinado momento producir el efecto discutido en el apartado de sobrevivencia (M. G. García, com. pers.; Dirzo, 1987).

Dinámica poblacional

Aunque se han descrito y discutido los procesos de sobrevivencia, crecimiento, y reproducción para cada estadio de Omphalea oleifera por separado, es necesario hacer referencia a la dinámica poblacional observada en ésta especie durante el período de estudio y con referencia al análisis de proyección poblacional usando matrices de Leftkovich.

La dinámica poblacional implica cambios en la tasa de crecimiento (λ) de la población, y en algunos casos, en las proporciones de cada uno de los estadios.

El Cuadro 5 es ilustrativo de lo que el análisis matricial predice con respecto a la estructura estable de las proporciones de los diferentes estadios de Omphalea oleifera (semillas, plántulas, juveniles y adultos); esta distribución se alcanza después de 89 iteraciones de la matriz de datos, lo cual indica que, si las probabilidades de transición no cambian se llegará a esa estructura en 89 años. Al mismo tiempo, el valor propio de la matriz, λ (lambda), tiene un valor de 1.00846294, el cual es cercano a 1 (en el equilibrio). Si el valor de λ fuese realmente mayor que 1, esto sería una indicación de que la población de Omphalea oleifera en Los Tuxtlas está creciendo. Valores similares de λ se han obtenido en estudios con otras plantas tropicales, por ejemplo de 1.0042 para Astrocaryum mexicanum (Piñero, et al., 1984), de 1.0471 para Stryphnodendron excelsum (Hartshorn, 1972).

Aunque estos valores son todos positivos, lo cual sugiere un crecimiento de la población, no hay certeza si los errores o desviaciones en la matriz de datos, le asocien un valor de desviación a λ que cambie radicalmente la interpretación. Por ejemplo en el caso de Astrocaryum mexicanum (Bayona-Celis y Guzmán-Gómez, 1986), han encontrado que la λ obtenida en el estudio de Astrocaryum mexicanum tiene un error asociado que no rebasa el 4.7%, y aunque es pequeño, este nos indica que el valor de λ puede tomar

valores de 1.0510 a 0.9574, en cuyo caso cambiaría la conclusión posible. El error asociado a λ encontrado para S. excelsum es aún mucho mayor.

Si se compara la estructura poblacional de O. oleifera en Los Tuxtlas con la estructura estable de estadios que predice el modelo en el Cuadro 5, puede verse que existe una diferencia considerable entre la estructura observada con respecto a la estable (lo cual indica que la población no ha alcanzado dicha estructura).

Es importante hacer notar que con la estructura inicial (Cuadro 5), así como con los parámetros de fecundidad y sobrevivencia específicos de cada clase, se logra describir el crecimiento de una población estructurada y predecir su tamaño futuro, su distribución de edades o estadios y su tasa de reemplazo (λ). Además, puede hacerse el análisis de sensibilidad que evalúa como algunos cambios o perturbaciones pequeñas en los distintos elementos de la matriz afectan el valor de λ . Se conoce como el parámetro más sensible a aquel que produce un cambio mayor en λ . En nuestro estudio, el parámetro más sensible corresponde al elemento $X_{11,11}$ de la matriz que es la probabilidad de sobrevivir o permanecer en la primera categoría de adultos reproductivos (ver Cuadro 2).

Este resultado no parece ser muy sorprendente. Teóricamente el cambio de la edad a la primera reproducción es uno de los factores que afectan más la tasa de crecimiento poblacional (Krebs, 1985), y la edad a la primera reproducción tiene el máximo valor reproductivo (sensu Fisher, 1930 en Wilson & Bossert, 1975).

Otro aspecto interesante que revela el análisis de proyección poblacional en O. oleifera, es que en la estructura estable de edades, la proporción de semillas es menor a la de plántulas; la explicación de esto que a primera vista parece incongruente, podría ser el hecho de que O. oleifera no tiene banco de semillas, es decir todas germinan o mueren pero no tienen latencia (Ibarra-Manríquez, com. pers) y el que no todas las plántulas están pasando al estadio superior de juveniles o muriendo, sino que una proporción permanece en el estadio original (sin crecer, como lo muestran los datos de crecimiento), produciéndose una

acumulación de plántulas en un estadio de tamaño. De otra forma, no sería posible que germinaran más plántulas que el número de semillas disponible.

En la regulación de los números de las poblaciones se han invocado tanto a los factores físicos como a los bióticos y O. oleifera parece no ser la excepción.

Al menos en el caso de los factores físicos ya se ha señalado el análisis correlativo que existe entre el sitio de menor luminosidad y la sobrevivencia de plántulas. También en plántulas se encontró una correlación negativa entre la herbivoría y el crecimiento. En los juveniles se detectó que las muertes tuvieron algunas veces que ver con el ataque por defoliadores (Urania fulgens, Atta cephalotes y patógenos), y aunque en el caso de los adultos reproductivos no se detectaron muertes, puede deberse ésto a la escala de tiempo y espacio que ocupó el estudio.

No obstante estos dos factores físicos y bióticos, con todos sus componentes (p. ej., luz, temperatura, humedad, interacciones, etc) debería considerarse la historia reciente de la comunidad como un factor que afecta la dinámica de la población de O. oleifera, es decir, encontrar explicaciones considerando la comunidad total. A este respecto, se ha señalado que las selvas tropicales son dinámicas en el sentido de que su dósel se renueva rápidamente (Hartshorn, 1978). Los valores de tasa de renovación encontrados a la fecha van desde 67 años en Los Tuxtlas (Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla, 1986) hasta mayores de 200 años (Poore, 1968).

Es muy probable que las diferentes tasas de renovación para distintas selvas reflejen diferencias reales en su dinámica, pero también puede deberse a su historia reciente, es decir que algunas estén más perturbadas que otras.

La relación de la dinámica de la comunidad con la dinámica poblacional de O. oleifera viene dada por el hecho de que siendo una especie casi pionera, se beneficia con la apertura de claros. Esto sin duda puede afectar la cantidad de reclutamientos a la población y las probabilidades de transición (Ix) a tamaños mayores (crecimiento). Es también factible que como resultado del área estudiada (2.5 ha.) sólo se esté considerando una parte poco representativa de la

población de O. oleifera o más afectada por la perturbación. De hecho, existen datos que indican que la tasa de renovación en la selva de Los Tuxtlas varía espacialmente, siendo las dos primeras hectáreas usadas en este estudio de las más dinámicas quizás por encontrarse en el borde de la selva (Sarukhán, et al, 1985).

