



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**



**FACULTAD DE CIENCIAS**

**BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM**

*Celia Jiménez Sierra*

**"ESTUDIOS EXPERIMENTALES SOBRE LA ACEPTABILIDAD DEL  
FOLLAJE DE PLANTAS TROPICALES A INSECTOS FITOFAGOS"**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:**

**MAESTRO EN CIENCIAS  
- BIOLOGIA -**

**P R E S E N T A:**

**BIOL. CECILIA LEONOR JIMENEZ SIERRA**

**MEXICO, D. F.**

**1988**

A María de los Dolores y Juan Francisco

A Roberto y Daniel

## AGRADECIMIENTOS

El trabajo que aquí se presenta no hubiera podido realizarse sin la colaboración y el apoyo de un gran número de personas.

Estoy en deuda con Rodolfo Dirzo Minjarez, director de esta tesis, quien me aceptó en su grupo de trabajo ofreciéndome su guía y su paciencia.

Mis compañeros del Departamento de Ecología (ahora Centro de Ecología) y los trabajadores de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" me brindaron su apoyo y compañía en la realización de diversas actividades.

Guillermo Ibarra-Manríquez y Santiago Sinaca Colín me auxiliaron desinteresadamente en la colecta de las plantas y su identificación.

Miguel Martínez-Ramos me ofreció parte de su tiempo durante el análisis de los datos y al igual que Juan Nuñez-Farfán contribuyó con sus observaciones a la versión final de este trabajo.

Sonia Careaga y Marlene de la Cruz me ayudaron a vencer el miedo que me inspiraba el uso de la computadora.

María Cristina Pérez Amador, responsable del Laboratorio de Fitoquímica de la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M., y su equipo de trabajo, especialmente Alma Rosa González Esquinca y Aida Neli García Argaéz, me ofrecieron su experiencia y todas las facilidades necesarias para realizar los análisis fitoquímicos.

María Cristina Pérez Amador, Rodolfo Dirzo Minjarez, Jorge Soberón Mainero, Miguel Ángel Morón Ríos, Patricia Moreno-Casasola Barceló, Rebeca Peña Martínez y Ana Elena Mendoza Ochoa, accedieron amablemente a formar parte del jurado dictaminador de este trabajo; sus valiosos comentarios y sugerencias durante la revisión del mismo contribuyeron a mejorarlo.

Debo a Enrique Mariño la determinación de los insectos colectados; a Tere Castañeda, la mecanografía del texto y a José Luis Buen Abad la elaboración de las figuras.

Mis padres y hermanos me brindaron su apoyo y su paciencia durante el tiempo en que me dediqué a esta empresa.

A todos ellos expreso mi más sincero agradecimiento.

De una manera muy especial, agradezco a mi esposo, Roberto Torres-Orozco Bermeo, su compañía y ayuda constante en las actividades de campo y de laboratorio, así como en la redacción y presentación de las distintas versiones de este trabajo. Su incansable estímulo e interés fueron determinantes para la culminación del mismo.

# INDICE

RESUMEN	i
INTRODUCCION	
LA IMPORTANCIA DEL HERBIVORISMO	1
EVIDENCIAS DE LA IMPORTANCIA DEL HERBIVORISMO	2
TEORIA GENERAL DE LA DEFENSA OPTIMA	3
i) TIPOS DE DEFENSAS	4
ii) EL COSTO DE LAS DEFENSAS	5
iii) LA APARIENCIA	5
APARIENCIA Y TIPOS DE DEFENSA	6
HERBIVOROS GENERALISTAS Y HERBIVOROS ESPECIALISTAS	8
PREFERENCIAS ALIMENTICIAS	9
TEORIA GENERAL DE COEVOLUCION ENTRE PLANTAS Y HERBIVOROS	9
DINAMICA DE LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA	11
HISTORIAS DE VIDA DE LAS ESPECIES ARBOREAS DE LA SELVA	12
PIONERAS	13
NOMADAS	13
TOLERANTES	14
CARACTERISTICAS FISICAS DEL FOLLAJE	
TEXTURA	15
TRICOMAS	15
DUREZA	16
CONTENIDO DE AGUA	17
COMPUESTOS SECUNDARIOS	17
HETEROSIDOS	18
ALCALOIDES	18
SAPONINAS	20
FLAVONOIDES	21
TERPENOIDES	22
ESTEROIDES	24
ANTECEDENTES	26
OBJETIVOS	30

## MATERIALES Y METODOS

AREA DE ESTUDIO	31
COLECTA DE HERBIVOROS	32
COLECTA DE FOLLAJE	33
EXPERIMENTOS DE ACEPTABILIDAD	34
PRUEBAS DE ACEPTABILIDAD UTILIZANDO	
EXTRACTOS DE FOLLAJE	35
INDICE DE ACEPTABILIDAD	35
CARACTERISTICAS FISICO-QUIMICAS DEL FOLLAJE	
DE PLANTULAS	36
CARACTERISTICAS FISICAS DE LA LAMINA FOLIAR	36
CONTENIDO DE AGUA	36
ANALISIS FITOQUIMICOS DE METABOLITOS	
SECUNDARIOS	36
ANALISIS ESTADISTICOS	37

## RESULTADOS

PRUEBAS DE ACEPTABILIDAD	
ACEPTABILIDAD RELATIVA DEL FOLLAJE	39
DIFERENCIAS ONTOGENICAS EN LA ACEPTABILIDAD	40
ACEPTABILIDAD DEL FOLLAJE VS. HISTORIAS DE	
VIDA O FORMAS DE CRECIMIENTO	
ESPECIES PIONERAS	43
ESPECIES NOMADAS	45
ESPECIES TOLERANTES	47
BEJUCOS	48
EPIFITAS	49
HIERBAS	50
ACEPTABILIDAD COMPARADA	52
CARACTERISTICAS FISICAS DE LA LAMINA FOLIAR	54
PUBESCENCIA	54
DUREZA	56
CONTENIDO DE AGUA	57
ANALISIS DE COMPUESTOS SECUNDARIOS	61
HETEROSIDOS	62
ALCALOIDES	63
SAPONINAS	64
FLAVONOIDES	65
TERPENOIDES	66
ESTEROIDES	67

## DISCUSION

EXPERIMENTOS DE ACEPTABILIDAD	69
ACEPTABILIDAD Y DESARROLLO ONTOGENICO	70
ACEPTABILIDAD VS. HISTORIAS DE VIDA Y	
FORMAS DE CRECIMIENTO	72
ACEPTABILIDAD Y CARACTERISTICAS FISICAS	74
PUBESCENCIA	74
DUREZA	75

CONTENIDO DE AGUA	75
ACEPTABILIDAD Y COMPUESTOS SECUNDARIOS	76
HETEROSIDOS	77
ALCALOIDES	77
SAPONINAS	79
FLAVONOIDES	80
TERPENOIDES	81
ESTEROIDES	82
CONCLUSIONES	84
BIBLIOGRAFIA	87
ANEXOS	
APENDICE 1. PRUEBAS FITOQUIMICAS UTILIZADAS	98
APENDICE 2. RESULTADOS DE LOS EXPERIMENTOS DE ACEPTABILIDAD	100
APENDICE 3. CARACTERISTICAS FISICAS DE LA LAMINA FOLIAR	103
APENDICE 4. CONTENIDO DE AGUA DEL FOLLAJE DE PLANTULAS	110
APENDICE 5. MATERIAL FOLIAR UTILIZADO EN LAS PRUEBAS FITOQUIMICAS	112

## RESUMEN

Se estudiaron algunos aspectos de la interacción planta-herbívoro en una comunidad tropical, a través del análisis de las preferencias alimenticias de un insecto herbívoro generalista en condiciones de laboratorio.

Como mecanismo de medición de la aceptabilidad del follaje se utilizó al ortóptero Melanonotus globosus, al que le fueron ofrecidas 63 especies de plantas de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, en dos fases de su desarrollo ontogénico: plántula y adulto.

Con el propósito de poner a prueba diversas hipótesis relacionadas con la teoría general de la defensa óptima y la teoría de la apariencia de los vegetales, las plantas fueron agrupadas en función de su forma de crecimiento bajo cuatro categorías: árboles, bejucos, epífitas y hierbas. El estudio se concentró en las especies arbóreas, las que a su vez se dividieron de acuerdo con sus historias de vida en: pioneras, nómadas y tolerantes.

Los resultados de los experimentos de aceptabilidad se transformaron en índices de aceptabilidad, con los cuales se realizaron diversas comparaciones. Conjuntamente se analizaron las características físicas y químicas del follaje de las plántulas (pubescencia, dureza, contenido de agua y presencia de compuesto secundarios: glicósidos, alcaloides, saponinas, flavonoides, terpenoides y esteroides), para confrontarlas con su aceptabilidad.

No se encontraron diferencias significativas en la aceptabilidad del follaje entre plántulas y adultos.

Al comparar la aceptabilidad de las plántulas que poseen determinada característica física y/o química con las que no la poseen tampoco se manifestaron diferencias significativas, sin embargo, se apreció entre las especies arbóreas un orden de preferencias que concuerda con los planteamientos de las teorías antes citadas: pioneras > nómadas > tolerantes. Asimismo, la distribución de las defensas físico-químicas en los grupos de especies arbóreas coincidió en su mayoría con las predicciones teóricas.

## INTRODUCCION.

### IMPORTANCIA DEL HERBIVORISMO.

La gran diversidad de especies característica de las comunidades vegetales de los trópicos es un enigma para la ecología. Esta diversidad ha sido explicada como el resultado de la repartición de recursos entre especies con requerimientos no del todo semejantes (Begon, et al. 1986). Sin embargo, este argumento descansa en dos supuestos que no siempre resultan ciertos. El primero establece que si hay competencia y los recursos son limitados, la especie de mayor vigor competitivo desplazará a las otras. Esto no siempre sucede así, debido por ejemplo a la heterogeneidad ambiental, ya que un año nunca es igual al que le sigue o antecede y un centímetro cuadrado de tierra no es igual a otro (Begon y Mortimer, 1981). De esta manera, existirán temporadas y zonas favorables para unas especies, mientras que otras se verán beneficiadas en condiciones distintas. El segundo asume que los organismos efectivamente están compitiendo, lo que implica que los recursos son limitados. Esto tampoco es necesariamente cierto, pues es bien conocido que las perturbaciones bióticas o abióticas mantienen bajas las densidades poblacionales, evitando así que los individuos compitan por recursos limitados.

Las perturbaciones pueden sucederse con tal frecuencia que pueden ejercer una presión selectiva sobre las poblaciones, provocando en ellas ciertos cambios evolutivos. Entre estas perturbaciones se encuentran los fuegos frecuentes, las tormentas y el herbivorismo (Begon et. al., 1986). Es posible pensar entonces que este último fenómeno pudiera ser un factor ecológico importante que influye en la diversidad vegetal.

El herbivorismo puede considerarse como un tipo especial de perturbación cuyo efecto depende de las características del herbívoro, sus preferencias alimenticias y la intensidad de su ataque. El herbivorismo puede influir en la dinámica poblacional de las plantas, en la diversidad y en los procesos de sucesión de las comunidades. Además, puede actuar como un fuerza selectiva en la evolución de características (ya sean físicas, químicas, o fenológicas) que reduzcan o impidan el daño causado por fitófagos (Harper, 1977; Dirzo, 1985a).

El herbivorismo, aplicado especialmente al consumo del follaje, no puede considerarse como un caso típico de depredación ya que en ésta generalmente es un organismo de mayor tamaño el que en su acción depredadora mata a su presa.

Muchas de las generalizaciones en la teoría de la depredación se han establecido como si los organismos unitarios tipificaran el mundo viviente; sin embargo, a diferencia de la mayoría de los animales, las plantas no son organismos unitarios, sino uno de los ejemplos más claros de organismos modulares (White, 1979). En estos, el cigoto da lugar a una unidad básica de construcción,



que produce a su vez otros módulos semejantes. En las plantas superiores el módulo básico es la hoja, con su yema axilar y su entrenudo acompañante del tallo (White, *op. cit.*; Dirzo, 1984; Begon et al., *op. cit.*). Cuando la yema se desarrolla produce nuevas hojas, cada una de ellas con su yema axilar respectiva, por lo que la planta crece por acumulación sucesiva de estos módulos y puede ser vista como una metapoblación.

Los procesos vitales de nacimiento, envejecimiento, y muerte, ocurren no solo a nivel de todo el organismo, sino a nivel de módulos. Asimismo, cada uno de los módulos difiere en edad, etapa de desarrollo, valor relativo para la planta, características físico-químicas y en sus efectos atrayentes hacia los herbívoros (Bazzaz y Harper, 1977; Dirzo, 1984b).

#### EVIDENCIAS DE LA IMPORTANCIA DEL HERBIVORISMO.

Gracias a los estudios experimentales y a la introducción accidental de herbívoros en ciertos ambientes, ha sido posible obtener información sobre la manera en que el herbivorismo influye en la dinámica de poblaciones y comunidades vegetales (Holloway, 1973; Harper, 1977; Dirzo 1984b).

El efecto de los herbívoros sobre las comunidades de plantas depende de tres factores principales: a) las preferencias del herbívoro, b) la intensidad del ataque, y c) las relaciones de la planta atacada con otras plantas (Begon et al., 1986; Dirzo y Harper, 1980). En el caso de ramoneadores no selectivos, el resultado sobre la diversidad de la comunidad vegetal dependerá de que especies sean las que sufren el mayor daño: si las especies subordinadas son las más dañadas, serán llevadas a la extinción, por lo que la diversidad disminuirá. Si por el contrario, las especies dominantes son las más atacadas, los espacios y recursos que éstas ocupaban quedarán disponibles para otras especies, por lo que la diversidad se incrementará. Este fenómeno es denominado "coexistencia mediada por un explotador" (Crawley, 1983) y un efecto típico del mismo se produjo en la vegetación inglesa por la introducción de conejos (Tansley y Adamson, 1925).

Cuando el herbívoro es un tanto selectivo y muestra preferencia por la planta competitivamente dominante, la diversidad se verá favorecida. Jones (1933) documentó este efecto en pastizales ramoneados por ganado ovino y Lubchenco (1978) en una zona de intermareas en donde el herbívoro dominante fue el caracol Littorina littorea.

En ocasiones es difícil distinguir la influencia de los depredadores especialistas dentro de las comunidades vegetales, sin embargo, su importancia puede inferirse a partir de los éxitos logrados a través del control biológico de malezas. Un caso ejemplificativo, documentado por Holloway y Huffaker (1951), fue el del control de la hierba Hypericum perforatum, en el norte de California, por la introducción de dos coleópteros especialistas: Chrysolina hyperici y Ch. gemellata.

Además de sus efectos sobre la diversidad, el herbivorismo influye sobre el proceso de la sucesión, ya sea acelerándola o retardándola (Lubchenco, 1983; McBrien, et al., 1983). Finalmente, existen evidencias que sugieren que el herbivorismo puede, en algunos casos, afectar drásticamente la dinámica de poblaciones de plantas (ver Louda, 1982).

#### TEORIA GENERAL DE LA DEFENSA OPTIMA.

A partir de los estudios de las interacciones planta-herbívoro llevados a cabo por diversos autores (White, 1969, 1976; Janzen, 1973; McKey, 1974; Feeny, 1976; y Rhoades y Cates, 1976, entre otros), Rhoades (1979) resume la llamada Teoría General de la Defensa Optima de las Plantas en las siguientes Hipótesis:

- 1) Los organismos desarrollan y distribuyen sus defensas procurando maximizar su adecuación individual.
- 2) Dado que en términos de adecuación las defensas pueden ser costosas para los organismos (pues provienen de la desviación de energía y nutrimentos para otros procesos, tales como el crecimiento y la reproducción), en ausencia de enemigos los organismos menos defendidos tendrán una mayor adecuación que aquellos que han invertido una buena parte de su energía disponible en la elaboración de defensas.

De la primera hipótesis se desprenden los siguientes postulados:

- a) Los organismos desarrollarán defensas en proporción directa al riesgo que representan sus enemigos y en proporción inversa al costo de las mismas.
- b) En un organismo, las defensas estarán distribuidas en relación directa al riesgo particular que cada tejido tiene de ser atacado, así como al valor particular de este tejido para el vegetal, en términos de reducción de la adecuación.
- c) Toda vez que las defensas son costosas, el compromiso de canalizar nutrimentos y energía hacia éstas decrecerá si los enemigos están ausentes y se incrementará cuando los vegetales estén sujetos al ataque de sus enemigos.
- d) Ya que su producción implica una desviación de energía y nutrimentos del total disponible en las plantas, la inversión en defensas estará correlacionada negativamente con la distribución de estos recursos para otros fines.

La hipótesis 2 se ve comprobada cuando se compara dentro de una misma población, el vigor vegetativo y sexual de morfos con protección anti-herbívoros y morfos sin protección (Foulds y Grime, 1972; Dirzo y Harper, 1982 a y b).

Por su parte, la primera hipótesis más que una hipótesis es un

axioma que solamente puede ser comprobado a través de los postulados a, b, c, y d; en vista de lo cual, a continuación se comenta cada uno de ellos.