¿Se benefician los individuos de Omphalea oleifera con la apertura de claros?. ¿Opera el modelo de Janzen-Connell para Omphalea oleifera?. ¿Regulan los herbívoros el establecimiento, sobrevivencia y reproducción de ésta especie?. No podríamos dar una respuesta satisfactoria a todas estas preguntas, pero ciertamente, la hipótesis de Janzen-Connell predice espaciamiento entre los individuos adultos, lo que generaría mayor diversidad; sin embargo en sólo 2.5 ha. se encuentran 21 individuos de ésta especie ≥ 10 cm de DAP (es decir reproductivos).

Por otra parte si verdaderamente esta área estudiada es altamente dinámica y afecta a la población de O. oleifera como probablemente a muchas otras (Cecropia obtusifolia p. ej.), es posible que esto explique la λ mayor que 1 que indica un crecimiento poblacional positivo (en caso de que ésta no presentara desviaciones).

Por estas razones, aunque en este estudio se intentó buscar el papel de los herbívoros en la dinámica poblacional de Omphalea oleifera, parece ser evidente que en su regulación no sólo están actuando factores físicos y bióticos que afectan localmente a los individuos, sino que también la dinámica de la comunidad y su historia reciente afectan tanto a la población de esta especie como modifican a su vez, el efecto de los dos conjuntos de factores (físicos y bióticos).

Herbivoría y su correlación con los parámetros demográficos de Omphalea oleifera

Los niveles de daño observados en los diferentes estadios (edades) de O. oleifera (Figs. 23, 24 y 25), muestran que existe un desfaseamiento en los picos de máxima defoliación para cada categoría.

-Arboles

A partir de la llegada de U. fulgens en los meses de Agosto-Septiembre, se incrementa la herbivoría en los adultos hasta alcanzar su máximo en Noviembre (I.H. = 3; aprox. 75% de daño por individuo). Después de éste período los árboles de O. oleifera quedan prácticamente sin hojas. Estos datos son acordes a los observados por Dirzo (1984b) y Dirzo (1987); él observó que Urania fulgens exhibe explosiones poblacionales (en general anuales) desde finales de Septiembre (justo después de que los adultos inmigran a los Tuxtlas), hasta aproximadamente Marzo (época en que la población empieza a experimentar una reducción considerable (L. Mota, com. pers). Durante este período varias generaciones de larvas emergen, defoliando espectacularmente los árboles. Con frecuencia las larvas de estadios avanzados se descuelgan del dosel devastando a los individuos juveniles y a las plántulas que se encuentran por debajo de los árboles mayores. Algunos árboles alcanzan hasta 70% de defoliación durante el período de irrupción poblacional (anual aunque de magnitud variable) de Urania fulgens. Sin embargo, aún cuando los adultos de O. oleifera mantuvieron un I.H. promedio de 1.02 (aproximadamente 26.5% de daño), este hecho aparentemente no tiene repercusión inmediata en los árboles de O. oleifera ya que las correlaciones entre herbivoría, crecimiento y fecundidad no fueron significativas; incluso, después del período de defoliación de 1984-85, el incremento en PAP fue ligeramente mayor, aunque no significativo.

Lo anterior puede significar que O. oleifera tiene alguna manera de almacenar recursos, lo cual aunado a que los episodios de defoliación no ocurren todos los años y a las características caducifolias de O. oleifera, le da oportunidad de no agotarlos; además, como demuestra el estudio de Rockwood (1973), los árboles defoliados no muestran los efectos sino hasta el 2do. año por lo menos; por otro lado, los experimentos de Zagorín-Dirzo (datos no publicados), muestran que en condiciones de alta luminosidad -como ocurre en el dosel-, la defoliación masiva en plántulas no causa mortalidad per se, ni tiene repercusión drástica en el crecimiento. Tomando en cuenta que en O.

oleifera la etapa mas crítica, en cuanto a sobrevivencia, es la de plántula (ver Mendoza, et al, 1987 en donde menciona los efectos de la defoliación en plántulas de Astrocaryum mexicanum), cabe esperar que en los adultos, el efecto de la herbivoría por U. fulgens por sí solo sea mínimo.

-Juveniles

Estos presentan igualmente estacionalidad en el daño y siguen el mismo patrón de herbivoría de los individuos adultos, aunque ligeramente desfasado, debido probablemente a que son los adultos los mas aparentes y luego de que las larvas de U. fulgens dan cuenta de las hojas de estos o son molestadas por hormigas u otro organismo, bajan a los juveniles y plántulas; aunque generalmente son los últimos estadios de desarrollo larval y el daño que pueden causar antes de encapullarse y comenzar su metamorfosis es menor que el causado por larvas de estadios primarios. Sin embargo, los individuos juveniles son los que presentan el máximo I.H. (promedio =1.38; ca. 34.5% de daño), lo cual probablemente pueda atribuirse a las hormigas "arrieras" (Atta cephalotes) (Dirzo, 1987), ya que 42 individuos (ca. 25% de la población de juveniles, se encontraban en las cercanías inmediatas a un nido reciente de estas hormigas. Estos insectos causan defoliaciones masivas a veces a una gran variedad de árboles, arbolillos, arbustos y palmas; esto es particularmente notable en las cercanías a los nidos del insecto. En estas zonas, Dirzo (1987) ha observado defoliaciones sucesivas en ocasiones hasta que la planta muere en por lo menos 10 spp. diferentes, O. oleifera entre ellas. Cabe señalar que en el presente estudio la mayor mortalidad ocurrió en el sitio donde los juveniles se encontraban cerca del hormiguero de Atta cephalotes (10 de 42 individuos). Es probable que en este sitio la herbivoría sí tenga correlación con la sobrevivencia. Sin embargo en general no existe correlación entre la herbivoría y el crecimiento y la fecundidad (Cuadro 6). En todo caso los argumentos presentados para adultos pueden ser válidos para juveniles también, pues en estos hubo un incremento en el crecimiento (Figs. 17 y 18), lo cual puede estar en relación a la estacionalidad ya que el primer período de

medición (Jul. 1984- Mar 1985), ocurrió después de la época de "secas", mientras que la segunda medición (Mar-Dic 1985) ocurre después de los nortes (gran precipitación pluvial). A este respecto, Frankie, et al (1974), mencionan que es frecuente suponer que los fenómenos estacionales no están presentes en las regiones tropicales y que este concepto se basa en los registros de temperatura y no en observaciones biológicas. La precipitación pluvial es decisiva en muchas áreas de clima tropical y las temporadas seca y de lluvias ejercen efectos importantes en la estructura y dinámica de la comunidad.

-Plántulas

Las plántulas mostraron el índice de herbivoría promedio más bajo (I.H.=0.82 ca 20.5% de daño). Sin embargo mantuvieron el mismo patrón de juveniles y adultos. El promedio se acerca mucho al encontrado por De la Cruz y Dirzo (1987) en plántulas de O. oleifera en una medición puntual (19.5% de daño).

Unicamente en esta categoría la herbivoría tuvo una correlación negativa significativa con el crecimiento (Cuadro 6); es decir, las plántulas mas dañadas crecieron menos que las que presentaron menos daño. Mendoza, et al (1987) encontraron resultados similares en plántulas de Astrocaryum mexicanum al defoliar artificialmente plántulas, juveniles y adultos. El estadio mas afectado por la defoliación fué el de las plántulas, siendo estas las que presentaron mayor mortalidad y menor crecimiento que los juveniles y adultos de Astrocaryum mexicanum.

Se puede decir, como resultado de este estudio, que en O. oleifera la herbivoría por Urania fulgens sólo tiene un efecto notable en el crecimiento de las plántulas en forma directa, aunque probablemente existan correlaciones internas, p. ej. que la herbivoría afecte el crecimiento de las plantas y que el crecimiento esté correlacionado con la capacidad de sobrevivencia de las plántulas; este sería un estudio que podría realizarse en el futuro. A continuación se plantean nuevas posibilidades en el estudio de esta especie.

PROPOSICIONES PARA LA CONTINUACION DEL ESTUDIO DE
Omphalea oleifera Y SU INTERACCION CON Urania fulgens

Es evidente que han quedado muchos huecos por llenar en el presente estudio, sin embargo este trabajo preliminar puede servir de introducción a trabajos posteriores sobre este sistema; entre otros:

- Observación de los episodios de defoliación masiva por U. fulgens en adultos de O. oleifera y su efecto a largo plazo sobre el crecimiento y la reproducción.
- Medición de la tasa de herbivoría de una manera precisa y su efecto sobre la demografía foliar de ésta planta.
- Estudios de exclusión de herbívoros y observación del desempeño de la planta a corto y mediano plazos.
- Estudio del comportamiento de esta especie en ambientes contrastantes (p. ej. claros y en selva madura).
- Análisis fitoquímicos y su posible relación con los episodios de defoliación, ya que aparentemente una planta que es sometida a varios episodios de defoliación produce de alguna forma sustancias que la hacen menos digerible por U. fulgens (defensas inducibles).
- Determinación de los patógenos que afectan a O. oleifera y su correlación con las diferentes condiciones medioambientales en las que se puede encontrar esta planta.

Estas son sólo algunas de las posibles vías que seguramente plantearán nuevas alternativas para una mejor comprensión de Omphalea oleifera y su herbívoro específico Urania fulgens.

BIBLIOGRAFIA

- Alvarez-Buylla, E. 1986. DEMOGRAFIA Y DINAMICA POBLACIONAL DE Cecropia obtusifolia Bertol. (Moraceae) EN LA SELVA DE LOS TUXTLAS, VER. MEXICO. Tesis de Maestría en Ciencias. Fac de Ciencias, UNAM. México.
- Augsburger, C. K. 1983. Seed dispersal of a tropical tree, Platypodium elegans, and escape of its seedlings from fungal pathogens. JOURNAL OF ECOLOGY, 71: 759-771.
- Augsburger, C. K. & C. K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density and light conditions. ECOLOGIA, 61: 211-217.
- Banister, B. A. 1970. Ecological life cycle of Euterpe globosa Gaertn. pp 1379-1389. In Odum, H. T. & Pigeon, R.F. (eds.) ECOLOGY OF A TROPICAL RAIN FOREST. Oak Ridge, Tenn., US Atomic Energy Comm.
- Bayona-Celis, R.M. y Guzmán-Gómez, S. 1986. ALGUNAS PROPIEDADES DE LOS MODELOS DE DINAMICA DE POBLACIONES ESTRUCTURADAS. Tesis profesional, Fac. de Ciencias, UNAM. México. 60pp.
- Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. pp 233-243. In Medina, E., Mooney, H. A. & Vázquez-Yanes, C. (eds.). PHYSIOLOGICAL ECOLOGY OF PLANTS OF THE WET TROPICS. Dr. Junk Publs., The Hague, The Netherlands.
- Becker, P. 1983. Effects of insect herbivory and artificial defoliation on survival of Shorea seedlings. pp 241-252. In Sutton, S.L., Whitmore, T.C. & Chadwick. A.C. (eds.). TROPICAL RAIN FOREST: ECOLOGY AND MANAGEMENT. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1986. ECOLOGY. INDIVIDUALS, POPULATIONS AND COMMUNITIES. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Brokaw, N.V.L. 1982. The definition of tree-fall gap and its effect on forest dynamics. BIOTROPICA, 14: 158-160.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Treefall, regrowth and community structure in tropical forest. In: Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). THE ECOLOGY OF NATURAL DISTURBANCES AND PATCH DYNAMICS. Academic Press, New York. pp 53-69.
- Burdon, J.J. 1982. The effect on fungal pathogens on plant communities. pp 99-122 In Newman, E.I. (ed.), THE PLANT COMMUNITY AS A WORKING MECHANISM. British Ecological Society, Special Publications No. 1, Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.

Carabias, J. 1979. ANALISIS DE LA VEGETACION DE LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA Y COMUNIDADES DERIVADAS DE ESTA EN UNA ZONA CALIDO-HUMEDA DE MEXICO, LOS TUXTLAS VER. Tesis profesional. Fac. de Ciencias, UNAM. 68 pp.

Caswell, H. (en prensa). Matrix population models in the analysis of complex plant life cycles. AMERICAN MATHEMATICAL SOCIETY. Providence, R.I.

Clark, K.D. & D.B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. AMERICAN NATURALIST. 124(6):769-788

Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In P.J. den Boer and G.R. Gradwell, (eds.) DYNAMICS OF POPULATIONS. Proceedings of the advanced study Institute on Dynamics of numbers in populations, Osterbeek, 1970. Center for Agricultural Publishing and documentation, Wageningen. pp 298-310.

Cook, R.E. 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. pp 207-231 In O.T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson & P.H. Raven (eds.), TOPICS IN PLANT POPULATION BIOLOGY. Columbia University Press, New York, New York, USA.

Córdova, C.B. 1979. EFECTOS DE LA DENSIDAD, LA DISTANCIA AL ARBOL PROGENITOR Y LA DEPREDACION EN EL CRECIMIENTO Y SOBREVIVENCIA DE PLANTULAS DE Nectandra ambigens (Blake). Tesis Profesional. Fac. de Ciencias, UNAM. México, 132 pp.

Córdova, C.B. 1985. Demografía de árboles tropicales. In Gómez Pompa, A. y Del Amo, S. (eds.), REGENERACION DE SELVAS II. Editorial Alhambra, México.

Crawley, M.J. 1983. HERBIVORY. DYNAMICS OF ANIMAL PLANT INTERACTIONS. Blackwell Scientific Publications, London.