En relación al postulado "a", conviene dar respuesta a tres interrogantes: i) Cuáles son los principales tipos de defensas desarrollados por los vegetales?, ii) Cómo pueden evaluarse los costos de la defensa? y iii) Cómo puede evaluarse el riesgo de los vegetales de ser encontrados por sus depredadores?.

i) Tipos de defensas.

Los vegetales han desarrollado una gran variedad de defensas para evitar el ataque de los herbívoros. Coley (1983) clasifica estas defensas en tres grandes grupos: a) defensas físicas - como la dureza, la presencia de tricomas, glándulas y espinas; b) defensas constitutivas -donde se agrupan aquellas relacionadas con el valor alimenticio del recurso, tales como la presencia de fibras, el contenido de agua y la concentración de diversos nutrimentos- y; c) defensas químicas -en donde quedan incluidos todos los compuestos secundarios (alcalóides, taninos, glucósidos, glucosinolatos, flavonoides, etc.)-.

En vista de su gran importancia en el desarrollo de la teoría de la defensa óptima de los vegetales, aquí se hace énfasis particular en los compuestos secundarios.

En un intento de agrupar la gran diversidad de compuestos secundarios conocidos de acuerdo a su función como mecanismos de defensa, Feeny (1975, 1976) propuso que éstos podrían ser divididos en dos grandes grupos: compuestos cuantitativos y compuestos cualitativos.

De acuerdo con lo anterior, se consideran defensas cuantitativas todos aquellos compuestos secundarios cuya acción protectora depende de la concentración en la cual se encuentran en los tejidos vegetales. Estas concentraciones son generalmente altas y pueden representar en ocasiones hasta el 60% del peso seco de algunos tejidos. Los compuestos cuantitativos son de gran peso molecular, generalmente poco móviles y de baja tasa de recambio. Por su efecto general sobre los herbívoros, se les conoce como reductores de la digestibilidad, ya que al ser ingeridos no atraviesan el tubo digestivo, sino que actúan a éste nivel, formando complejos con las proteínas vegetales, lo que reduce notablemente la asimilación. Este tipo de defensas se consideran costosas pues su síntesis requiere de un gran complejo de rutas metabólicas y las posibilidades de recuperar los nutrimentos empleados en su elaboración son escasas. Dentro de esta categoría se encuentran los taninos y las resinas. Las defensas cualitativas comprenden compuestos secundarios que se encuentran en bajas concentraciones en los tejidos vegetales (comunmente menos del 2% del peso seco). Son compuestos de bajo peso molecular y una alta tasa de recambio. Se consideran efectivos contra herbívoros generalistas aún en bajas concentraciones, y actúan atravesando el tracto digestivo para interferir con el metaboli-

mo interno del animal, generalmente a nivel del sistema nervioso. Su acción es independiente de la dosis, pero no son efectivos en contra de herbívoros especialistas. Generalmente se les considera de bajo costo energético para los vegetales. Entre estos compuestos se encuentran los glucósidos cardenólicos y cianogénicos, los glucocinolatos y los alcaloides.

ii) El costo de las defensas.

No es fácil evaluar el costo de las defensas vegetales. Este se debe a la desviación de energía y nutrimentos de otras rutas metabólicas. Teóricamente, si se conociesen las rutas metabólicas para la elaboración de los distintos compuestos secundarios, su costo podría evaluarse a partir de las unidades de ATP utilizadas en su síntesis. Sin embargo, además de estos costos, sería necesario evaluar aquellos relacionados con el "secuestro" de algunos compuestos que resultan tóxicos para el mismo vegetal; además, debería tomarse en cuenta la tasa de recambio de cada compuesto. Como puede apreciarse, la evaluación completa de los costos de los distintos tipos de defensas resulta en la práctica demasiado complicada (McKey, 1979; Swain, 1977).

iii). La apariencia.

La susceptibilidad de una planta individual a ser descubierta por sus depredadores está en función de una gran variedad de factores, tales como su talla, su forma de crecimiento y su persistencia en el tiempo, además de las características propias de la comunidad que determinan, en parte, su distribución y abundancia relativa.

Feeny (1976) propuso el término "aparente" para referirse a aquellos recursos que son "visibles, conspicuos, palpables y obvios para sus depredadores". Dado que los mecanismos de búsqueda de los depredadores pueden ser distintos de la visión se considera a la apariencia como la susceptibilidad de un vegetal a ser descubierto por cualquiera de los medios que un herbívoro tenga a su alcance.

Rhoades y Cates (1976) también se han referido a la apariencia, sin embargo, en su concepto existe una diferencia importante en relación con los postulados de Feeny. Para estos autores, la apariencia es la predicibilidad o disponibilidad de una planta, y únicamente está en función de las características de los vegetales y de las condiciones ambientales. Bajo este último enfoque, se consideran importantes la forma de crecimiento, la persistencia en el tiempo, la etapa seral donde se inscriben las plantas y la complejidad ambiental; excluyéndose las adaptaciones de los herbívoros para encontrar a su presa.

Las diferencias entre ambas concepciones se deben a que Rhoades y Cates consideran que la apariencia, tal como ha sido conceptualizada por Feeny (apariencia próxima), tiene una gran carga de subjetividad, ya que toma en cuenta las características de la búsqueda efectuada por el herbívoro; mientras que el concepto por

ellos propuesto (apariencia última) está determinado por un conjunto de variables independientes de las características de los herbívoros.

### Apariencia y tipo de defensas.

Tomando en cuenta la apariencia de los vegetales, los principales tipos de defensa, y los gastos metabólicos que estos suponen, se han desarrollado algunas teorías que tratan de explicar la distribución de los compuestos secundarios en la naturaleza.

Feeny (1979) propone las siguientes hipótesis:

1. La proporción de recursos metabólicos asignados por un vegetal a las defensas químicas será mayor en las especies aparentes que en las especies no aparentes.
2. Las especies no aparentes estarán defendidas por compuestos cualitativos (toxinas) y las especies aparentes por compuestos cuantitativos (reductores de la digestibilidad).
3. Las comunidades caracterizadas por la presencia de plantas aparentes presentarán una menor diversidad de compuestos químicos secundarios que aquellas dominadas por especies poco aparentes.

De las hipótesis anteriores se desprende que en las plantas efímeras características de los primeros estadios sucesionales, relativamente difíciles de ser localizadas por sus enemigos naturales (a los que parecen escapar en el tiempo y en el espacio), la selección ha favorecido un rápido crecimiento, una maduración temprana, una alta tasa reproductiva y una menor asignación de recursos para la elaboración de compuestos defensivos, por lo que la presencia de compuestos cualitativos será común en ellas. Por el contrario, en las especies dominantes de los últimos estadios sucesionales y de clímax, donde las probabilidades de encuentro con un depredador son grandes, la selección favorecerá un mayor presupuesto de energía y nutrimentos para la elaboración de compuestos defensivos, ya que bajo estas condiciones los organismos bien defendidos incrementarán notablemente su adecuación. En este tipo de plantas la selección ha favorecido el uso de defensas cuantitativas.

En lo que se refiere al postulado "b", si la distribución de las defensas contra la depredación en los tejidos vegetales está directamente relacionada con el riesgo que tienen estos de ser consumidos, así como con su valor relativo en cuanto a la reducción de la adecuación de la planta atacada, se esperaría encontrar diferentes tipos de compuestos químicos a distintas concentraciones, dependiendo de la apariencia relativa de cada tejido para sus posibles depredadores. De esta manera, la estrategia de defensa de las raíces será diferente a la de los tallos, las hojas y los órganos reproductores, y estará en función de su persistencia y del tipo de enemigos potenciales. Aún dentro de los mismos órganos pueden existir diferencias en el tipo de defensas, dependiendo de su estado de desarrollo y su apariencia

relativa. Por ejemplo, las hojas jóvenes se consideran menos aparentes que las hojas maduras y gracias a su baja persistencia temporal podrían escapar del ataque de sus depredadores (Feeny, 1970). Además, la presencia de compuestos secundarios de alto peso molecular podría representar un obstáculo para su eficiente desarrollo, por lo que en estas hojas se espera una defensa química de tipo cualitativo. Por su parte, en las hojas maduras, que son altamente persistentes, cabría esperar mayores concentraciones de compuestos cuantitativos.

El postulado "c" establece que debido a que las defensas son costosas, el compromiso de canalizar nutrimentos y energía hacia éstas decrecerá si los enemigos están ausentes, y se incrementará cuando los organismos estén sujetos al ataque de sus depredadores. Se conocen algunos compuestos tóxicos, como las fitoalexinas, que son sintetizadas en breves períodos de tiempo por los vegetales como respuesta defensiva ante los patógenos. Recientemente se ha descubierto que esta reacción de inducción de defensas es más general e involucra el estímulo para la producción de sustancias como inhibidores de proteínas, alcaloides, fenoles y cianidinas, no sólo en respuesta a la acción de patógenos, sino frente al daño producido por herbívoros (Janzen, 1979).

Las plantas no aparentes podrían incrementar sus defensas cuantitativas ya que las defensas cualitativas no serían eficaces si el daño fuese producido por un herbívoro especialista. En cambio, en las plantas aparentes, se podrían incrementar las defensas cualitativas a corto plazo y las cuantitativas a largo plazo. Por otra parte, si las defensas fuesen costosas, se podría esperar una disminución de los mecanismos de defensa después de un tiempo en el que el ataque ha cesado (Rhoades, 1979).

El postulado "d" propone que ya que las defensas representan una desviación de energía y nutrimentos que se sustraen al total disponible para los vegetales, la inversión de energía destinada a su producción, estará correlacionada negativamente con la distribución de estos recursos para otras funciones. De aquí se desprende que en condiciones ambientales extremas para los vegetales se podría presentar una disminución en sus niveles de defensa en contra de los depredadores o la inversión en compuestos más baratos para los vegetales. Por ejemplo, las concentraciones de sustancias cualitativas podrían incrementarse, mientras que las concentraciones de sustancias cuantitativas disminuyesen (Rhoades, op.cit.).

A partir de la proposición de los postulados expuestos, se han realizado pruebas experimentales y observaciones de campo para valorar su veracidad. En este punto haremos especial énfasis en los estudios relacionados con los postulados a y b, los cuales, bajo la óptica de la teoría de la apariencia, nos llevan a relacionar la cantidad y tipo de defensa presentes en las plantas o en sus tejidos con sus características de historia de vida, fenología, ontogénesis, abundancia relativa y diversidad de la comunidad, así como con el estadio sucesional donde se

desarrollan.

Teóricamente estos postulados podrían ponerse a prueba observando las preferencias alimenticias de herbívoros generalistas ante una gama de especies vegetales. Antes de abundar sobre este particular (Capítulo de Antecedentes), conviene definir a los herbívoros generalistas y especialistas.

#### Herbívoros generalistas y herbívoros especialistas.

El generalismo y el especialismo dietario son términos relativos a los extremos opuestos entre monofagia y polifagia (Rhoades, 1979). Todos los tipos de depredadores pueden ser clasificados de acuerdo con su amplitud de dieta como:

i) monófagos, cuando se alimentan de un solo tipo de presa; ii) oligófagos, cuando su espectro trófico comprende sólo unas cuantas especies; y iii) polífagos, cuando consumen una amplia gama de presas. El grado de especialización puede tener efectos importantes en la dinámica depredador-presa. Entre las especies monófagas es posible distinguir a los monófagos absolutos, los cuales se alimentan de una sola especie vegetal, de los monófagos funcionales, que aunque se alimentan de una sola especie vegetal dentro de un área determinada, consumen especies diferentes en áreas distintas (Crawley, 1983).

El término especialista generalmente se utiliza para referirse a las especies monófagas u oligófagas, las cuales se encuentran limitadas a la explotación de un género o familia vegetal que posee una característica particular. Entre las especies polífagas, no es posible encontrar a ningún generalista absoluto, en el sentido de que se alimente de los recursos vegetales en la misma proporción en la que éstos se encuentran en su ambiente (Parker y Root, 1981). Todos los polífagos muestran un grado de selectividad entre los recursos disponibles. Entre ellos es posible distinguir los generalistas moderados, que son capaces de alimentarse de varias familias vegetales químicamente no relacionadas, mostrando ante ellas ciertas diferencias con respecto a los generalistas apostáticos, que aunque muestran algunas preferencias, concentran su atención, consecutivamente, en los recursos más abundantes (Crawley, op. cit.).

Entre las ventajas de la polifagia es posible señalar un bajo costo de búsqueda, escasas probabilidades de muerte por inanición, una alimentación balanceada por el aprovechamiento de diversos recursos y la posibilidad de evitar los riesgos de intoxicación al utilizar un solo recurso alimenticio. La monofagia, por su parte, confiere las siguientes ventajas: evita la competencia interespecífica gracias a la explotación de recursos no disponibles para otras especies; disminuye el costo de la búsqueda cuando el recurso presenta una distribución en parches, ya que al localizar uno de éstos tiene ante sí una gran cantidad de recursos a su alcance; y por último, ofrece la posibilidad de explotar un compuesto vegetal específico como guía para la búsqueda de su alimento, pudiendo inclusive utilizar dicho

compuesto para su propio beneficio, ya sea como feromona o como mecanismo de defensa en contra de sus propios depredadores (Crawley, 1983).

### Preferencias alimenticias.

Las preferencias alimenticias de los animales pueden encontrar su explicación en dos niveles: ecológico y evolutivo.

A nivel ecológico (enfoque proximal), las explicaciones a las preferencias alimenticias se basan en las características presentes en el alimento (tales como sabor, valor nutricional, defensas químicas, dureza, apariencia, etc.) y en las características actuales del herbívoro (movilidad, experiencias previas y aprendizaje). A nivel evolutivo, la explicación descansa en las fuerzas selectivas que actuaron sobre los ancestros de los organismos que hoy observamos (Dirzo, 1980a; 1984b).

### Teoría General de la Coevolución entre Plantas y Herbívoros.

Los estudios sobre la asociación de plantas con herbívoros (especialmente insectos), han llevado a la conclusión de que las defensas vegetales, tanto químicas como mecánicas y morfológicas, son mecanismos que cumplen un papel dentro de la comunidad con mayor eficiencia de la que se había postulado con anterioridad.

Tales descubrimientos han permitido establecer un conjunto de generalizaciones tentativas acerca de la manera en que el tipo de defensa contra los herbívoros y patógenos varía en función de la abundancia y persistencia de las plantas, así como la forma en que estas variaciones pueden afectar la ecología de los herbívoros (Feeny, 1976; Rhoades y Cates, 1976). Es importante distinguir un conjunto de factores que actúan como variables independientes, determinando el marco dentro del cual se desarrollan las relaciones coevolutivas o de retroalimentación entre plantas y herbívoros. Entre estas variables se encuentran algunos factores físicos (como el clima) y bióticos (como la competencia vegetal interespecífica) que son los responsables de la heterogeneidad espacial y temporal del medio en donde se desarrollan las interacciones planta-herbívoro.

Para que exista la coevolución, es necesaria la participación de dos miembros en los que el desarrollo de características en uno de ellos, influya sobre el desarrollo de las características del otro, y así sucesivamente. De acuerdo con lo anterior, dichas características pueden considerarse como variables dependientes sujetas a retroalimentación (Rhoades, 1979).

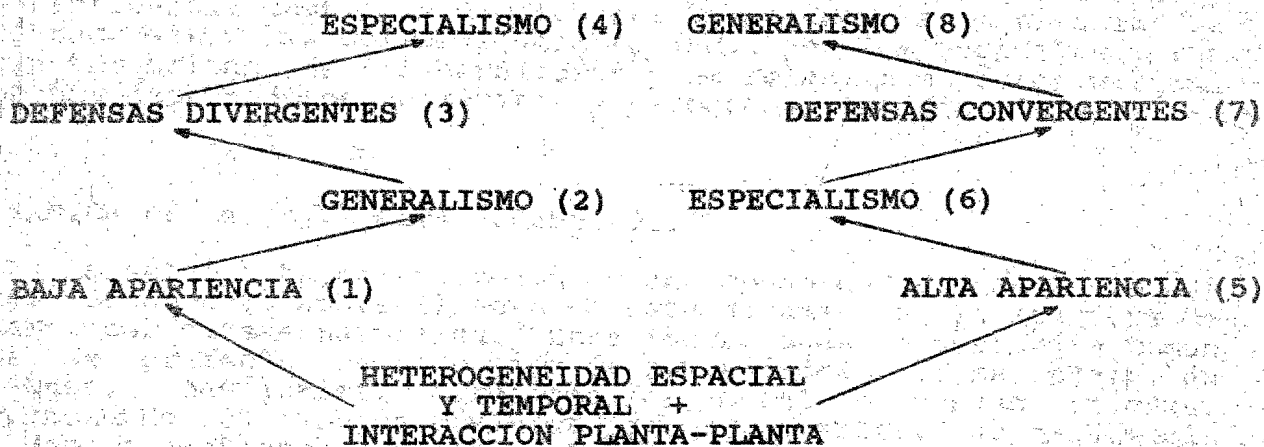
Rhoades (*op. cit.*) señala de manera esquemática el tipo de relaciones evolutivas que podrían presentarse tomando en cuenta tanto las características del recurso (apariencia y tipo de defensa) como las de los insectos (generalistas y especialistas):



CARACTERISTICAS  
DEL RECURSO  
SELECCIONADO

CARACTERISTICAS  
DEL INSECTO  
SELECCIONADO

CARACTERISTICAS  
DEL RECURSO  
SELECCIONADO



Del análisis de la figura se puede apreciar, por un lado, que los recursos poco aparentes (1) pueden escapar en tiempo y espacio del ataque de los herbívoros, por lo que estarán poco comprometidos para desarrollar defensas costosas; esto favorecerá el ataque de los herbívoros generalistas (2). Sin embargo, la presión de los generalistas llevará a la diversificación de los compuestos químicos presentes en los vegetales, dando mayor ventaja a las especies más diferentes (divergencia de defensas) (3). Las defensas divergentes podrían ser seguidas por algunos herbívoros, lo que llevaría a la selección de especialistas en las plantas con baja apariencia (4). Por otro lado, las plantas con alta apariencia (5), deben comprometer una mayor cantidad de energía y recursos en defensas, y dado que constituyen un recurso abundante, podrían seleccionar a herbívoros especialistas (6). Sin embargo, como entre las especies vegetales no existe una ventaja real en ser químicamente muy distinta a otras especies aparentes, se presentaría entre ellas un paralelismo o convergencia en el tipo de defensas (7), lo que a su vez influirá sobre los herbívoros, seleccionando a generalistas sobre plantas con alta apariencia. Tomando en cuenta exclusivamente la apariencia del recurso, se esperaría que los recursos no aparentes experimentarían el mayor ataque por parte de generalistas y los recursos aparentes, por especialistas.