Crawley, M. J. 1985. Reduction of oak fecundity by low-density herbivore populations. NATURE, 314: 163-164.

Cruz de la, M. & R. Dirzo. 1987. A survey of the standing levels of herbivory on seedlings from a Mexican rain forest. BIOTROPICA, 19: 98-107

Daniel, W.W. 1978. APPLIED NONPARAMETRIC STATISTICS. Houghtton Mifflin Company. Boston. 3: 76-80.

Dawkins, D. & C. Field. 1978. A long term surveillance system for British Woodland vegetation. Occasional Paper. No. 1, Department of Forestry, Oxford University.

Dirzo, R. 1980. Experimental studies on slug-plant interactions I. The acceptability of thirty plant species to the slug Agriolimax caruanae. JOURNAL OF ECOLOGY, 68: 981-998.

Dirzo, R. 1982. Effects of insects on the population dynamics of plants in a Mexican tropical rain forest. pp 443, In Visser, J.H. & Minks, A.K. (eds.) Proc. 5th. Int. Symp. INSECT-PLANT RELATIONSHIPS. Wageningen, Pudoc, The Netherlands.

Dirzo, R. 1984a. Insect-Plant interactions: some ecophysiological consequences. pp 209-224 In Medina, E.; Mooney, H.A. & Vázquez-Yanes, C. (eds.), PHYSIOLOGICAL ECOLOGY OF PLANTS OF THE WET TROPICS. Dr Junk. Publs., The Hague, The Netherlands.

Dirzo, R. 1984b. Herbivory: A phytocentric overview. pp 141-165, In R. Dirzo & J. Sarukhán (eds.), PERSPECTIVES ON PLANT POPULATION ECOLOGY. Sinauer Ass. Inc. Publ., Sunderland, MA.

Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtlas", In Ecología y Ecofisiología de plantas en bosques mesoamericanos. D. Clark, R. Dirzo & N. Fetcher (eds.). REV. REV. BIOL. TROP. (SUPL. 1): 119-131.

Dirzo, R. & J.L. Harper. 1982. Experimental studies on slug-plant interactions. IV. The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of Trifolium repens in the field. JOURNAL OF ECOLOGY. 70: 119-138.

Dirzo, R. & C. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. In A. Estrada and T.H. Fleming (eds.) FRUGIVORES AND SEED DISPERSAL. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. pp: 237-249

Dirzo, R. & J. Sarukhán (eds.). 1984. PERSPECTIVES ON PLANT POPULATION. Sinauer Ass. Inc. Publ., Sundrland Mass.

Flores, S. 1971. ESTUDIO DE LA VEGETACION DEL CERRO DEL VIGIA DE LA ESTACION DE BIOLOGIA TROPICAL DE LOS TUXTLAS VER. Tesis profesional. Fac. de Ciencias, UNAM., México. 66 pp.

Fournier, L. A. & S. Salas. 1967. Tabla de vida para el primer año de de la población de Dipterodendron costaricense Radlk. TURRIALBA, 17: 348-350.

Frankie, G.W.; H.G. Baker & P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. JOURNAL OF ECOLOGY, 62: 881-919.

Gadgil, M. & W. Bossert. 1970. Life historical Consequences of natural Selection. THE AMERICAN NATURALIST, 104 (935): 1-24.

García, E. 1981. MODIFICACION AL SISTEMA DE CLASIFICACION DE KOEPPEN (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 3a. edición. García. México. 152 pp.

Gómez-Pompa, A. 1978. Ecology of the vegetation of Veracruz. In VEGETATION AND VEGETATIONAL HISTORY OF NORTHERN LATIN AMERICA. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam. pp 73-148.

Goldsmith, F. B. & C. M. Harrison. 1976. Description and analysis of vegetation. pp 85-155. In Chapman, S. B. (ed.) METHODS IN PLANT ECOLOGY. Blackwell, Oxford.

Greigh-Smith, F. 1983. QUANTITATIVE PLANT ECOLOGY. Blackwell Scientific Publications. Studies in ecology. Vol. 9. Oxford, G. B.

Harper, J.L. 1977. POPULATION BIOLOGY OF PLANTS. Academic Press, London.

Harper, J.L. & White, J. 1974. The demography of plants. ANN. REV. ECOL. SYST. 5: 419-463.

Hartshorn, G.S. 1972. ECOLOGICAL LIFE HISTORY AND POPULATION DYNAMICS OF Pentaclethra macroloba, A TROPICAL WET FOREST DOMINANT, AND Stryphnodendron excelsum, AN OCASSIONAL ASSOCIATE. Ph. D. Thesis, University of Washington.

Hartshorn, G.S. 1975. A matrix model of tree population Dynamics. In Golley, F.B. & E. Medina (eds.) TROPICAL ECOLOGICAL SYSTEMS. Springer-Verlag, New York Inc. p 41-51.

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.

Hubbell, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. OIKOS, 35: 214-224.

Ibarra-Manríquez, G. 1985. ESTUDIOS PRELIMINARES SOBRE LA FLORA LENOSA DE LA ESTACION DE BIOLOGIA TROPICAL LOS TUXTLAS VER. MEXICO. Tesis profesional. Fac de Ciencias, UNAM, 264 pp.

Iriarte, S. 1987. ANALISIS DEL CRECIMIENTO Y LA PLASTICIDAD FENOTIPICA DE PLANTULAS DE TRES ESPECIES ARBOREAS DE UNA SELVA ALTA PERENNIFOLIA. Tesis profesional. Fac de Ciencias, UNAM, México.

Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. AM. NAT. 104:501-528.

Janzen, D.H. 1976. Reduction of Mucuna andreana (Leguminosae) ECOLOGY, 57(4): 826-828.

Krebs, Ch.J. 1985. ECOLOGIA. ESTUDIO DE LA DISTRIBUCION Y LA ABUNDANCIA. 2a. Edición, Editorial Harla. México. 753 pp.

Lieberman, D., M. Lieberman, G. Hartshorn & R. Feralta. 1985. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. JOURNAL OF ECOLOGY, 1: 97-109.

Louda, S. M. 1982. Limitation of the recruitment of the shrub Haplopappus squarrosus (Asteraceae) by flower- and seed-feeding insects. JOURNAL OF ECOLOGY, 70(1): 43-53.

Lowman, M.D. 1982. Effects of different rates and methods of leaf removal on rain forest seedlings of coachwood (Ceratopetalum apetalum). AUST. J. BOT. 30: 477-483.

López-Mata, L. 1986. ESFUERZO REPRÓDUCATIVO Y SOBREVIVENCIA DE Nolina parviflora (Liliaceae) EN LA ZONA SEMIARIDA POBLANO-VERACRUZANA. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.

Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado presente y futuro. In: Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yanes, C., Del Amo, S. y Butanda, A. (eds.). REGENERACION DE SELVAS. CECSA, México. pp 31-69.

Martínez-Ramos, M. 1980. ASPECTOS SINECOLOGICOS DEL PROCESO DE RENOVACION NATURAL DE UNA SELVA ALTA PERENNIFOLIA. Tesis profesional. Fac. de Ciencias, UNAM. México. 181 pp.

Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, historia de vida de los árboles y la dinámica de la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In Gómez-Pompa, A. y Del Amo, S. (eds.). REGENERACION DE SELVAS II. Editorial Alhambra, México.

Martínez-Ramos, M & E. Alvarez-Buylla. 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: The case of Cecropia obtusifolia at Los Tuxtlas, México. In: Fleming, T. & A. Estrada. (eds.), FRUGIVORES AND SEED DISPERSAL. pp. 333-346. Junk Publishers, The Hague Netherlands.

Mendoza-Ochoa, A.E. 1981. MODIFICACIONES DEL EQUILIBRIO FOLIAR Y SUS EFECTOS EN EL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO Y VEGETATIVO EN Astrocaryum mexicanum. Tesis profesional. Fac. de Ciencias, UNAM. México. 144pp

Mendoza, A., D. Piñero and J. Sarukhán. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of Astrocaryum mexicanum. JOURNAL OF ECOLOGY, 75: 545-554.

Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. BOL. SOC. BOT. MEX., 28: 29-179.

Núñez-Farfán, J.S. 1985. ASPECTOS ECOLOGICOS DE ESPECIES PIONERAS EN UNA SELVA HUMEDA DE MEXICO. Tesis profesional. Fac. de Ciencias. UNAM. México. 235 pp

Núñez-Farfán, J.S. y R. Dirzo. 1984. Efecto de la defoliación artificial en el crecimiento y sobrevivencia de Heliocarpus appendiculatus Turcz. (Tiliaceae) en la selva de Los Tuxtlas Ver. p 161. In RESUMENES DEL 9o. CONGRESO MEXICANO DE BOTANICA (SOC. BOT. MEX.), México.

Oyama, A.K. 1984. BIOLOGIA COMPARATIVA ENTRE INDIVIDUOS MASCULINOS Y FEMENINOS DE *Chamaedorea tepejilote* (Palmae). Tesis profesional. Fac de Ciencias. UNAM. México. 228 pp.

Oyama, A.K. y F. Espinoza, F. 1986. Herbívoros y plantas ¿Cómo interactúan?. CIENCIAS. 9: 38-46

Oyama, A.K. 1987. DEMOGRAFIA Y DINAMICA POBLACIONAL DE *Chamaedorea tepejilote* Liebm. (Palmae) EN LA SELVA DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ (México). Tesis de Maestría en Ciencias (Biología). Fac. de Ciencias, UNAM, México.

Pyke, D. A. & J. N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. ECOLOGY. 67(1): 240-245.

Piñero, D., J. Sarukhán y E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. 1: Estructura de las poblaciones. BOL. SOC. BOT. MEX. 37: 69-118.

Piñero, D., M. Martínez-Ramos & J. Sarukhán. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and sensitivity analysis of its finite rate of increase. JOURNAL OF ECOLOGY. 72: 977-991.

Poole, R.W. 1974. AN INTRODUCTION TO QUANTITATIVE ECOLOGY. Mc Graw-Hill. Kogakusha, LTD. Tokyo, Japón. pp 102-105.

Poore, M. E. D. 1968. Studies on Malaysian rain forest. I. The forest on Triassic sediments in Jengka Forest Reserve. JOURNAL OF ECOLOGY. 56: 143-196.

Popma, J., F. Bongers, M. Martínez-Ramos & E. Veneklaas. (en prensa). Pioneer species distribution in treefall gaps in tropical rain forest; a gap definition and its consequences. JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY.

Rausher, M.C. & Feeny. 1980. Herbivory. Plant density, and plant reproductive success: the effect of *Battus philenor* on *Aristolochia reticulata*. ECOLOGY 61(4): 905-917.

Rockwood, L.L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. ECOLOGY. 54: 1363-1369.

Rzedowsky, J. 1978. VEGETACION DE MEXICO. Limusa. México. 11: 159-172.

Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. In: Tomlinson, P.B. & Zimmerman (eds). TROPICAL TREES AS LIVING SYSTEMS. Cambridge University Press, Cambridge. pp 161-188.

Sarukhán, J. 1980. Demographic problems in tropical systems In: Solbrig, O.T. (ed). DEMOGRAPHY AND EVOLUTION IN PLANT POPULATIONS. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Sarukhán, J., Piñero, D. & Martínez-Ramos, M. 1985. Plant demography: a community level interpretation. In: J. White (ed.), STUDIES ON PLANT DEMOGRAPHY: A Festschrift for JOHN L. HARPER. Academic Press, London. pp: 17-31

Scheffler, W.C. 1981. BIOESTADÍSTICA. Fondo Educativo Interamericano. U.S. 164-187.

Smith, N. G. 1982. Host plant toxicity and migration in the day-flying moth Urania. FLORIDA ENTOMOLOGIST. 66 (1): 76-85

Smith, N. G. 1983. Periodic migrations and population fluctuations by the Neotropical day-flying moth Urania fulgens through the Isthmus of Panamá. pp 331-44 In Leigh, E. A. S. Rand & D. Windsor (eds.). THE ECOLOGY OF A TROPICAL FOREST: SEASONAL RHYTHMS AND LONG TERM CHANGES. Smithsonian Institution Press and Oxford Univ. Press.

Solbrig, O. T. 1980. Demography and natural selection. pp. 1-20. In Solbrig, O. T. (ed.). DEMOGRAPHY AND EVOLUTION IN PLANT POPULATION. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Soto, M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de "Los Tuxtlas" Ver. In: Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yanes, C., Del Amo, S. y Butanda, A. (eds). REGENERACION DE SELVAS. CECOSA. México.