Es necesario considerar además que las interacciones planta-herbívoro no están aisladas, sino que forman parte del complejo de relaciones de la comunidad biótica. Por ejemplo, los herbívoros especialistas en recursos aparentes, constituyen a su vez un recurso aparente para sus depredadores, lo que hace que la

presión de selección ejercida por los carnívoros favorezca la estrategia generalista en los herbívoros que aprovechan recursos aparentes.

La relación entre especialistas y generalistas en recursos aparentes y no aparentes, debe entonces tender a la igualdad bajo la influencia combinada de factores tales como la apariencia de los recursos, las defensas desarrolladas por los vegetales, las características de los herbívoros y la relación de estos últimos con sus depredadores, parásitos y patógenos (Rhoades, 1979).

#### DINAMICA DE LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA.

La selva alta perennifolia es una comunidad sumamente dinámica. Un aspecto sobresaliente de esta dinámica es la apertura de claros por causas naturales. Este fenómeno es un disturbio común que se presenta en todo tipo de comunidades, ya se trate de bosques, pastizales, arrecifes de coral o costas rocosas. Dependiendo del tipo de comunidad de que se trate, su existencia se debe a distintos factores. En los bosques, por ejemplo, los claros son formados por la caída de los árboles provocada por la acción de vientos fuertes, relámpagos, o temblores.

La formación de estos claros es de gran importancia para las especies sésiles o sedentarias, las cuales requieren de espacios abiertos para su establecimiento o desarrollo. En algunas comunidades como las selvas, los claros son colonizados por varias especies que se suceden en el tiempo a través de un proceso de mini-sucesión más o menos predecible. En ausencia de otros disturbios estas zonas de apertura revierten a los estadios maduros típicos de la región mediante la regeneración (Begon, et al., 1986).

La frecuencia de apertura natural de claros dentro de las selvas depende de un conjunto de factores bióticos y abióticos. Entre los primeros se cuentan la edad y tamaño de los árboles, el tipo de raíces y el sobrepeso producido por epifitas y lianas, y entre los segundos, el tipo de suelos, la acción de fuertes lluvias o vientos (huracanes), los sismos, los deslaves y otros eventos similares (Martínez-Ramos, 1985; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985).

Brokaw (1982) define los claros presentes en las selvas como "huecos verticales por los que el macroclima llega hasta una altura no mayor de dos metros del suelo, siendo sus límites los bordes de las copas de los árboles que rodean la abertura del dosel".

El tamaño de un claro depende del fenómeno que le da origen: si el agente causal es la caída de ramas, el claro será de escasos metros cuadrados; si es producido por la caída de uno o varios árboles, será de algunos cientos de metros cuadrados; y, si es ocasionado por la caída múltiple de árboles, puede alcanzar

mayores extensiones (Bazzaz, 1984).

Dentro de la selva, los claros producen una gran heterogeneidad, tanto en sentido vertical como horizontal. Los cambios más sobresalientes son de índole microclimática, ya que aumentan la intensidad lumínica y el tiempo de iluminación, disminuye la humedad relativa del aire, se eleva la temperatura ambiental y se incrementa la tasa de evaporación del agua a nivel del suelo (Hartshorn, 1978). Aún cuando no hay evidencia clara en lo que se refiere a la cantidad de nutrimentos libres por unidad de área, (Ulh, et al. 1988), algunos autores consideran que estos se incrementan (Bazzaz, Op. cit.).

La manera en que las diferentes especies responden a la presencia de los claros constituye un elemento importante para la comprensión de los procesos de sucesión cíclica que ocurren en las selvas. Hartshorn (1980) señala, por ejemplo, que el 75% de las especies arbóreas dependen de la presencia de claros para alcanzar su completo desarrollo.

#### HISTORIA DE VIDA DE LAS ESPECIES ARBOREAS DE LA SELVA.

La presencia de claros ha afectado los ciclos de vida de las especies arbóreas de la selva en uno o varios de sus componentes demográficos (crecimiento, sobrevivencia y reproducción) (Martínez-Ramos, 1985). A partir del reconocimiento de esta situación se han hecho varios intentos para agrupar a las especies de acuerdo a la manera como utilizan el espacio, los recursos y el tiempo (Whitmore, 1975). Esto ha provocado el surgimiento de muy diversas clasificaciones de las historias de vida de las especies arbóreas de la selva. Por ejemplo, Whitmore (1975) divide a las especies de la selva en dos grupos: i) tolerantes a la sombra, cuyas plántulas pueden desarrollarse bajo el dosel sombreado, y ii) demandantes de luz, cuyas plántulas sólo pueden prosperar asociadas a los claros. Por su parte, van Steenis (1956) define como nómadas a las plantas que necesitan de la apertura de claros para sobrevivir, en contraposición a las "driadas", que pueden desarrollarse en la sombra. Whitmore (1975), al referirse a estos grupos les denomina pioneras y nómadas, respectivamente. Vázquez-Yanes y Guevara-Sada (1985) llaman árboles pioneros a los que se establecen en claros y persisten en ellos durante algunos años, hasta que mueren sombreados por otros de mayor tamaño; árboles emergentes a los que rebasan el nivel medio del dosel "o sea los gigantes de la selva"; árboles secundarios no pioneros o especies tardías a aquellos que poseen una alta potencialidad de regeneración poblacional; y, árboles del dosel maduro o árboles primarios a los caracterizados típicamente por la producción de semillas grandes, de corta viabilidad, que germinan rápidamente y producen carpetas de plántulas coetáneas.

Como puede apreciarse la terminología acuñada en este campo es notablemente diversa y puede prestarse fácilmente a confusiones, ya que una especie particular puede caber en distintas

categorías, dependiendo de la clasificación que se utilice. En vista de lo anterior, en este trabajo se ha decidido adoptar la clasificación propuesta por Martínez-Ramos (1985), quien basándose en observaciones realizadas en las selvas de México considera la existencia de tres grandes grupos de especies arbóreas: Pioneras, Nomadas y Tolerantes. Las características que definen cada uno de estos grupos se detallan a continuación.

Pioneras. Las especies pioneras son aquellas que únicamente completan su ciclo de vida dentro de los claros; son de vida corta, probablemente menor de 50 años. Se les divide en pioneras tempranas (longevidad media de 30 años) y pioneras tardías (longevidad máxima probable de 50 años). Las semillas de estas especies son pequeñas (< 0.5 cm de diámetro) y necesitan de claros generalmente mayores de 200 m<sup>2</sup> para germinar. Las plántulas también son pequeñas y de germinación epigea; su establecimiento y desarrollo hasta el estadio juvenil representa una fase de alto riesgo de muerte debido a la fuerte competencia y a diversos factores bióticos (como el herbivorismo) y abióticos (como diversos traumatismos físicos). Las tasas fotosintéticas y de respiración de estas especies son altas, al igual que su tasa neta de acumulación de carbono; muestran las más altas tasas de crecimiento; las partes leñosas son de bajo costo energético y de un gran contenido de agua. El primer evento reproductivo ocurre en edad temprana y en cada uno de estos se produce una gran cantidad de semillas. Las especies pioneras aparentemente canalizan sus recursos hacia el crecimiento y la reproducción copiosa. Probablemente, el costo de esta asignación se refleja en la corta duración de su ciclo de vida, así como en las altas tasas de herbivorismo frecuentemente observadas en ellas (Coley, 1982; Nuñez-Farfán y Dirzo, 1985).

Nómadas. Las especies nómadas son aquellas que requieren de la existencia de claros para alcanzar el estado reproductivo; presentan ciclos de vida largos, generalmente mayores de 100 años, y alcanzan el dosel emergente de la comunidad. Se dividen en tres subgrupos: i) especies con semillas que parecen germinar únicamente en los claros, ii) especies cuyas plántulas y juveniles se distribuyen ampliamente en el espacio pero que parecen crecer con mayor vigor dentro de los claros, iii) especies capaces de germinar en ausencia de claros, cuyas plántulas suelen formar densas carpetas en torno al árbol progenitor.

Las semillas de las plantas nómadas son de corta viabilidad y germinación rápida (< 3 meses). Algunas especies producen frutos carnosos con semillas grandes y poco numerosas que son dispersadas por aves o mamíferos, aunque gran cantidad de éstas caen debajo del árbol progenitor y sufren una depredación intensa que se extiende inclusive a la fase de plántula. Otras especies producen semillas pequeñas que probablemente son diseminadas por animales o por el viento. El crecimiento de las plantas de este grupo es favorecido por claros aún menores de 150 m<sup>2</sup> y se da a una tasa intermedia entre las especies pioneras y las tolerantes, sin embargo, sus tasas de fotosíntesis, respiración y apertura estomática son más semejante a la de las primeras (Bazzaz y

Picket, 1980). Las especies de este grupo presentan una alta tasa de mortalidad en su etapa juvenil y gran sobrevivencia como adultos; su reproducción es policárpica y se inicia hasta la segunda década de vida; la fecundidad se incrementa con la edad; presentan un patrón de fructificación supra-anual en donde se alternan años semilleros con años de nula reproducción. Esta estrategia, de acuerdo con la teoría de la saciedad de los depredadores (Janzen, 1974), asegura la sobrevivencia de algunos juveniles. Aparentemente, la energía se canaliza hacia el lento incremento de los tejidos vegetativos y su defensa. El follaje de los árboles jóvenes y adultos de las especies del dosel superior parece ser menos dañado por herbívoros que el de las especies pioneras (Coley, 1982; Dirzo, 1984b); esto se debe a que generalmente contienen una amplia variedad de compuestos secundarios tóxicos, fibras no digeribles, resinas y latex, así como diversas defensas físicas, tales como espinas, espolones, pelos silíceos y cutícula gruesa, que sirven como defensas anti-herbívoro (Coley, *op. cit.*; Dirzo, 1984a y b).

Tolerantes. Son especies que no están condicionadas de manera estricta a la presencia de claros para completar su ciclo de vida. Su longevidad es semejante a la de las nómadas pero, a diferencia de éstas, nunca alcanzan el dosel superior. Es un grupo menos diverso que los anteriores, con especies que dominan los estratos bajos de la selva. Sus frutos tienen una o dos semillas grandes y sus diásporas son con frecuencia dispersadas por animales voladores. Se conoce poco sobre los procesos de germinación y establecimiento de las especies de este grupo. Sin embargo se sabe que las semillas grandes favorecen el establecimiento de la plántula en condiciones limitantes de luz. La germinación es generalmente hipogea y las plántulas robustas y resistentes al daño físico y al ataque de los herbívoros (Ng, 1978; Zagorín, 1983). Su crecimiento es lento y presentan las más bajas tasas de fotosíntesis, respiración y fijación de carbono, en relación con las nómadas y pioneras. Muestran una rápida aclimatación fisiológica ante los cambios ambientales producidos por la aparición y desaparición de claros a lo largo de su vida. Aunque la tasa de mortalidad de las plántulas es baja, en las semillas es muy alta. Aparentemente, la mayoría de los recursos de las plantas tolerantes se canaliza a la elaboración de tejidos fotosintéticos, en respuesta a las condiciones limitantes de luz características del estrato bajo de la selva. El reclutamiento de juveniles es continuo y la distribución de los adultos es menos agregada que la de las nómadas y pioneras (Martínez-Ramos, 1985).

## CARACTERISTICAS FISICAS DEL FOLLAJE.

Durante la obtención de su alimento, los insectos fitófagos se enfrentan a diversos problemas relacionados con las características físicas de los tejidos vegetales que consumen (Southwood, 1972). Aquí desempeñan un papel importante la forma y textura de la superficie foliar, al igual que la dureza; factores determinados a su vez por el tipo de células y sustancias secretadas por éstas.

### Textura.

La textura de la superficie foliar está determinada por el tipo de cobertura externa, el tipo de cutícula secretada por las células de la epidermis, y por la presencia de tricomas. Estos elementos en conjunto producen superficies de textura variable que representan obstáculos diversos para los fitófagos cuando intentan anclarse firmemente y consumir el tejido vegetal. Existe evidencia de que las superficies lisas de las hojas representan graves problemas para el anclaje de algunos herbívoros; tal es el caso de ciertos áfidos que resultan desalojados de sus plantas hospederas durante vientos fuertes o lluvias intensas (Edwards y Wratten, 1980).

### Tricomas.

Muchas superficies vegetales no son lisas, sino que están revestidas de apéndices epidérmicos o tricomas (pelos, papilas o escamas) (Font Quer, 1977). La presencia de estas estructuras se ha relacionado con factores físicos del ambiente y con el balance energético, gaseoso y/o hídrico de los órganos que los presentan (Veneklaas, 1985; Ehleringer, 1982). El relieve de la superficie foliar influye sobre el flujo de calor, reduciendo la velocidad del aire, la conductancia y la pérdida de agua sobre la lámina foliar (Dale y Milthorpe, 1981; Meinzer y Goldstein, 1985). Además, los tricomas también se han considerado importantes mecanismos de defensa contra los herbívoros (Gilbert, 1971; Southwood, 1972; Levin, 1973; Rowell-Rahier, 1984).

Aunque existe una gran diversidad morfológica en los tricomas (Font-Quer, 1977; Esau, 1960), los estudios de la interacción planta-herbívoro han puesto especial atención en los apéndices con forma de pelo, los cuales pueden agruparse en glandulares y no glandulares (Levin, 1973). Los tricomas no glandulares influyen en la herbivoría tanto por su forma como por su densidad. Gilbert (1971) señala que los tricomas en forma de gancho de Passiflora adenopoda constituyen un peligro para las larvas de helicónidos, ya que pueden quedar incrustadas en ellos y morir de inanición o deshidratación. En lo que se refiere a la densidad de los pelos, Levin (1973) cita el caso del frijol de soya, Glycine max, en donde las variedades con menor densidad de tricomas resultan ser las más depredadas. Esta depredación obviamente repercute en el crecimiento de la planta y en la producción de semillas.

Por otro lado, los tricomas glandulares son sumamente variables tanto en su forma como en el tipo de sustancias que secretan (terpenos, fenoles, alcaloides y taninos); muchas de estas secreciones son de sabores u olores repelentes por lo que constituyen importantes mecanismos disuasivos (Levin, *op. cit.*). Otros tricomas glandulares producen gomas en las cuales pueden quedar atrapados pequeños insectos (Edwards y Wratten, 1980). Los pelos urticantes, característicos de algunas familias vegetales entre las que se cuentan las Urticaceae, Euphorbiaceae, Hydrophyllaceae y Loasaceae, ejercen una importante acción antiherbívora aún frente animales de gran tamaño, como los mamíferos (Levin, 1973; Chapman y Blaney, 1979).

### Dureza.

La dureza de las hojas está determinada por: a) las características de la epidermis -número de capas que la conforman, tipo de cutícula, presencia de células especializadas que pueden contener fibras, gránulos de sílice u otras sales (Esau, 1960; Southwood, 1972)-; b) las características del mesófilo -el arreglo de las células que forman el parénquima de empalizada y el parénquima esponjoso y la presencia de sustancias como latex y resinas acumuladas en los canales lactíferos o resiníferos (Edwards y Wratten, 1980; Esau, *Op.cit.*)-; c) las características del sistema vascular -tipo de venación y grosor de las venas (Cronquist, 1972)-; y d) la edad de la hoja -incremento progresivo en el grosor de la hoja (Veneklaas, 1985), y en la deposición de fibras, celulosa, hemicelulosa y pectinas (Feeny, 1970; Coley, 1980; Scriber y Slansky, 1981)-.