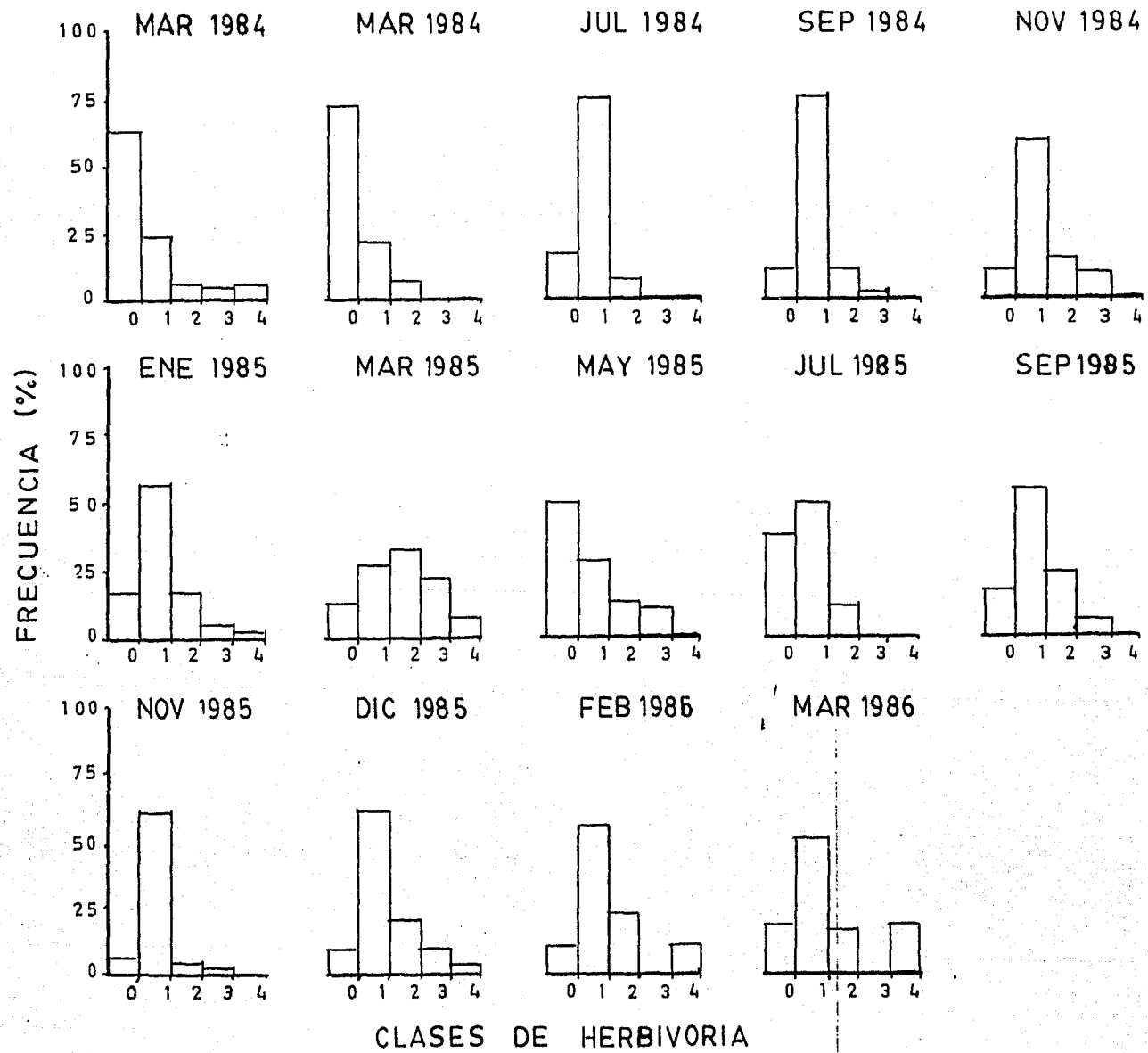
Van Valen, 1975. Life, death and energy of a tree. BIOTROPICA. 7(4): 260-269.

Whitmore, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson, P.B. & M.H. Zimmerman (eds.) TROPICAL TREES AS LIVING SYSTEMS. Cambridge, University Press, London.

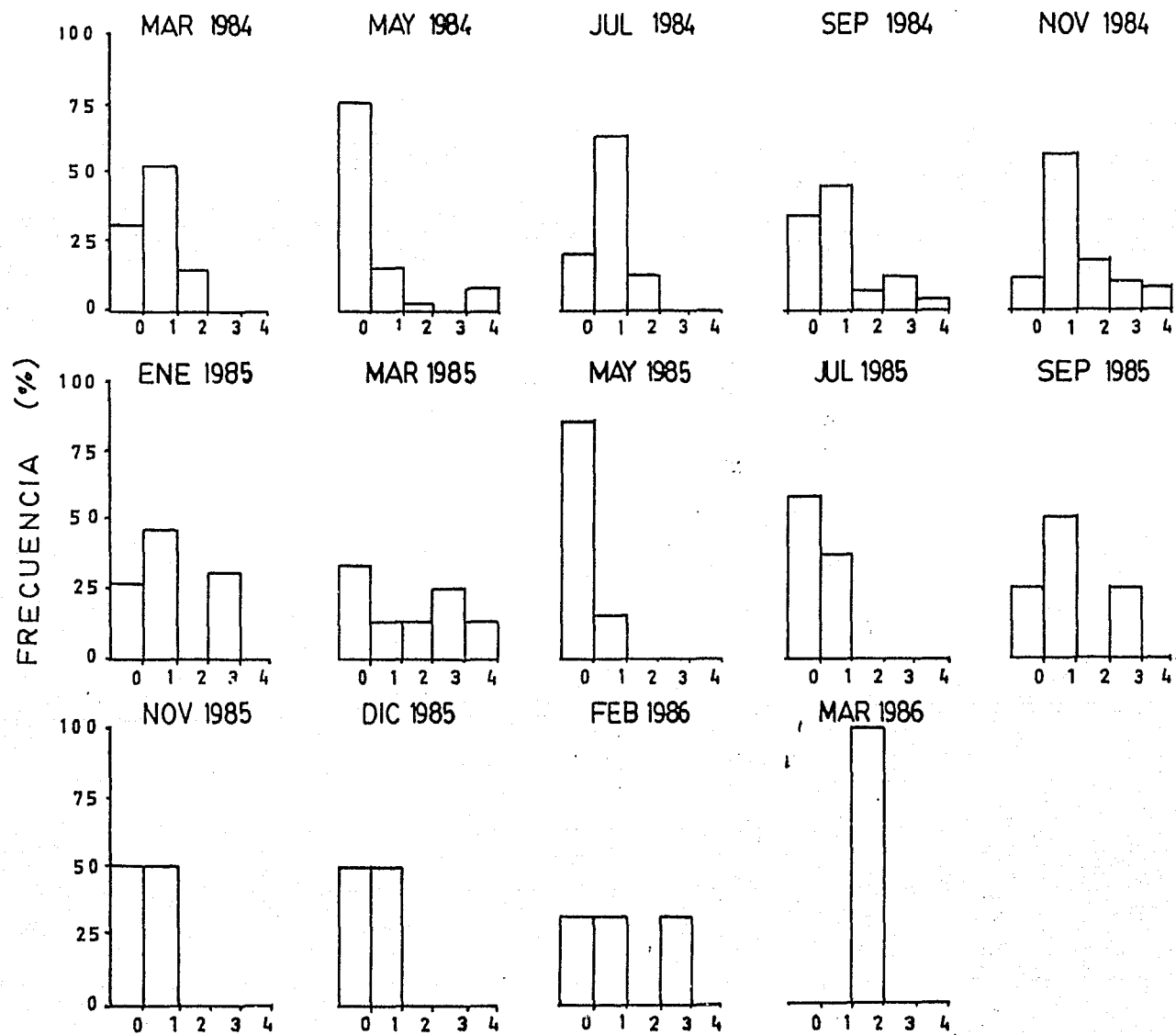
Wilson, E. O. & H. B. Bossert. 1971. A PRIMER OF POPULATION BIOLOGY. Sinauer Associates, Inc. Sunderland Mass.

Zar, J.H. 1974. BIostatistical ANALYSIS. Prentice Hall. London.

APENDICE I



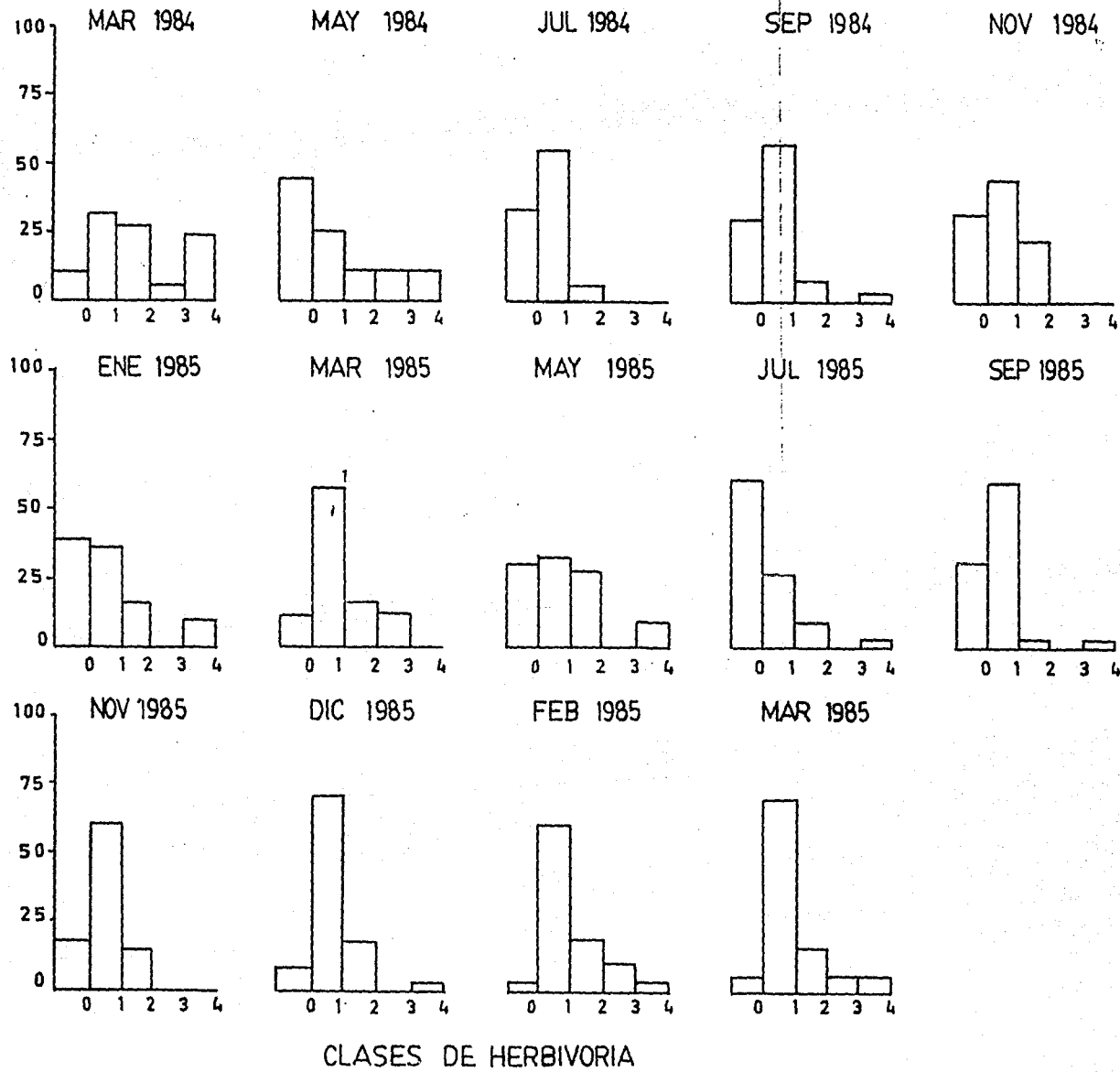
Distribución de frecuencias de clases de índices de herbivoría en el sitio 1 de plántulas de Omphalea oleifera.