El grosor de la hoja está en función de ciertas características ambientales como la insolación, la temperatura y el viento (Esau, 1960). Dale y Milthorpe (1981) encontraron que las hojas de algunas especies desarrolladas en sitios con vientos fuertes eran más gruesas, presentaban cutículas más desarrolladas y modificaciones en el tamaño y número de estomas. Por su parte Veneklaas (1985) trabajando con plantas tropicales, encontró que en un mismo individuo, el grosor de las "hojas de sol" era mayor que el de las "hojas de sombra" lo que parecía estar relacionado con la evapotranspiración.

La dureza parece ser una defensa importante que evita el daño producido por los herbívoros en el follaje (Feeny, 1970; Edwards y Wratten, 1980). Ehrlich y Raven (1965) documentaron la incapacidad de las larvas de lepidópteros de la familia Lycaenidae para alimentarse de follajes duros. No obstante, los insectos han aprendido a evitar estos obstáculos; como ejemplos, Edwards y Wratten (*op. cit.*) señalan que los fitófagos chupadores evitan la cutícula gruesa y la epidermis introduciendo su aparato chupador a través de los estomas y Feeny (1970) encontró que algunas larvas de lepidópteros sincronizan su ciclo de vida con la aparición de follaje joven, más suave y de mayor calidad nutricional.

## CONTENIDO DE AGUA.

Un problema adicional al que se enfrentan los insectos fitófagos es el de la obtención de agua en cantidad suficiente para contrarrestar la deshidratación (Southwood, 1972).

Dado que el agua constituye entre el 50 y el 90% del peso fresco de los tejidos vegetales, podría pensarse que su adquisición no representa un serio problema para los herbívoros (Hodkinson y Hughes, 1982). Sin embargo, los extremos en este intervalo de variación pueden ser críticos para algunos insectos (Edwards y Wratten, 1980), por lo que estos han desarrollado diversas adaptaciones para lograr un balance hídrico adecuado (Scriber, 1977). Como ejemplo de estas adaptaciones, Edwards y Wratten (op. cit.) mencionan la conducta de estivación que se presenta en las orugas de los lepidópteros del género Chilo cuando disminuye el contenido de agua en la planta de la cuál se alimentan. Por su parte, Scriber (1977) documentó los efectos de la variación en el contenido de agua del follaje sobre el desarrollo de larvas de lepidópteros, encontrando una relación directa entre el contenido de agua del vegetal y las tasas de crecimiento de los animales, así como un mejor aprovechamiento del alimento ingerido.

Las hojas jóvenes suelen presentar un mayor contenido de agua, sin embargo, conforme aumenta la edad foliar, ocurren varios cambios. En términos generales, las hojas jóvenes son más ricas en nitrógeno, fósforo y potasio, pero más pobres en calcio que las hojas maduras (Feeny, 1976; McKey, 1979; Scriber y Slansky, 1981; Raupp y Denno, 1983).

El contenido de agua de las hojas también se ha relacionado con las formas de crecimiento y la apariencia de los vegetales, encontrándose que las plantas arbóreas (aparentes) suelen tener menos agua que las herbáceas o arbustivas (no aparentes). En este contexto, el contenido de agua se concibe como una defensa cuantitativa cuya concentración, al contrario de lo que sucede con otras defensas semejantes, tales como la dureza, y el contenido de sílice, taninos, lignina y resinas, disminuye en las plantas aparentes (Feeny, 1976).

## COMPUESTOS SECUNDARIOS.

Los compuestos secundarios, también llamados metabolitos secundarios, son sustancias químicas presentes en los vegetales que no están relacionadas con su metabolismo básico -fotosíntesis, respiración, crecimiento- (Edwards y Wratten, 1980; Brattsten, 1979). Algunos de estos compuestos también se han detectado en animales (Brower y Van Zandt, 1964; Brower, 1967; Erlich y Raven, 1965; Brower y Corvino, 1967).

El estudio del papel de los compuestos secundarios en la vida de las plantas es muy reciente. Stahl (1888), fue el primero en sugerir que estos pudieron haber evolucionado como mecanismo de protección contra los herbívoros. Sin embargo, el estudio formal



dentro de este campo de interacción, comenzó hasta 1959 con los trabajos de Frankel (Rhoades, 1979).

Todavía no se conoce bien la función de muchos de estos compuestos (Dirzo, 1985b). Aunque algunos están aparentemente relacionados con las defensas vegetales contra la depredación (Rosenthal y Janzen, 1979), otros parecen desempeñar varias funciones simultáneas, como es el caso de la lignina, que al mismo tiempo que da firmeza a los tejidos vegetales, los protege de las radiaciones ultravioleta (Swain, 1979).

Dado que la lista de compuestos secundarios es inmensa - hasta 1977 se conocían 30,000 compuestos secundarios con diversas estructuras (Harborne, 1977)-, aquí sólo nos referiremos a algunos grupos de los que se tiene clara evidencia de su papel defensivo: heterósidos, alcaloides, saponinas, flavonoides, terpenoides y esteroides.

### Heterósidos.

Los heterósidos o glicósidos son compuestos orgánicos en los cuales una unión hemiacetal liga un carbón anomérico de un azúcar (glicona) con un alcohol o un fenol de una segunda molécula distinta del azúcar (aglicona). Este tipo de unión da origen a los llamados O-heterósidos (por ejemplo la salicina), que son los más comunes. Sin embargo, se encuentran variaciones en este tipo de unión que dan origen a los S-heterósidos, cuando el carbón anomérico de la glicona se une al carbón de la aglicona a través del azufre (p.ej. sinigrina); a los N-heterósidos, cuando en la unión se involucra un grupo amina de la aglicona (p.ej. vicina), o a los C-heterósidos, cuando la unión aglicona-glicona es mediante un carbono-carbono. Existen gran número de azúcares que se combinan con un número igualmente grande de agliconas.

En la mayoría de los casos, la actividad biológica del heterósido se debe a la configuración de la aglicona y el azúcar sólo determina su nivel de eficiencia (Farnsworth, 1966).

Se pueden encontrar diversos compuestos (como antroquinonas, flavonoides, compuestos cianogénicos, isotiocinatos, grupos cardiacos, entre otros) unidos a un azúcar, formando así heterósidos o glicósidos (Farnsworth, op. cit.).

### Alcaloides.

Los alcaloides son un grupo de compuestos secundarios de gran diversidad estructural. A excepción de los protoalcaloides (hordenina, mezcalina y colchicina, entre otros), todos los alcaloides contienen nitrógeno como parte de un anillo heterocíclico. La gran mayoría de los alcaloides se derivan de aminoácidos a través de transformaciones que son evidentes en algunos casos, aunque en otros la estructura original es difícilmente reconocible (Whittaker y Feeny, 1971). Aunque se conoce poco del catabolismo de los alcaloides, se les ha calculado una vida media de cuatro horas a seis días. El destino del alcaloide degradado es

poco conocido, aunque existen evidencias de conversiones a metabolitos básicos, bióxido de carbono y otros alcaloides.

La distribución de los alcaloides no es uniforme en el reino vegetal; mientras que algunas familias se caracterizan por la presencia de estos compuestos, en otras nunca se han reportado. Se han hecho varias estimaciones sobre el porcentaje de las plantas que contienen alcaloides. Wall y sus colaboradores (1954) registraron la presencia de alcaloides en el 10% de un total de 4 mil especies examinadas; Hegnauer (1966) estimó que entre el 15 y 20% de las plantas vasculares contienen estos compuestos; por su parte, Robinson (1979), sugiere su presencia en un tercio de las familias de angiospermas. Los alcaloides suelen encontrarse en los tejidos vegetales en desarrollo y son más comunes en las células maduras que en las jóvenes (Robinson, Op. cit.).

Una correlación taxonómica, en sentido muy amplio, indica que los alcaloides ocurren más frecuentemente en plantas herbáceas que en arbóreas, y que su peso molecular en las últimas es menor que en las primeras (McNair, 1935, citado en Robinson, 1979). También se sabe que son más comunes en las plantas anuales que en las perennes (Levin, 1976). Levin (Op. cit.) encontró que la proporción de especies que presentan alcaloides es mayor en los trópicos y en las altitudes bajas (v. gr. en los ambientes más productivos), lo que a su juicio representa una respuesta a la presión de selección ejercida por los herbívoros. Dado que los habitats más favorables para el crecimiento de los vegetales suelen ser también los óptimos para el desarrollo de los herbívoros, la acumulación de alcaloides y la presencia de formas más tóxicas de los mismos, puede conferir a las plantas algunas ventajas selectivas en esos ambientes (Levin y York, 1978).

La gran importancia médica e industrial de los alcaloides ha promovido el estudio de sus efectos sobre la conducta y la fisiología de los animales. Los resultados obtenidos hasta la fecha muestran que la acción fisiológica de estas pequeñas moléculas está involucrada en los siguientes procesos: 1) replicación del DNA, transcripción del RNA y síntesis de proteínas, 2) mecanismos de transporte de membrana (activos y pasivos), 3) inhibición y activación enzimática, 4) bloqueo de sitios de recepción para transmisores químicos endógenos y, 5) conformación de macromoléculas (Robinson, 1979). El área fisiológica sobre la que se refleja el mayor número de efectos es la neurotransmisión en el tejido nervioso autónomo; en este caso son bien conocidos los alcaloides como la nicotina, cocaína, pilocarina y arecolina. No obstante estos efectos generales, existen casos en que los alcaloides favorecen relaciones de cierta especificidad entre los vegetales que los poseen y los herbívoros adaptados a ellos (Robinson, op. cit.). Por ejemplo la planta Cocculus trilobus, que posee un alcaloide del tipo eritrinina, es particularmente atacada por una especie de palomilla, Oraesia excavata (Wada y Munakata, 1967).

## SAPONINAS.

Las saponinas son un grupo de compuestos secundarios de los vegetales formados por una aglicona, llamada genéricamente saponina, unida a un carbohidrato (Dominguez, 1979). Al ser disueltas en agua disminuyen su tensión superficial, de tal manera que al agitar la solución se forma una espuma abundante y relativamente estable. Su nombre se deriva del latín sapon, que significa jabón.

Muchas de las propiedades características de las saponinas se deben a su asimetría hidrofóbica-hidrofílica, y su consecuente habilidad para disminuir la tensión superficial.

Las saponinas han sido utilizadas desde hace mucho tiempo por los nativos de diversas partes del mundo para envenenar y atrapar peces. Muchas tienen un sabor amargo y esta característica parece evitar que algunos animales coman de las plantas que las contienen. Su amplia distribución en el reino vegetal ha llevado a sugerir que pueden intervenir como mecanismos de defensa química, dotando a las plantas de resistencia contra algunos depredadores (Applebaum y Birk, 1979).

Las saponinas han sido detectadas en más de 500 especies vegetales pertenecientes a más de 80 familias (Basu y Rastogi, 1967). Se encuentran en leguminosas forrajeras como la alfalfa (Medicago sativa) y el trébol (Trifolium repens); en numerosas semillas de la misma familia, y en diversas plantas medicinales.

Aunque se han aislado de todos los órganos vegetales, sus concentraciones y formas específicas pueden variar de un órgano a otro en la misma planta. Además, se ha demostrado la existencia de una gran variabilidad intraespecífica en la concentración de algunas saponinas, que aparentemente se debe a las diferencias en la expresión fenotípica de las características genéticas bajo la influencia de diversos factores ambientales (Applebaum y Birk, op. cit.).

En lo que respecta a la acción de las saponinas sobre los insectos, se han realizado varios estudios en laboratorio utilizando, principalmente, diferentes especies de ortópteros a los que se ofrecen distintas concentraciones de saponinas en su dieta. De estos experimentos se desprende que las altas concentraciones de saponinas: a) incrementan la tasa de mortalidad (debido a un efecto de antibiosis, inapetencia o deshidratación), b) retardan el tiempo de desarrollo larvario y provocan cambios morfológicos en los adultos emergentes, y c) al interferir con la absorción del agua en la porción terminal del tracto digestivo, reducen el volumen de hemolinfa (Applebaum y Klein, 1975, en Applebaum y Birk, 1979).

Gracias a sus propiedades relacionadas con la interferencia de la absorción normal del agua en el tracto digestivo de los insectos, y a su acción inhibitoria de la alimentación o francamente tóxica sobre otros insectos algunas saponinas podrían servir como

insecticidas eficientes (Applebaum y Birk, 1979).

Algunos vertebrados pueden evitar el daño de las saponinas ingeridas con los alimentos secretando altas concentraciones de colesterol en el intestino, que al formar complejos con las saponinas neutralizan su acción tóxica. Ya que los insectos no poseen la capacidad de sintetizar colesterol, su mecanismo más usual de desintoxicación se basa en la hidrolización parcial o completa de los oligosacáridos de las saponinas, que depende del tipo de enzimas digestivas presentes en cada organismo. Esta desintoxicación sólo resulta eficiente si la acción tóxica de la saponina está en función de su integridad estructural (Applebaum y Birk, 1979).

### Flavonoides.

Los flavonoides son un grupo de compuestos aromáticos que muestran una fuerte absorción en la región ultravioleta y muchos otros picos de absorción en la región visible del espectro de radiación solar, produciendo colores brillantes (pigmentos vegetales) (Harborne, 1979).

Los flavonoides son polifenoles que pueden interactuar a través de uniones por puentes de hidrógeno para formar complejos moleculares laxos (v.gr. antocianina con flavonas), o bien unirse a otros tipos de constituyentes de los vegetales, como a las proteínas (Harborne, 1979). Se conocen 1,200 compuestos en este grupo (Swain, 1977). Los flavonoides están ampliamente distribuidos en todas las plantas superiores, tanto angiospermas como gimnospermas. También se encuentran en algunos helechos, musgos y líquenes, pero es rara su presencia entre las algas, los hongos y las bacterias (Harborne, 1979). Existen diferencias importantes en los tipos de flavonoides presentes en las distintas clases de vegetales. Esta característica ha sido utilizada como criterio auxiliar en la determinación de la posición sistemática de numerosas especies de plantas (Dominguez, 1979).

Los flavonoides se encuentran en todos los órganos vegetales, tanto en forma de agliconas como de heterósidos, sin embargo, las agliconas son más abundantes en los tejidos leñosos, mientras que los heterósidos son más frecuentes en flores, frutos y hojas (Farnsworth, 1966).

El efecto más notable que los flavonoides ejercen sobre los animales está mediado por el color que confieren a ciertos órganos vegetales. El color que las antocianinas producen en las flores actúa como un estímulo atrayente de los polinizadores. Algunos otros flavonoides también contribuyen al color de los frutos (el 50% de los frutos de las angiospermas los contienen), colaborando así en la atracción de los animales que actúan como dispersores de semillas (Farnsworth, op. cit.).

La influencia de los flavonoides en la conducta alimenticia de los herbívoros no ha sido bien estudiado, sin embargo, se sabe que pueden determinar las preferencias alimenticias de algunas

especies o bien actuar como agentes disuasivos de fitófagos potenciales (Harborne, 1979).

Un grupo de compuestos isoflavonoides, los rotenoides, son bien conocidos por su acción insecticida. Los rotenoides están presentes principalmente en las raíces y las partes aéreas de las leguminosas de los géneros Derris, Lonchocarpus, Mundelea y Tephrosia. Las raíces de estas plantas han sido tradicionalmente utilizadas por los nativos americanos como veneno para la pesca, y desde 1911 se aprovechan en los países occidentales como materia prima para la elaboración de insecticidas (Harborne, 1979). Como insecticida, la rotenona es efectiva contra una gran variedad de insectos, tales como escarabajos, orugas de lepidópteros y áfidos, sin embargo, su uso continuo puede provocar la aparición de formas resistentes.

Al igual que ocurre con otros compuestos, existen algunos fitófagos especializados que han logrado adaptarse al consumo de ciertos flavonoides; tal es el caso del gusano de seda (Bombix mori) el cual requiere de los flavonoides presentes en el follaje de Morus alba (morina e isoquercitina) como estimulantes para su alimentación; o el de ciertos escarabajos que son atraídos por las flavononas presentes en Prunus rosaceae (Harborne, 1979).

Prácticamente nada se conoce sobre el metabolismo de los flavonoides en los insectos. Un estudio realizado por Ford (1941) mostró que sólo un 10% de un gran grupo de lepidópteros examinados acumulaban flavonoides en su cuerpo o en sus alas. De aquí surge el cuestionamiento sobre por que el resto de los animales no los contenían. Ya que las probabilidades de que las larvas de éste 90% nunca se hubiesen puesto en contacto con flavonoides como parte de su dieta son escasas, resulta más probable que posean un sistema desintoxicante eficiente, con el que rompen el esqueleto de los flavonoides en pequeños fragmentos. A pesar de que aún no se conoce el proceso específico de degradación, se ha detectado en la saliva de la mayoría de los insectos fitófagos una enzima degradadora potencial: la fenolasa (Harborne, 1979).

### Terpenoides.

Los terpenoides exhiben una considerable diversidad estructural y funcional y representan uno de los grupos de productos naturales más grandes y biológicamente más importantes.

Se derivan de una cadena lineal de unidades de isopreno y a su vez las cadenas lineales de terpenos pueden ciclizarse, dando origen a una amplia variedad de terpenoides cíclicos (Whittaker y Feeny, 1971). Swain (1977), señala que se conocen 1100 estructuras de terpenos en los vegetales excluyendo los carotenoides y esteroides.

Estos compuestos pueden presentarse en forma libre o conjugados con otros como ácidos grasos, azúcares, clorofilas, proteínas y otros constituyentes primarios. Los terpenoides están generalmente concentrados en tejidos especializados tales como

ciertas glándulas y canales resiníferos, sin embargo pueden encontrarse también, aunque en bajas concentraciones, en el interior de las células.

En una misma planta coexisten generalmente una gran variedad de terpenos. Muchos de estos compuestos están involucrados en el metabolismo primario, como precursores de hormonas vegetales o de pigmentos carotenoides (Metzler, 1981). Algunos terpenoides que no participan en los procesos del metabolismo primario parecen jugar un papel importante en la interacción de los vegetales con otros organismos. Algunas de estas sustancias son importantes en la atracción de los polinizadores hacia las flores y de los dispersores hacia los frutos, ya que son, en parte, responsables del color y olor de estos órganos. Otras sustancias aparentemente ejercen un efecto disuasivo contra depredadores potenciales y otras más parecen intervenir en el metabolismo de los herbívoros que las ingieren, impidiendo su desarrollo adecuado o provocando trastornos fisiológicos (Mabry y Gill, 1979).

El efecto de los terpenoides sobre los animales es muy amplio y depende en gran medida de su estructura. La mayoría de los monoterpenos son volátiles y a ellos se debe en buena parte el olor de los vegetales. Muchas plantas acumulan mezclas de monoterpenos en conductos de resina y en glándulas especiales de las cuales pueden ser exudados a través de tricomas localizados sobre la superficie de hojas y de flores. Dentro del grupo de los monoterpenos destacan los compuestos del género Chrysanthemum por su alta toxicidad para los insectos, al igual que los monoterpenos que se acumulan en los conductos resiníferos de algunas coníferas (Mabry y Gill, 1979).

Dentro del grupo de las sesquiterpenlactonas, se han identificado cerca de 900 compuestos y aunque la mayoría se han aislado de plantas pertenecientes a la familia Compositae, también se han reportado en las familias Magnoliaceae, Lauraceae, y Umbeliferae. Son tóxicos contra insectos y mamíferos, en los que producen efectos citotóxicos, alérgicos, antibióticos y antitumorales; en los seres humanos causan dermatitis.

Entre los diterpenos, se encuentran compuestos que confieren resistencia a los vegetales contra los herbívoros, tanto insectos como mamíferos. Un ejemplo bien estudiado lo constituye el gossipol, que se presenta en glándulas especiales de las plantas del género Gossypium, confiriéndoles resistencia contra el ataque de mamíferos y larvas de insectos (Mabry y Gill, 1979).

Los triterpenos son compuestos importantes por sus propiedades contra los herbívoros. Son responsables de sabores amargos que pueden actuar como disuasivos del ataque de algunos mamíferos y ejercen una fuerte acción purgante y de envenenamiento tanto en insectos como en mamíferos. Son bien conocidos los efectos purgantes de las cucurbitacinas sobre el ganado y el envenenamiento que producen las lantadonas de Lantana camara (Mabry y Gill, 1979).

Los juvenoides son un grupo de compuestos sesquiterpenoidales que interfieren en la actividad de la hormona juvenil de los insectos. Esta hormona, secretada por el corpora allata de los insectos, juega un papel importante en su crecimiento y desarrollo, inhibiendo selectivamente los procesos de morfogénesis para permitir el crecimiento somático. Los juvenoides se han aislado de varias especies de abetos, pinos y cedros. Los juvenoides influyen sobre la formación de la cutícula, la ecdisis y la reproducción de los insectos, quienes al parecer son especialmente sensibles a estos compuestos durante los periodos de replicación del DNA de las células de los tegumentos (Menn y Beroza, 1972).

### Esteroides.

Los esteroides están presentes tanto en los organismos vegetales como en los animales. En los vegetales se encuentran en forma de glucósidos, saponinas, alcaloides esteroidales u hormonas vegetales (fitoecdisonas), y en los animales como constituyentes de ácidos biliares, hormonas corticales, sexuales y estrogénicas, y como precursores de otros compuestos (vitamina D) (Metzler, 1981). Además, se sabe que de algunos compuestos esteroidales pueden derivarse ciertos alcaloides; tal es el caso de la solanidina presente en los renuevos y en la cubierta de la patata, que muestra una poderosa acción tóxica contra ciertos herbívoros (Slama, 1979).

Swain (1979) señala que se conocen 600 estructuras diferentes de estos compuestos.

Los esteroides están ampliamente distribuidos en el reino vegetal. Como compuestos secundarios son especialmente abundantes en las familias Asclepiadaceae, Apocynaceae, Scrophulariaceae y Verbenaceae, en donde se encuentran en forma de glicósidos cardiacos (Farnsworth, 1966). Por su parte, las fitoecdisonas están ampliamente distribuidas en las familias Amaranthaceae y Verbenaceae (Slama, op. cit.).

Aquí nos referiremos a los glicósidos cardiacos y a las fitoecdisonas, debido a la importancia de estos compuestos en la interacción planta-herbívoro.

Los glicósidos cardiacos han sido reportados en 39 generos de 14 familias entre las que destacan las Apocynaceae, Moraceae, Asclepiadaceae y Periplocaceae (Farnsworth, op. cit.). El principal efecto de los glicósidos cardiacos sobre los animales es la inhibición de la enzima ATPasa-(Na+K+), responsable del transporte de los iones alcali a través de las membranas (bomba de sodio) (Brattsen, 1979), pero también producen trastornos sobre el músculo cardiaco de los vertebrados, causando palpitaciones débiles y rápidas, seguidas de otras intensas y lentas (Brower y van Zandt, 1964). Además de estos efectos pueden producir otros colaterales; uno de ellos es la activación del centro nervioso que controla el vómito en los vertebrados, que se produce con dosis menores a las necesarias para producir la muerte del

animal.

Las plantas que contienen glicósidos cardíacos son generalmente evitadas por los herbívoros. Existen sin embargo, algunos insectos especializados que pueden alimentarse de plantas ricas en estos compuestos. Es bien conocido el caso de la mariposa monarca (*Danaus plexippus*), que se alimenta de *Asclepias curassavica* sin sufrir ningún daño (Dirzo, 1986). Esto es posible gracias a que su hemolinfa presenta altas concentraciones de potasio, que bloquean los sitios activos de la ATPasa-(Na+K+) impidiendo el contacto de ésta con los glicósidos cardíacos, además, el epitelio del tracto digestivo (cloaca y recto) y los tubos de malpigio poseen un sistema de transporte de iones diferentes al de la ATPasa, y el tejido nervioso, susceptible a estos compuestos, se encuentra protegido por una cubierta neural impermeable a los cardenólidos (Brattsen, 1979). La interacción de las mariposas monarca con los compuestos cardenólidos va más lejos, ya que han desarrollado la capacidad de almacenarlos en su cuerpo, adquiriendo así un sabor desagradable y la capacidad de producir efectos heméticos al ser ingeridas. Esto les brinda protección contra sus depredadores los que a través de un proceso de aprendizaje logran asociar la forma y color de las mariposas con su sabor desagradable (Brower, 1967).

Otros compuestos esteroidales presentes en las plantas son las fitoecdisonas, que por su estructura y actividad biológica son muy semejantes a una hormona secretada por las glándulas protorácicas de los insectos llamada ecdisona u hormona de la muda. Esta hormona, junto con otras como las neurohormonas y la hormona juvenil, controla el crecimiento y la reproducción de los insectos, siendo especialmente importante su acción estimulante del inicio del proceso de muda (Schneiderman, 1972).

Las fitoecdisonas fueron aisladas por primera vez en 1966. A partir de su descubrimiento se ha revelado que presentan una amplia distribución en el reino vegetal, especialmente entre las Pteridofitas y las Gimnospermas. Actualmente se han aislado varias docenas de estos compuestos en más de 80 familias, principalmente en plantas perennes y leñosas y en todos los órganos vegetales, aunque en concentraciones variables (Slama, 1979).

Se conocen cerca de 40 compuestos vegetales con actividad análoga a la ecdisona, algunos de los cuales pueden llegar a constituir hasta el 1% del peso seco de ciertos tejidos vegetales (Menn y Beroza, 1972).

Las fitoecdisonas parecen estar relacionadas con algunos procesos reproductivos de las plantas. Su ingestión por insectos y artrópodos (arácnidos y crustáceos), produce malformaciones durante el proceso de muda (Schneiderman, 1972). Por su acción, parecen ser sustancias potencialmente útiles para el control de algunas poblaciones de insectos.



## ANTECEDENTES.

En seguida se describen una serie de antecedentes que constituyen un marco de referencia conceptual de interés más directo al tema de la presente tesis.

Cates y Orians (1975) propusieron que el tipo de defensas químicas de las plantas podría correlacionarse con el estadio sucesional de las comunidades donde se desarrollan. Postulan que las plantas de los primeros estadios sucesionales con estrategias de historias de vida "r", gracias a su capacidad de escape en tiempo y espacio de los depredadores, invertirían menor cantidad de energía y recursos en su defensa que las plantas de los últimos estados serales. De acuerdo con lo anterior, ellos esperaban que las primeras fueran más aceptables a herbívoros generalistas. Para probar tal hipótesis, realizaron pruebas experimentales de aceptabilidad ("palatability") del follaje de 100 especies vegetales, utilizando como herbívoros a dos especies de babosas generalistas. Los resultados confirmaron la hipótesis original.

A partir de estos estudios se esperaba una amplia distribución de este fenómeno, tanto en comunidades terrestres como acuáticas. Posteriormente, Futuyama (1976) señala los riesgos de establecer este tipo de generalizaciones. Menciona como ejemplo, basado en evidencia bibliográfica, que los hábitos alimenticios de mariposas generalistas son más restringidos en las especies que explotan recursos poco predecibles que en aquellas que se alimentan de recursos más predecibles, es decir, las mariposas que se alimentan de plantas herbáceas tienden a ser más especialistas (tomando en cuenta el número de familias vegetales) que las que se alimentan de plantas de los últimos estadios sucesionales. También cita, confirmando su punto de vista, los resultados obtenidos por Otte (1975), quien trabajando con tres especies de ortópteros generalistas, llegó a la conclusión de que estos mostraban una preferencia por las plantas de los últimos estados serales.

Maiorana (1977) señala que los resultados obtenidos hasta entonces, no necesariamente son contradictorios y critica el trabajo de Futuyama (1976), indicando que es incorrecto tomar en cuenta el número de familias de plantas de las que se alimenta un organismo como criterio de amplitud de nicho trófico, ya que puede existir mayor diversidad de compuestos químicos entre unas familias que entre otras. En lo que se refiere a los datos de Otte (1975) y Cates y Orians (1975), Maiorana señala que las pruebas de preferencias alimenticias realizadas en condiciones de laboratorio utilizando herbívoros generalistas, no son siempre indicadores confiables de la estrategia de defensa utilizada por las plantas. Esto se debe a que pueden existir otros factores más importantes que influyan en estas preferencias, como son los relacionados con el estrato donde se mueve el animal (copa de los árboles, estrato rasante, etc.), y la disponibilidad relativa del recurso, por lo que resulta probable que el principal factor determinante de las preferencias alimenticias de los herbívoros generalistas, sea la disponibilidad relativa del recurso, y no la

historia de vida de la planta o el estado sucesional de la comunidad donde se presenta. De acuerdo con lo anterior, Maiorana concluye que las historias de vida de las plantas y su estado sucesional no tienen por que ser los factores principales para determinar las preferencias alimenticias de los herbívoros generalistas.

Dirzo (1980) realizó pruebas de aceptabilidad del follaje de 30 especies de vegetales, utilizando como herbívoro una babosa generalista, relacionando sus resultados con varias características de los vegetales (textura, presencia de pelos o espinas, forma de crecimiento, historias de vida y hábitat). El encontró que las plantas anuales eran preferidas a las bianuales o perennes, resultados que concordaban con los trabajos previos de Cates y Orians (1975). Además, los animales mostraron preferencia por las plantas que formaban parte de su ambiente natural, lo que también concuerda con las proposiciones de Maiorana (1977).

Reader y Southwood (1981), realizaron pruebas de aceptabilidad del follaje de 13 especies de vegetales con cinco especies de herbívoros (un ortóptero, un áfido, un lepidóptero, un molusco y un homóptero). Los animales prefirieron a los vegetales de los primeros estadios sucesionales. Sus resultados fueron similares a los obtenidos por Feeny (1976) y Cates y Orians (1975). En 1982, Whelan realiza pruebas de aceptabilidad del follaje de plantas en Gales, utilizando dos especies de babosas generalistas. Su objetivo fue comparar las tolerancias de los herbívoros generalistas a las especies de vegetales comunes y ajenas a sus hábitats respectivos. Su hipótesis central propone que las plantas no aceptables serían en general más aceptables para los herbívoros generalistas, cuyas poblaciones normalmente están expuestas a su encuentro. Sus resultados rechazan tal hipótesis y confirman que la experiencia previa del herbívoro es un factor importante en la selección del alimento. En sus resultados se manifiesta la importancia del proceso de aprendizaje (experiencias previas) y la manera en que éste puede influir en las respuestas de una especie de herbívoro ante una especie vegetal.

Rathcke (1985), realizó en Nueva York una serie de experimentos de aceptabilidad utilizando tres especies de babosas generalistas, cada una de ellas característica de un estado sucesional. A cada una de las babosas les fueron ofrecidas plantas de los tres estadios sucesionales y se determinaron sus preferencias. Sus resultados no muestran que exista una preferencia por las plantas de los primeros estadios sucesionales, ni se encuentra una fuerte interacción entre las babosas de un microhábitat y las plantas del mismo, por lo que concluye que, en este caso, no existe evidencia del desarrollo de procesos de coevolución. En general, las babosas prefirieron las especies de plantas más predecibles, es decir, aquellas que por crecer en el nivel rasante, están más disponibles a estos herbívoros. Por otro lado, tomando en cuenta el tiempo de vida de las hojas de las hierbas como una medida de la persistencia del recurso, encontró que los recursos menos persistentes (longevidad media de tres meses) son los más aceptados, mientras que los más persistentes (hojas

perennes), son los menos aceptados. Estos últimos resultados se contraponen con la teoría de la adaptación del herbívoro al recurso más disponible. A partir de sus observaciones de campo, Ratchke comprobó que las plantas impredecibles no escapan al herbivorismo, ya que sufren la misma tasa de daño que las especies persistentes, por lo que los postulados de la teoría de la apariencia son puestos en entredicho.

Coley (1980, 1983) ha llegado a resultados similares. En su trabajo de 1980, analizó la tasa de remoción de follaje por herbivorismo en individuos jóvenes de plantas arbóreas tropicales a las que separó de acuerdo a sus características de historia de vida en dos grupos: Pioneras (colonizadoras de claros) y persistentes (típicas del bosque maduro). Ella propone que las especies persistentes son un recurso más predecible para los herbívoros, por lo tanto, se esperaría que desarrollarán defensas antiherbívoro más costosas y efectivas que las especies pioneras, ya que éstas últimas podrían escapar de la herbivoría en el tiempo (gracias a su rápido crecimiento), y en el espacio (por su ocurrencia irregular en los claros). Sus resultados muestran que las especies persistentes sufren una menor tasa de remoción del follaje que las especies pioneras, lo que sugiere que las primeras están mejor defendidas concordando con la teoría general de la apariencia. Sin embargo, el haber encontrado altas tasas de herbivorismo en las especies pioneras, la lleva a cuestionar la efectividad del escape espacio-temporal de este grupo. Con base en esos resultados Coley (1983) propone como una alternativa la "Teoría de la calidad del hábitat". Según ésta, la calidad del hábitat determina el tipo y extensión de la inversión en defensa contra herbívoros. Los hábitats de alta calidad son definidos como aquellos en los que es posible el crecimiento vegetal rápido, en oposición a los hábitats de baja calidad, en donde el crecimiento vegetal está limitado por algún factor abiótico (condiciones de iluminación, edáficas o de nutrientes). De acuerdo con lo anterior, la calidad del ambiente determinará la tasa de crecimiento de las plantas, y la ventaja obtenida por la inversión en defensas contra herbívoros se incrementará en la medida en que la tasa de crecimiento disminuya. Dado el aparente conflicto entre crecimiento y defensa, las especies con escasas defensas se verían favorecidas cuando la calidad del hábitat y el potencial de crecimiento fuesen altos. Bajo estas condiciones, las especies no defendidas podrían soportar el herbivorismo si la reducción en "la productividad" fuese menor que el costo de la defensa. Por otro lado, en áreas donde el agua, la luz o los nutrientes sean limitantes, habrá una fuerte selección contra las plantas poco defendidas (ver Janzen, 1974; McKey, et al., 1979; Gartlan, et al., 1980). Coley también señala que las diferencias de la calidad del hábitat pueden distinguirse inclusive en un mismo ambiente, en donde pueden encontrarse microhábitats de alta o de baja calidad. Por lo tanto, las características defensivas de las especies de una comunidad estarán determinadas por las diferencias de la calidad de sus microhábitats preferidos.