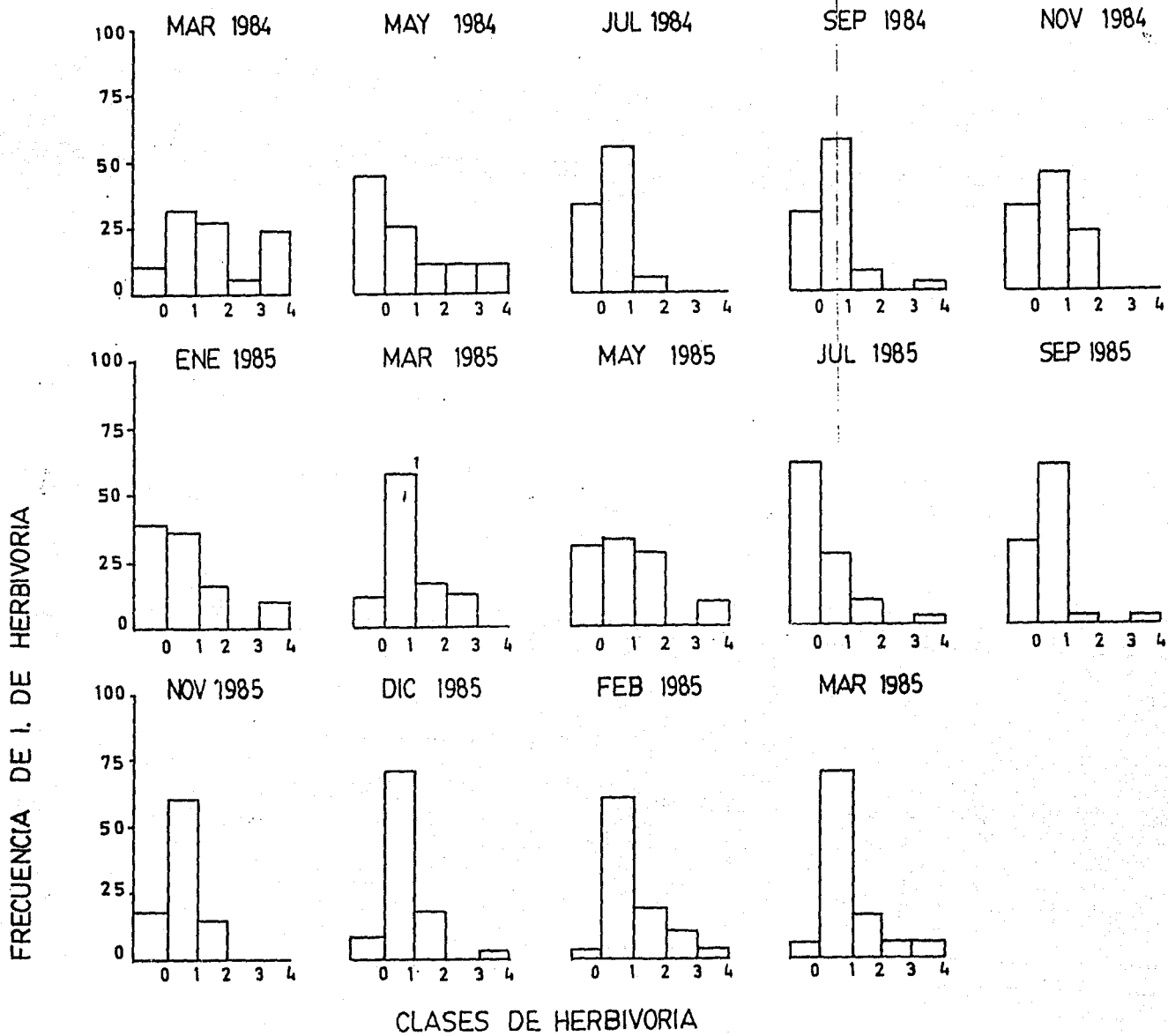
CLASES DE I. DE HERBIVORIA.

Distribución de frecuencias de clases de índices de herbivoría en el sitio 2 de plántulas de Omphalea oleifera.

FRECUENCIA DE I. DE HERBIVORIA



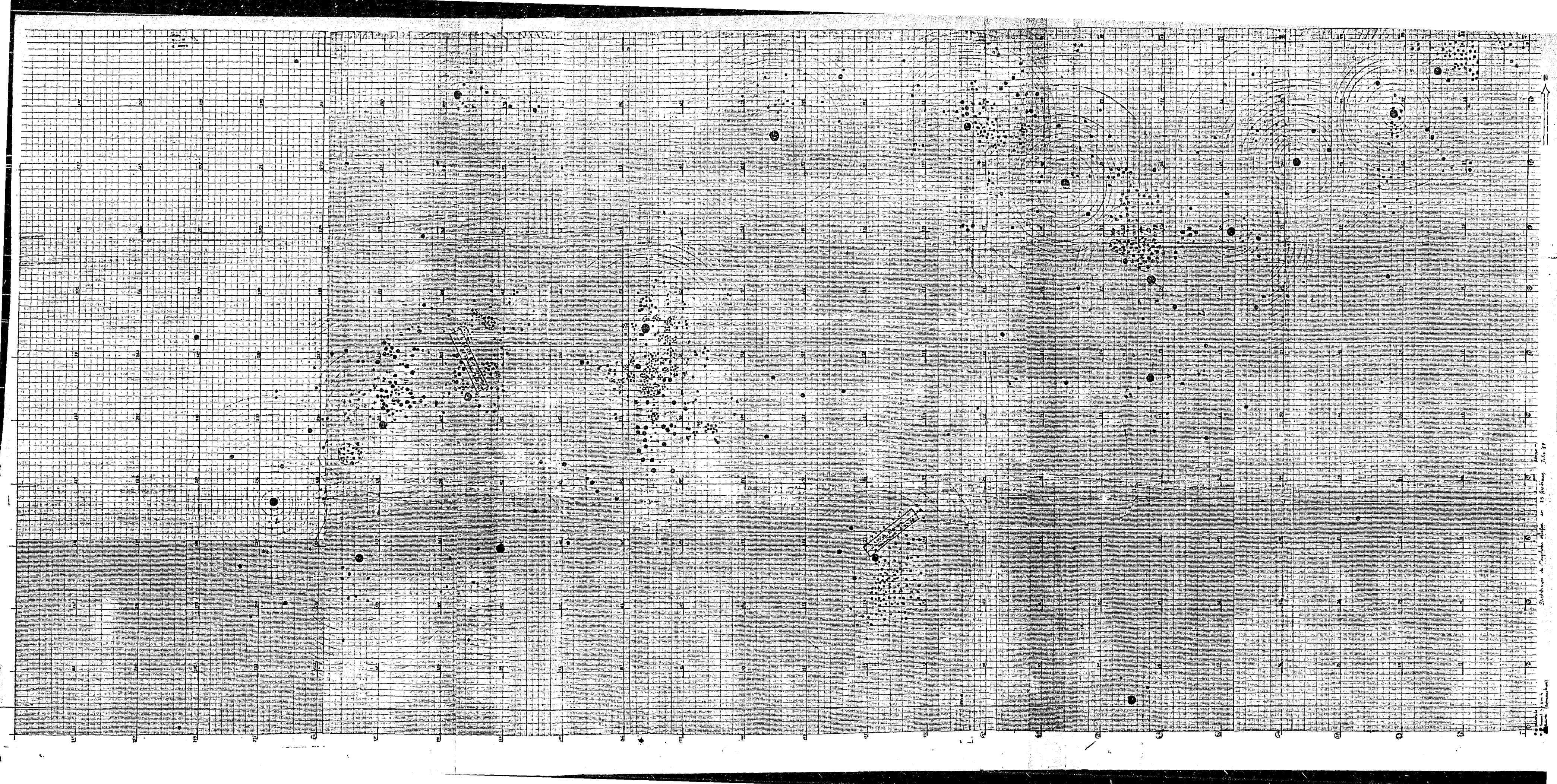
Distribución de frecuencias de clases de índices de herbivoría en el sitio 3 de plántulas de Omphalea oleifera.



Distribución de frecuencias de clases de índices de herbivoría en el sitio 3 de plántulas de Omphalea oleifera.

APENDICE II

Mapa de la distribución de la población de Omphalea oleifera en 2.5 ha de selva en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz. Simbología: (●) Arboles adultos, (.) juveniles y (.) plántulas. Cada cuadro numerado representa un área de 100 m².



Datierung der Constellationen von 18. März 1875

1875