Recientemente, Coley (1987) señala que los hábitats de baja

calidad seleccionarán una mayor inversión en defensas por parte de las plantas. Esto se basa en dos razones: 1) dado que los herbívoros consumen cantidades absolutas de biomasa vegetal (y no porcentajes), el daño producido por un animal que toma ciertos gramos de follaje representará una porción mayor de la energía disponible en una planta de crecimiento lento que en una planta de rápido crecimiento; 2) el costo relativo de las defensas será mayor para una especie de rápido crecimiento que para otra de lento crecimiento. Esto se debe a que la diferencia en la tasa de crecimiento entre los individuos que invierten en algún tipo de defensa es mayor entre los organismos con rápido crecimiento que entre los de lento crecimiento.

Por otro lado, cuando Coley (1987) se refiere al tipo de defensa en el que debiera invertir un vegetal, señala que es necesario tomar en cuenta no sólo el tipo de compuesto y su concentración, sino también la tasa de recambio del mismo y la vida media del tejido donde se localiza. De acuerdo con lo anterior, agrupa a las defensas en dos tipos: móviles y no móviles. Las primeras se caracterizan por una alta tasa de recambio (horas o días) y entre ellas se encuentran los alcaloides, los glucósidos y los monoterpenos (corresponden a las toxinas). Las segundas presentan tasas de recambio extremadamente bajas; aquí quedan agrupados los taninos y las fibras (corresponden a los reductores de la digestibilidad). Aunque el costo inicial en las defensas móviles es bajo, el costo de mantenimiento de concentraciones constantes a través del tiempo en los tejidos vegetales es alto, razón por la cual este tipo de defensas será más común en tejidos de longevidad baja. Por otro lado, las defensas no móviles que representan altos costos iniciales, tienen un bajo costo de mantenimiento por lo que serán más comunes en los tejidos de mayor longevidad. A partir de estas consideraciones se espera que las plantas con hojas de longevidad corta estén defendidas con compuestos móviles, mientras que las hojas con longevidad larga, con compuestos no móviles. Esto fue comprobado por la autora, al encontrar que el contenido fenólico y de fibra del follaje de 47 especies de plantas de selva, se incrementaba en relación directa con el incremento en la longevidad media del tejido foliar.

## OBJETIVOS.

Los experimentos que aquí se presentan están diseñados de tal forma que permiten hacer una evaluación de algunas de las predicciones sugeridas en los términos de las hipótesis y teorías mencionadas. Dado que bajo las condiciones de un experimento controlado es posible eliminar diferencias ambientales (p. ej. entre condiciones de claro y bosque maduro), los resultados obtenidos pueden constituir una prueba empírica crítica de las expectativas teóricas, sobre todo en lo referente a la discusión del herbivorismo en plantas con diferentes historias de vida.

El estudio que aquí se presenta tiene como objetivos los siguientes:

1.- Determinar la aceptabilidad relativa del follaje de algunas especies de plantas tropicales, a través de experimentos de alimentación en laboratorio, utilizando un herbívoro generalista.

2.- Evaluar las diferencias en la aceptabilidad relativa del follaje entre dos estadios distintos de desarrollo (plántula y adulto) de plantas de la misma especie.

3.- Comparar la aceptabilidad relativa del follaje de las diferentes especies con base en sus historias de vida y formas de crecimiento.

4.- Determinar la relación existente entre la aceptabilidad del follaje de las plántulas y algunas de sus características físicas.

5.- Determinar la relación que existe entre la aceptabilidad relativa del follaje de plántulas y algunas de sus características químicas, evaluadas a través de un análisis fitoquímico preliminar.

## MATERIALES Y METODOS

### AREA DE ESTUDIO

Este trabajo se desarrolló en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", de la Universidad Nacional Autónoma de México.

La Estación es una reserva de bosque tropical de 700 hectáreas localizada en la porción sureste del estado de Veracruz, en la vertiente oriental de la Sierra de San Martín Tuxtla, entre los 95° 04' y 95° 09' de longitud oeste y los 18° 34' y 18° 36' de latitud norte. Su altitud es variable y oscila entre 150 y 650 msnm (Estrada, et al., 1985).

El clima de la zona corresponde al cálido húmedo (sistema de Köpen modificado por García, 1981), con una precipitación media anual de 4900 mm y una temperatura media anual de 27° C. Existe una época de lluvias que va de junio a febrero ( $x = 486.25 + 87.0$  mm/mes), con las mayores precipitaciones comprendidas de julio a noviembre, y otra de "secas" de marzo a mayo ( $x = 111.7$  mm/mes). De septiembre a febrero, el área es afectada por desplazamientos de masas de aire frío y húmedo que pueden alcanzar velocidades de hasta 80 Km/h; estos fenómenos atmosféricos, conocidos localmente como "nortes", son responsables del 15% de la precipitación anual (Estrada et al., Op. cit.).

La Estación descansa sobre un macizo de origen volcánico que data del Terciario Superior, cuyo sustrato geológico está constituido básicamente por rocas basálticas y andesíticas, mezcladas con cenizas volcánicas (Rios-MacBeth, 1952). Los suelos son latosoles de migajón arcilloso, de color pardo rojizo, con un pH ligeramente ácido y profundidad variable (Estrada et al., Op. cit.). Estos no han sido completamente estudiados, pero datos preliminares indican que existe una gran heterogeneidad, siendo pobres en algunas áreas, con escasa materia orgánica, mientras que otras zonas presentan ricos suelos ácidos con un alto porcentaje de materia orgánica (Dirzo, 1987).

La vegetación típica de la Estación y sus áreas vecinas es Selva Alta Perennifolia (sensu Miranda y Hernández-X., 1963); los elementos arbóreos dominantes alcanzan alturas de 30 a 40 metros y en su mayoría se caracterizan por la presencia de contrafuertes. Esta selva es notable por la gran abundancia de palmas, entre las que destaca Astrocaryum mexicanum, y de bejucos, pues uno de cada tres troncos leñosos (d.a.p. > 1.0 cm), corresponde a una liana (Martínez-Ramos, 1985). Entre las especies de árboles "pioneros" más abundantes, de rápido crecimiento y colonizadores de la selva perturbada, se encuentran Cecropia obtusifolia, Trema micrantha, Ochroma pyramidale, Heliocarpus appendiculatus y Trichospermum mexicanum, y entre las especies dominantes de crecimiento lento y madera dura: Nectandra ambigens, Cordia megalantha, Guarea grandifolia, Poulsenia armata, Dussia mexicana, Brosimum alicastrum y Pterocarpus rohrii (Martínez-Ramos, Op. cit.). El piso de la selva se encuentra cubierto por vegetación herbácea, además de plántulas y juveniles de los

elementos arbóreos de los doseles medio y superior.

Finalmente, es conveniente destacar que la comunidad vegetal del área en cuestión se caracteriza por su gran diversidad; hasta la fecha se han inventariado 818 especies (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1987), de las cuales 250 son arbóreas (Ibarra-Manríquez, com. pers.).

La selva que crece en la Estación parece ser particularmente dinámica en su tasa de renovación natural. En un trayecto lineal de 200 m es común atravesar por fases de sucesión temprana, intermedia y tardía (Martínez-Ramos, 1985).

Las áreas colindantes con la Estación, sumamente perturbadas, son empleadas como potreros. Existen además algunos parches de vegetación secundaria en diferentes estadios sucesionales que son conocidos localmente como acahuales.

Aunque el inventario biológico de la fauna de la Estación aún no está terminado, la información disponible muestra una alta riqueza de especies. Se ha registrado la presencia de más de 40 especies de ortópteros tetigónidos (Márquez y Ramos 1968), más de 100 especies de coleópteros lamelicornios (Moron, 1979), 250 especies de mariposas diurnas, 122 de odonatos, 48 de anfibios, 102 de reptiles, 315 de aves y 90 de mamíferos (Dirzo, 1987). Los insectos parecen ser especialmente importantes en la dinámica de las poblaciones de un gran número de plantas (Núñez-Farfán y Dirzo, 1985).

Estrada y colaboradores (1985), señalan una amplia lista de mamíferos de la zona. Sin embargo, muchas de estas especies están desapareciendo a causa de la reducción del hábitat, de los recursos y por la caza inmoderada. Esto es particularmente cierto en el caso de los felinos, el oso hormiguero arborícola (Tamandua mexicana) y el venado cola blanca (Odocoileus virginianus).

Aunque resulta difícil evaluar las consecuencias ecológicas de la desaparición de estas especies, estudios detallados (Miranda y Dirzo, 1987), señalan que el consumo de follaje de plantas en esta zona por parte de mamíferos herbívoros es casi nulo en comparación con otras zonas mejor conservadas (p. ej. Chiapas), por lo que estos autores concluyen que el fenómeno de defaunación contemporánea afecta drásticamente no sólo a la fauna, sino también a la estructura y dinámica de los vegetales de la zona.

## METODOLOGIA.

### Colecta de herbívoros.

De julio a octubre de 1982, se realizaron colectas de varios insectos (ortópteros y fásmidos) cuyas abundancias relativas, aunadas a su comportamiento en condiciones de laboratorio, pudieran hacer de ellos candidatos idóneos para actuar como "mecanismo" evaluador de la aceptabilidad del follaje de diversas

especies vegetales. Con estos animales se realizaron pruebas preliminares de aceptabilidad y se observó su sobrevivencia en condiciones de laboratorio. Después de poner a prueba a los organismos inicialmente seleccionados, se optó por utilizar al ortóptero Melanonotus globosus (Tettigonidae) ya que mostró ser una especie relativamente abundante, resistente a la manipulación y de alta supervivencia en cautiverio. Este tettigónido es de hábitos nocturnos pero casi nada se sabe sobre su biología. Las observaciones realizadas durante este estudio nos permiten decir que son bastante abundantes durante los meses lluviosos y aunque en la época de "secas" son mucho más difíciles de localizar, su presencia es constante a través del año. Dentro de la selva, se les encuentra principalmente en claros de dimensiones moderadas, posados sobre distintas especies vegetales, aunque también fueron colectados en trampas de hojarasca colocadas en diferentes sitios dentro de la selva madura, y con mucha frecuencia se les encuentra resguardados en la infrutescencia de Astrocaryum mexicanum, tanto en la selva madura como en zonas de claros. Individuos de M. globosus han sido vistos posados y consumiendo el follaje de por lo menos 12 especies diferentes de plantas (R. Dirzo, comunicación personal). Su colecta en las trampas de hojarasca durante el día, cuando no era posible localizarlos sobre la vegetación, nos sugiere la posibilidad de que este ortóptero utilice precisamente la hojarasca como refugio diurno. La colecta de ortópteros se efectuó principalmente por las noches y la captura fue manual, ya que no resultaron ser atraídos por ningún tipo de trampa, cebada o no.

Aunque en el campo fueron colectados individuos de distintos estadios de desarrollo, en las pruebas de laboratorio solamente se utilizaron adultos cuyo peso en promedio fue de 4.17 g (+ 0.7 g). Los animales fueron mantenidos dentro de recipientes de plástico de 20 cm de diámetro y 10 cm de altura, cerrados por medio de una malla plástica de mosquitero sujeta por bandas de hule. Durante su cautiverio fueron alimentados diariamente con hojas frescas de lechuga.

#### Colecta de follaje.

Desde octubre de 1982 hasta enero de 1985 se sometió a pruebas de aceptabilidad el follaje de 63 especies de plantas pertenecientes a 38 familias. El material foliar suministrado en cada uno de los experimentos, provenía al menos de dos individuos diferentes de cada especie probada. De cada una de las plantas seleccionadas se puso a prueba tanto el follaje de la fase adulta como el de la plántula. Para los propósitos de este estudio se consideraron plántulas a aquellos individuos cuya altura no fuese mayor a los 30 cm (sobre todo en el caso de las especies pioneras). Siempre se procuró que las hojas colectadas fuesen maduras, con la lámina foliar completamente desarrollada y sin daño alguno. Estas hojas eran mantenidas en refrigeración dentro de bolsas de polietileno, por no más de 24 hrs, hasta su utilización. Entre las especies puestas a prueba se encuentran representadas plantas con diferentes formas de crecimiento: árboles, bejucos, epifitas y hierbas; y entre los árboles, especies con



diversas historias de vida: pioneras, nómadas y tolerantes.

#### Experimentos de aceptabilidad.

Con el propósito de conocer las preferencias relativas en la aceptabilidad del follaje de las distintas plantas de prueba, se realizaron experimentos de aceptabilidad similares a los diseñados por otros autores (Grime, et.al., 1968; Dirzo, 1980; Whelan, 1982, entre otros). El objetivo de estos experimentos es el de establecer la posición particular de un vegetal o parte del mismo, en una jerarquía de preferencias manifestada por un herbívoro (Dirzo, 1980). Estos experimentos requieren el uso de una especie de planta aceptable que es empleada como control, contra la cual se compara la aceptabilidad de las otras especies vegetales (especies de prueba), y consisten en ofrecer áreas conocidas de material foliar (prueba y control) durante un tiempo determinado a los herbívoros seleccionados, al término del cual se evalúa el área foliar consumida por cada individuo. Los resultados obtenidos pueden ser transformados en índices de aceptabilidad, con los que es posible realizar comparaciones entre las especies.

En este trabajo se utilizó como planta control a la lechuga (Lactuca sativa), en sus dos variedades, "orejona" y "romanita", pues mostró ser sumamente aceptada por Melanonotus globosus.

Con el propósito de controlar el área foliar ofrecida en cada uno de los experimentos, se utilizó un sacabocados de 1.8 cm de diámetro (= 260 mm<sup>2</sup> de superficie). En pruebas preliminares se determinó que cada individuo de M. globosus podía consumir más de 11 de estos discos de lechuga en menos de 4 horas. Tomando en cuenta lo anterior, en los experimentos de aceptabilidad fueron colocados cuatro discos del follaje de la planta control, intercalados con otros cuatro de la planta de prueba, permitiendo a los ortópteros alimentarse por espacio de cuatro horas. Los experimentos fueron realizados durante la noche, dentro de los mismos recipientes donde se mantenían cautivos a los insectos. Con el fin de prevenir la deshidratación de los discos foliares, en cada uno de los recipientes se colocaba una tela de algodón húmeda. Antes de cada experimento, los ortópteros eran mantenidos en ayuno por un periodo no menor de 18 horas. Al terminar el experimento, el alimento no consumido era retirado en su totalidad y, con la ayuda de un medidor de áreas foliares (Li-Cor, Li 3100), se determinaba su superficie. A partir de este dato se calculaba el área consumida, tanto del control como de la especie de prueba, por cada uno de los ortópteros (i.e., réplicas).

En cada uno de los experimentos se procuró contar con un mínimo de seis réplicas. Sin embargo, en algunos casos (cuando la disponibilidad de ortópteros era limitada), sólo fue posible contar con cuatro repeticiones.

Cuando un individuo consumía menos de 250 mm<sup>2</sup> de alimento en total (prueba + control) no era tomado en cuenta en los resultados de la prueba correspondiente ya que este comportamiento se

considero anormal (durante el estudio se pudo comprobar que los animales que manifestaban esta conducta generalmente morían poco tiempo después).

### Pruebas de aceptabilidad utilizando extractos de follaje

En un intento por separar las características físicas de las características químicas del follaje, se elaboraron alimentos a partir de extractos foliares sobre distintos excipientes.

Cinco gramos de follaje recién colectado eran molidos en un mortero junto con 15 ml de agua destilada; este machacado era empleado para saturar distintos materiales que actuaban como vehículo. Los materiales usados como vehículos en las evaluaciones preliminares fueron: papel filtro, servilletas de papel, papel de fibra de vidrio, pan de trigo en obleas y agar.

El agar se utilizó sólo y preparado de dos maneras:

#### Agar I

250 ml de agua destilada  
1 g de alginato de sodio  
0.5 g de leche en polvo  
0.3 g de harina de trigo  
0.2 g de harina de arroz

#### Agar II

100 ml de agua destilada  
2 g de alginato de sodio  
0.5 g de leche en polvo  
0.3 g de harina de trigo  
0.2 g de harina de arroz

Los preparados de agar eran vertidos en una charola para formar una capa delgada que, una vez solidificada, era fraccionada con la ayuda de un sacabocados en discos iguales a los empleados en los experimentos con follaje.

Con todos estos vehículos se realizaron pruebas preliminares utilizando extractos de plantas que previamente habían mostrado ser muy aceptables (lechuga, Cecropia obtusifolia, Ochroma pyramidale, y Helicarpus appendiculatus, entre otras). Sin embargo, en ninguno de los casos se obtuvieron los resultados deseados ya que el material ofrecido a los animales apenas era probado. El principal problema radicaba aparentemente en la dificultad de los animales para manipular estos alimentos.

### Índice de Aceptabilidad.

Para comparar la aceptabilidad del follaje de las distintas especies en prueba, se utilizó el índice de aceptabilidad (I.A.) propuesto por Whelan (1982) en donde:

$$I.A. = \frac{\text{Área consumida de la planta de prueba (mm}^2\text{)}}{\text{Área total consumida (Prueba + Control) (mm}^2\text{)}}$$

Este índice varía entre cero y uno, cero cuando la planta prueba no es consumida y uno cuando sólo la planta control es consumida. Para las comparaciones de aceptabilidad entre las distintas especies, se tomó en cuenta el promedio de los índices de aceptabilidad de las repeticiones efectuadas.

### Características físicas y químicas del follaje de plántulas.

De septiembre de 1983 a diciembre de 1984 se realizaron colectas del follaje de plántulas de las especies con las que se trabajó previamente en los experimentos de aceptabilidad. La cantidad total de follaje colectado varió según la abundancia relativa de las plántulas de cada especie, por lo que no fue posible en todos los casos contar con material suficiente para las pruebas químicas. El material colectado fue dividido en tres submuestras destinadas respectivamente a: 1) la descripción de las características físicas de la lámina foliar, 2) la determinación del contenido de agua y 3) la realización de análisis fitoquímicos preliminares.

### Características físicas de la lámina foliar.

Con el fin de determinar sus principales características físicas, las hojas de las plántulas fueron observadas bajo el microscopio óptico, anotando la presencia o ausencia de pelos, espinas, glándulas y tipo de margen, tomando como base las claves de Lawrence (1951). Se registraron también la textura (sensación al tacto) y la dureza.

La dureza del follaje se evaluó empíricamente tomando en cuenta la resistencia de la lámina foliar a la manipulación. De acuerdo con esto se establecieron tres categorías de dureza: frágil (cuando la lámina foliar resultaba fácilmente dañada), intermedia, y resistente (cuando la lámina foliar toleraba sin problemas la manipulación).

Aunque esta clasificación es subjetiva y agrupa una gran variedad de resistencias de manera muy burda en sólo tres categorías, se optó por ella al no contar con un "texturómetro" adecuado (Feeny, 1970; Dirzo, et al. 1982), ya que la lámina foliar de muchas plántulas era sumamente frágil y resultaba imposible determinar el peso necesario para perforarlas (propiedad en la que se basa el aparato antes mencionado). Tomando en cuenta lo anterior se diseñó otro texturómetro más ligero con el que tampoco se lograron medidas confiables.

### Contenido de agua.

De cada una de las especies colectadas se eligieron al azar 10 hojas; éstas se marcaron e hidrataron a saturación manteniéndolas durante 12 horas intercaladas con papel de estrasa húmedo. Posteriormente se pesó cada hoja en una balanza digital de precisión para determinar su peso a saturación y se secaron en estufa de temperatura constante (80°C, durante 72 hrs) antes de determinar su peso seco. El contenido de agua de las hojas se calculó a partir de la diferencia entre el peso húmedo y el peso seco, expresándolo como porcentaje del peso total de la hoja saturada.

### Análisis fitoquímicos de metabolitos secundarios.

El material foliar colectado fue secado en estufa de

temperatura controlada (40°C por 3 días) hasta obtener un peso constante. Una vez seco, el material fue pesado y posteriormente triturado en un molino eléctrico. Las hojas trituradas fueron sometidas a un proceso de extracción utilizando el método de Soxhlet y metanol como disolvente, permitiendo el reflujo por espacio de 8 horas y repitiendo el proceso con nuevo disolvente. El extracto fue llevado a sequedad bajo presión reducida y el residuo obtenido fue pesado y almacenado en recipientes adecuados para su posterior análisis. Para realizar las pruebas se prepararon 50 ml de solución patrón del extracto metanólico al 0.5% (250 mg del extracto en 50 ml de metanol). Esta solución fue decolorada con carbón activado (2% del peso de la muestra) calentando en baño de vapor durante 10 minutos. Posteriormente se filtró y se ajustó el nivel de la solución para mantener la concentración original. De esta solución patrón se tomó un mililitro para cada prueba, colocándolos en tubos de ensaye pequeños y llevándolos a sequedad. Estos extractos fueron nuevamente disueltos en los solventes para realizar cada una de las pruebas correspondientes. Siguiendo este procedimiento, cada muestra representa 5 mg del extracto seco. Cada determinación se corrió contra testigo y se hizo por triplicado.

Las determinaciones realizadas y los reactivos empleados fueron los siguientes:

Glucósidos	Reactivo de Molisch
Alcaloides	Reactivo de Dragendorff
Saponinas	Prueba de espuma
Flavonoides	Acido clorhídrico y limadura de Mg
Terpenos y esteroides	Reactivo de Liebermann y Burchard

Las técnicas utilizadas en los análisis de metabolitos secundarios se describen en el Apéndice 1.

#### Análisis estadísticos.

Debido a que los datos de aceptabilidad mostraron una distribución no normal, las diversas comparaciones entre los grupos para determinar la existencia de diferencias significativas, se hicieron mediante la aplicación de pruebas no paramétricas, las cuales no requieren de ninguna asunción especial sobre la distribución de datos en las muestras, por lo que también se les conoce como pruebas de libre distribución. (Zar, 1974; Infante, 1980). Las pruebas utilizadas fueron:

a) Prueba de Mann-Whitney (de dos colas), para el caso de comparaciones entre dos muestras. Esta prueba es análoga a la prueba de "t" de la estadística paramétrica. No emplea los datos reales, sino que usa los rangos de tales datos. Para la obtención de los rangos, los datos son ordenados de mayor a menor (aunque puede hacerse de manera inversa). Asignándole el número 1 al dato mayor, 2 al inmediato inferior, y así sucesivamente hasta el número más pequeño, al que se le asigna el rango N (N = tamaño de la muestra). Cuando dos o más observaciones tienen exactamente el

mismo valor se dice que están en empate y el rango asignado a cada uno de estos valores es la media de los rangos que se les hubiese asignado si estos valores no fueran idénticos. Estos rangos deben anotarse entre paréntesis (Zar, Op. cit.). Cuando uno de los grupos contaba con más de 20 observaciones y el otro con más de 40, se utilizó esta misma prueba con aproximación normal.

b) Prueba de Kruskall-Wallis, también llamada análisis de varianza por rangos, se aplicó para reconocer diferencias entre más de dos muestras. Esta prueba sólo indica si existen o no diferencias significativas entre los grupos comparados, pero para determinar entre cuales de los grupos comparados existen diferencias, es necesario utilizar otros estadísticos. (Zar, Op. cit.).

c) Comparación múltiple de Tukey modificada por Dunn. Esta prueba se utiliza para detectar las diferencias significativas entre muestras de diferentes tamaño, una vez que la prueba de Kruskall-Wallis resulta positiva. Se basa en la comparación de las medias de los rangos asignados a los grupos comparados en la prueba de Kruskall-Wallis. (Zar, 1984).

d) Comparación múltiple de proporciones. Se utilizó para encontrar diferencias significativas entre los porcentajes de especies con determinadas características que se encontraban en cada muestra. Es una modificación de la prueba de Fisher en donde se utilizan proporciones para grupos de distintos tamaños (Zar, Op. cit.).

Las pruebas se consideraron positivas con un nivel de 0.05 % de confiabilidad.

En los cuadros generales de resultados donde se anota la media y el error estándar de los grupos comparados, se anotó también el coeficiente de variación. Este último es una medida de dispersión de los datos y expresa la variabilidad de la muestra en relación a la media muestral, por ello también se le llama desviación estándar relativa.

## RESULTADOS.

### PRUEBAS DE ACEPTABILIDAD

#### Aceptabilidad relativa del follaje.

En el Cuadro 1 se muestra la lista de especies puestas a prueba (en orden alfabético), acompañadas de las abreviaturas con las que se hará referencia a ellas en los cuadros subsecuentes, así como la familia y la forma de crecimiento (árbol, bejuco, épifita o hierba) y para el caso de las especies arbóreas se indica también su historia de vida (pionera, nómada o tolerante; sensu Martínez-Ramos, 1985).

Los resultados de las pruebas individuales de aceptabilidad (i.e. de cada réplica) para cada una de las especies y sus fases de desarrollo se incluyen en el Apéndice 2 y los promedios de cada especie, acompañados de su desviación estándar y su rango u orden de preferencia o jerarquía (de mayor a menor) en el Cuadro 2. (ver explicación en metodología).

Se realizaron en total 735 experimentos individuales de aceptabilidad. Los resultados de 46 de éstos no fueron considerados en los análisis posteriores, ya que correspondieron a observaciones realizadas con animales cuyo comportamiento se consideró anormal (ver la explicación en la sección de métodos). Aunque la mayoría de los experimentos fueron desarrollados con seis replicas, en ocasiones este número varió entre 5 y 7, dependiendo de los animales disponibles. El 70% de los experimentos cuenta con seis o más repeticiones; el resto, al menos con 4 repeticiones válidas, a excepción del adulto de Cecropia obtusifolia, y las plántulas de Cynometra retusa y Strichnos tabascana, que únicamente cuentan con tres. Los valores individuales de aceptabilidad obtenidos, fueron transformados a índices de aceptabilidad (I.A.) siguiendo el criterio propuesto por Whelan (1982). Estos valores fluctuaron entre 0.0 (que implica un rechazo absoluto de la planta prueba) y 0.6, para el caso de los adultos, y entre 0.0 y 0.4813, para el caso de las plántulas.

En general, el I.A. de las especies estudiadas fue menor a 0.5, lo que significa que la planta control es más aceptada que las plantas puestas a prueba, exceptuando los valores obtenidos para las hojas de los adultos de Carica papaya (I.A. = 0.5248) y Pterocarpus rohrii (I.A. = 0.6) que muestran que ambas plantas fueron preferidas al control.

Los valores promedio de cada especie y su respectivo error estándar se presentan en el Cuadro 2. Los valores de aceptabilidad más altos corresponden a Carica papaya (I.A. = 0.4813), en el caso de plántulas, y a Pterocarpus rhorii (I.A. = 0.6) en el caso de adultos; en contraste, los valores más bajos corresponden a Abuta panamensis, Amphitecna tuxtlenensis, Astrocaryum mexicanum, Clusia sp., Connarus schulttesii, Lonchocarpus guatemalensis, Nectandra ambigens, Omphalea oleifera, Oreopanax aff. obtusifolia y

Cuadro 1. Lista de las especies con las que se realizaron pruebas de aceptabilidad del follaje. Se indica la familia a la que pertenecen, su forma de crecimiento y para las especies arbóreas, su historia de vida.

ESPECIE	ABREVIATURA	FAMILIA	FORMA DE CRECIMIENTO	ESTRATEGIA DE VIDA
<i>Abuta panamensis</i>	ABUTA	Menispermaceae	bejuco	
<i>Acalypha skutchii</i>	ACALY	Euphorbiaceae	arbol	pionera
<i>Aichornea latifolia</i>	ALCHO	Euphorbiaceae	arbol	novada
<i>Allopylus campostachys</i>	ALLOP	Sapindaceae	arbol	tolerante
<i>Ampelocera hottlei</i>	AMPEL	Ulmaceae	arbol	novada
<i>Amphitecna tuxtliensis</i>	AMPHI	Bignoniaceae	arbol	tolerante
<i>Apelandra aurantiaca</i>	APHEL	Acanthaceae	hierba	
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	ASPID	Apocynaceae	arbol	novada
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	ASTRO	Palmae	arbol	tolerante
<i>Brosimum alicastrum</i>	BROSI	Moraceae	arbol	novada
<i>Calatola laevigata</i>	CALAT	Icacinales	arbol	novada
<i>Calophyllum brasiliense</i>	CALOP	Guttiferae	arbol	tolerante
<i>Carica papaya</i>	CARIC	Caricaceae	arbol	pionera
<i>Cecropia obtusifolia</i>	CECRO	Moraceae	arbol	pionera
<i>Clarisia biflora sp. mexicana</i>	CLARI	Moraceae	arbol	novada
<i>Clusia sp.</i>	CLUSI	Guttiferae	epifita	
<i>Conarus schultesii</i>	CONNA	Connaraceae	bejuco	
<i>Cordia megalantha</i>	CORDI	Boraginaceae	arbol	novada
<i>Costus sp.</i>	COSTU	Zingiberaceae	hierba	
<i>Couepia polyantra</i>	COLEP	Chrysobalanaceae	arbol	novada
<i>Cupania dentata</i>	CUPAN	Sapindaceae	arbol	novada
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	CYMBO	Annonaceae	arbol	novada
<i>Cynometra retusa</i>	CYNOM	Leguminosae	arbol	novada
<i>Diospyros digyna</i>	DIOSP	Ebenaceae	arbol	novada
<i>Dicholis minutiflora</i>	DIPHO	Sapotaceae	arbol	novada
<i>Dussia mexicana</i>	DUSSE	Leguminosae	arbol	novada
<i>Eugenia sp.</i>	EUGEN	Myrtaceae	arbol	tolerante
<i>Faramea occidentalis</i>	FARAM	Rubiaceae	arbol	tolerante
<i>Guarea grandifolia</i>	GUARE	Meliaceae	arbol	novada
<i>Heliconia appendiculata</i>	HELIO	Tiliaceae	arbol	pionera
<i>Hillia tetrandra</i>	HILLI	Rubiaceae	epifita	
<i>Inga sapindoides</i>	INGAS	Leguminosae	arbol	novada
<i>Licania sp.</i>	LICAP	Lauraceae	arbol	novada
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	LONCH	Leguminosae	arbol	novada
<i>Machaerium floribundum</i>	MACHA	Leguminosae	bejuco	
<i>Myriocarpa longipes</i>	MYRIO	Urticaceae	arbol	pionera
<i>Nectandra ambigua</i>	NECTA	Lauraceae	arbol	novada
<i>Ochroma pyramidale</i>	OCHRO	Bombacaceae	arbol	pionera
<i>Ophalea pleifera</i>	OPPHA	Euphorbiaceae	arbol	novada
<i>Oreopanax aff. obtusifolium</i>	OREOP	Araliaceae	epifita	
<i>Orthion oblancoletum</i>	ORTHI	Violaceae	arbol	tolerante
<i>Faullinia clavifera</i>	PAULL	Sapindaceae	bejuco	



Cuadro 1. Continuación.

ESPECIE	ABREVIATURA	FAMILIA	FORMA DE CRECIMIENTO	ESTRATEGIA DE VIDA
<i>Foulsenia armata</i>	POULS	Moraceae	arbol	nomada
<i>Fouteria campechiana</i>	FOUTE	Sapotaceae	arbol	tolerante
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	PSEUD	Moraceae	arbol	nomada
<i>Psychotria faxluensis</i>	PSYCO	Rubiaceae	arbol	tolerante
<i>Pterocarpus rohrii</i>	PTERC	Leguminosae	arbol	nomada
<i>Quararibea funebris</i>	QUARA	Bombacaceae	arbol	tolerante
<i>Rhedia edulis</i>	RHEED	Guttiferae	arbol	tolerante
<i>Robinsonella mirandae</i>	ROBIN	Malvaceae	arbol	nomada
<i>Salacia megistophylla</i>	SALAC	Hippocrateaceae	bejuco	
<i>Saurauia yasicae</i>	SAURA	Saurauiaceae	arbol	tolerante
<i>Siparuna andina</i>	SIPAR	Monimiaceae	arbol	pionera
<i>Spondias radikoferi</i>	SPOND	Anacardiaceae	arbol	nomada
<i>Stemmadenia donne-smithii</i>	STEMM	Apocynaceae	arbol	tolerante
<i>Strichnos tabascanae</i>	STRIC	Loganiaceae	bejuco	
<i>Syngonium</i> sp.	SYNGO	Araceae	hierba	
<i>Tapirira mexicana</i>	TAPIR	Anacardiaceae	arbol	nomada
<i>Trema micrantha</i>	TREMA	Ulmaceae	arbol	pionera
<i>Trichilia moschata</i>	TRICI	Meliaceae	arbol	tolerante
<i>Trichospermum mexicanum</i>	TRICO	Tiliaceae	arbol	pionera
<i>Trophis mexicana</i>	TROPH	Moraceae	arbol	tolerante
<i>Urera caracasana</i>	URERA	Urticaceae	arbol	pionera



Cuadro 1. Índices de Aceptabilidad (I.A.), error estándar (E.E.) y orden de preferencias (JERARQ.) de mayor a menor, de las plántulas y los adultos de las especies incluidas en este estudio.

ESPECIE	PLANTULA			ADULTO		
	I.A.	E.E.	JERARQ.	I.A.	E.E.	JERARQ.
<i>Abuta panamensis</i>	0.0000	0.0000	58.5	0.0479	0.0300	37
<i>Acalypha skutchii</i>	0.0455	0.0270	37	0.0000	0.0000	59
<i>Alchornea latifolia</i>	0.3158	0.0590	5	0.1897	0.0540	11
<i>Allophylus compositachis</i>	0.0396	0.0280	39	0.0552	0.0170	34
<i>Amelocera hottlei</i>	0.1630	0.0840	16	0.0897	0.0680	28
<i>Amphitoca tuxtliensis</i>	0.0000	0.0000	58.5	0.0000	0.0000	59
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	0.0019	0.0010	52	0.0345	0.0300	42
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	0.2490	0.0730	10	0.0446	0.0230	38
<i>Petrocarium mexicanum</i>	0.0000	0.0000	58.5	0.0000	0.0000	59
<i>Brosimum alicastrum</i>	0.1595	0.0680	17	0.0678	0.0440	32
<i>Calatola laevigata</i>	0.0023	0.0030	50	0.0033	0.0020	50
<i>Calophyllum brasiliense</i>	0.1058	0.0400	26	0.0182	0.0110	46
<i>Carica papaya</i>	0.4813	0.0530	1	0.5248	0.0230	2
<i>Cecropia obtusifolia</i>	0.4520	0.0930	2	0.2486	0.0530	6
<i>Clarisia biflora</i> spp. mexicana	0.0856	0.0550	29	0.1988	0.0500	8
<i>Clusia</i> sp.	0.0000	0.0000	58.5	0.2457	0.0600	7
<i>Conarus schultesii</i>	0.0000	0.0000	58.5	0.0514	0.0570	35.5
<i>Cordia megalantha</i>	0.2026	0.0700	14	0.1083	0.0600	24
<i>Cordia</i>	0.2533	0.0700	9	0.1676	0.0600	14
<i>Couepia polyandra</i>	0.3415	0.1180	4	0.1269	0.0420	19
<i>Cupania dentata</i>	0.1671	0.0570	15	0.1582	0.0510	16
<i>Cyathostegium baillonii</i>	0.0903	0.0390	28	0.0117	0.0090	47
<i>Cynometra retusa</i>	0.0032	0.0050	47	0.0000	0.0000	59
<i>Diospyros digyna</i>	0.0205	0.0130	43	0.0046	0.0040	49
<i>Dipholis minutiflora</i>	0.1397	0.0770	21	0.0777	0.0510	29
<i>Dussia mexicana</i>	0.0033	0.0010	49	0.0918	0.0550	25
<i>Eugenia</i> sp.	0.0817	0.0500	30	0.0703	0.0220	30
<i>Faranza occidentalis</i>	0.0261	0.0160	41	0.0029	0.0020	52
<i>Guarea grandifolia</i>	0.0523	0.0550	35	0.0263	0.0290	44
<i>Heliconia appendiculata</i>	0.3049	0.0750	6	0.1486	0.0630	17
<i>Hillia tetrandra</i>	0.0127	0.0100	44	0.0835	0.0500	27
<i>Inga sapindoides</i>	0.0712	0.0350	32	0.0445	0.0230	39
<i>Licania</i> sp.	0.1181	0.0860	25	0.0634	0.0280	33
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	0.0000	0.0000	58.5	0.0290	0.0320	43
<i>Machaonia floribunda</i>	0.0532	0.0500	34	0.2936	0.0700	4
<i>Myriocarpa longipes</i>	0.1196	0.0570	24	0.0000	0.0000	59
<i>Nectandra ambigua</i>	0.0000	0.0000	58.5	0.1860	0.0500	12
<i>Dichromis pyramidale</i>	0.3727	0.0600	3	0.4197	0.0500	3
<i>Daphalea glauca</i>	0.0000	0.0000	58.5	0.0000	0.0000	59
<i>Drepanax</i> aff. <i>obtusifolia</i>	0.0000	0.0000	58.5	0.0085	0.0100	48
<i>Orthion oblancoletum</i>	0.1485	0.0870	20	0.0429	0.0290	40
<i>Paullinia clavifera</i>	0.0435	0.0400	38	0.1919	0.1080	10

ESPECIE	PLANTULA			ADULTO		
	I. A.	E. E.	JERARQ.	I. A.	E. E.	JERARQ.
<i>Poulsenia armata</i>	0.0475	0.0300	36	0.1228	0.0690	22
<i>Pouteria campechiana</i>	0.1551	0.0630	18	0.1179	0.0480	23
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	0.0393	0.0650	40	0.1417	0.0490	18
<i>Psychotria chiapensis</i>	0.0019	0.0020	52	0.0000	0.0000	59
<i>Pterocarpus rohrii</i>	0.0046	0.0030	48	0.6000	0.0700	1
<i>Quararibea funebris</i>	0.0075	0.0080	46	0.0253	0.0020	45
<i>Rheedia edulis</i>	0.1537	0.0650	19	0.0019	0.0020	54
<i>Robinsonella mirandae</i>	0.0238	0.0170	42	0.0493	0.0460	31
<i>Salacia megistophylla</i>	0.1379	0.0500	22	0.0420	0.0200	42
<i>Saurauia yasicae</i>	0.2122	0.0540	12	0.3070	0.0490	5
<i>Siparuna andina</i>	0.2438	0.0970	11	0.0000	0.0000	59
<i>Spondias radlkoferii</i>	0.2545	0.0920	8	0.0865	0.0300	26
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	0.0674	0.0680	33	0.1926	0.0730	9
<i>Strichnos tabescens</i>	0.0019	0.0020	52	0.0000	0.0000	59
<i>Syngonium</i> sp.	0.0000	0.0000	58.5	0.0021	0.0020	53
<i>Tapirira mexicana</i>	0.0942	0.0390	27	0.1253	0.0590	20
<i>Trema micrantha</i>	0.2364	0.0670	7	0.1727	0.0760	13
<i>Trichilia moschata</i>	0.2069	0.0820	13	0.0023	0.0030	51
<i>Trichospermum mexicanum</i>	0.1295	0.0490	23	0.1234	0.0550	21
<i>Tropis mexicana</i>	0.0766	0.0350	31	0.0514	0.0310	35.5
<i>Urena caracasana</i>	0.0105	0.0080	45	0.1682	0.0370	15

Syngonium sp., entre las plántulas (todas con I.A. = 0); y Acalypha skutchii, Amphitecna tuxtliensis, Astrocaryum mexicanum, Cynometra retusa, Myriocarpa longipes, Omphalea oleifera, Psychotria faxlucens, Siparuna andina y Strichnos tabascana, entre los adultos (I.A. = 0).

Los errores estándar de los índices de aceptabilidad observados en las distintas fases de desarrollo de las especies, fluctúan entre 0.0 y 0.69 y solamente en dos casos son mayores a éste último valor. Dichos casos corresponden al adulto de Paullinia clavigera (I.A. = 0.1919; E.S. = 0.108) y a la plántula de Couepia polyandra (I.A. = 0.3415; E.S. = 0.118). Los altos valores del error estándar se deben en gran medida a la variabilidad individual mostrada por los ortópteros en la aceptabilidad del follaje, sin embargo, dado que esta variabilidad se presenta como un continuo dentro de cada prueba, no es posible considerar alguno de estos resultados como anómalo. Por ejemplo, en el caso de Paullinia pinnata (ver Apéndice 2), los resultados individuales de las pruebas de aceptabilidad son 0.0, 0.0344, 0.0909, 0.0136, 0.2330 y 0.6560; y para Couepia polyandra: 0.0, 0.1660, 0.2347, 0.3504, 0.6078 y 0.6901.

#### Diferencias ontogénicas en la aceptabilidad.

La distribución de frecuencias de los valores del I.A. promedio por especie, tanto de plántulas como de adultos, se muestra en la Figura 1. Estos valores tienen una distribución claramente sesgada hacia la derecha, dentro de un intervalo de 0.0 a 0.4813 para las plántulas, y de 0.0 a 0.6 para los adultos.

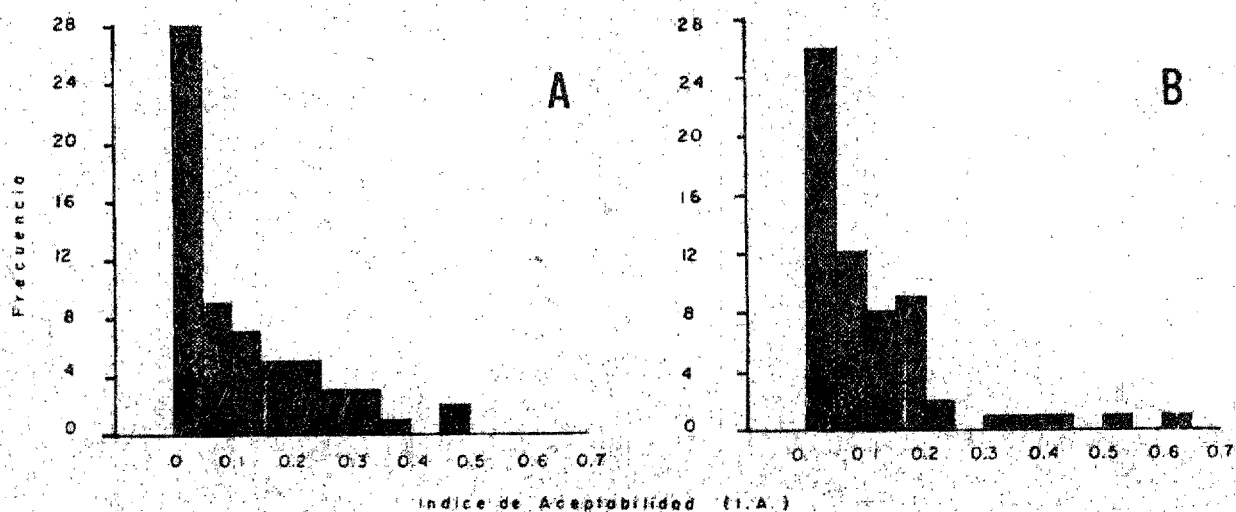


Figura 1. Distribución de frecuencias de los Índices de Aceptabilidad (I.A.) para plántulas (a) y adultos (b), de las 63 especies incluidas en este estudio.

La mayoría de las especies (91%) muestran un I.A. promedio inferior a 0.30. En general, en los histogramas de ambos grupos se aprecia una tendencia similar, si bien los máximos valores de los I.A. fueron alcanzados por los follajes de adultos y los datos correspondientes a esta fase de desarrollo muestran una mayor dispersión. Los valores promedio obtenidos para cada una de las fases de desarrollo se muestran en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Valores promedio de los I.A. obtenidos a nivel global para las fases de desarrollo de plántula y adulto.

	PLANTULA	ADULTO
Número de especies	63	63
I.A.	0.1094	0.1051
Desviación estandar	0.1197	0.1252
Coef. de variación	1.0944	1.1913

Aunque el valor más alto del I.A. corresponde a las plantas adultas, a nivel global no existen diferencias significativas entre las dos fases de desarrollo (prueba de U,  $P > 0.05$ ). Un histograma general de la aceptabilidad del follaje que agrupa todas las muestras (follaje de ambos estadios de desarrollo) se ofrece en la Figura 2.

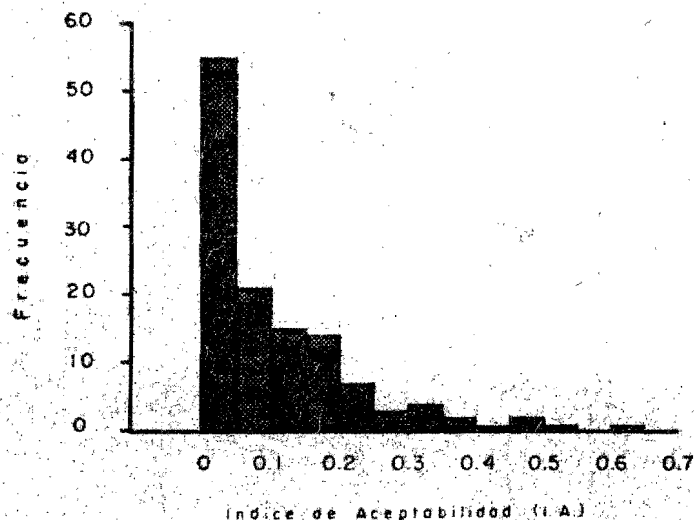


Figura 2. Distribución de frecuencias de los Índices de Aceptabilidad (I.A.) globales (plántula + adulto).

A partir del análisis de esta figura, es posible apreciar que el 15% de las muestras fue totalmente inaceptable (I.A. = 0.0); la clase modal, que incluyó el 20% de los casos fue I.A. = 0.05; el 76% de las muestras tuvo una aceptabilidad mayor a 0.0 y menor a 0.30, y sólo el 9% mostró una aceptabilidad mayor a esta última cifra.

Con el propósito de determinar si las preferencias en la aceptabilidad de las plantas de prueba se mantienen constantes a través de su desarrollo ontogenético, se realizó un análisis de correlación entre los I.A. obtenidos en los estadios de plántula y adulto (Figura 3), que manifestó una tendencia positiva ( $r=0.36$ ;  $p = 0.001$ ). No obstante, hubo algunos casos que se apartan notablemente de esta tendencia, encontrándose especies que se ubican tanto por arriba como por abajo de la línea ideal, de pendiente igual a uno (I.A. de plántula = I.A. de adulto).

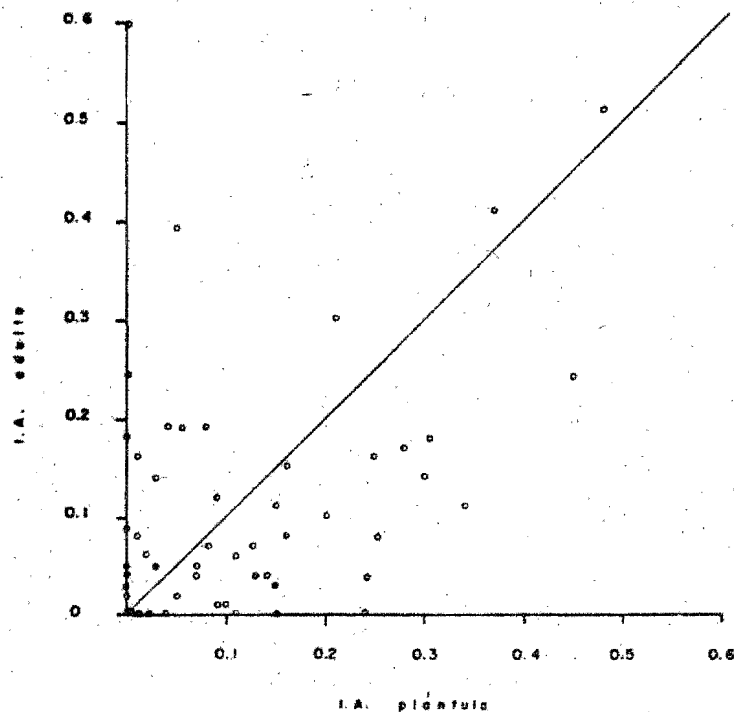


Figura 3. Indices de Aceptabilidad (I.A.) de plántulas vs. adultos de las 63 especies. Los puntos por encima de la línea de  $45^\circ$  indican una preferencia por los adultos.

Al realizar las comparaciones de los valores de los I.A. entre las plántulas y los adultos de cada especie a nivel individual, en diez de los casos (16% del total de las especies) se aprecian diferencias significativas (prueba de U, dos colas,  $P = 0.05$ ). Estos valores se muestran en el Cuadro 4, donde no se distingue un patrón general de preferencias hacia alguno de los estadios, ya que en cuatro de los diez casos fueron preferidas las plántulas, y en seis, los adultos. En la gran mayoría de los casos (53 = 84%), las diferencias entre el I.A. de plántulas y adultos no fueron estadísticamente significativas ( $P > 0.05$ ).

Cuadro 4. Especies que muestran diferencias significativas entre los Índices de Aceptabilidad (I.A.) de sus fases de plántula y adulto (prueba de Mann-Whitney, dos colas;  $P < 0.05$ ).

ESPECIE	PLANTULA I.A.	ADULTO I.A.
<u>Cecropia obtusifolia</u>	0.4520	0.2486
<u>Heliocarpus appendiculatus</u>	0.3049	0.1486
<u>Myriocarpa longipes</u>	0.1196	0.0000
<u>Urera caracasana</u>	0.0105	0.1624
<u>Nectandra ambigens</u>	0.0000	0.1860
<u>Pterocarpus rohrii</u>	0.0046	0.6000
<u>Rheedia edulis</u>	0.1537	0.0019
<u>Abuta panamensis</u>	0.0000	0.0479
<u>Machaerium floribundum</u>	0.0532	0.3936
<u>Clusia sp.</u>	0.0000	0.2459

Cabe señalar que, salvo una excepción (Rheedia edulis), los casos en que la aceptabilidad de las plántulas fue mayor a la de los adultos correspondieron a especies típicamente pioneras.

#### Aceptabilidad del follaje vs. historias de vida o formas de crecimiento.

Para tratar de descubrir la probable existencia de patrones en la aceptabilidad del follaje relacionados con las historias de vida de las plantas, las especies arbóreas fueron divididas, de acuerdo con la clasificación de Martínez-Ramos (1985), en tres grupos: pioneras, nómadas y tolerantes. Las especies restantes (no arbóreas) fueron agrupadas, de acuerdo con sus formas de crecimiento, bajo las categorías de bejucos, epífitas y hierbas. Cada una de estas categorías se analizan por separado y posteriormente se realizan comparaciones de los valores obtenidos de cada grupo.

#### Especies pioneras

Dentro de este grupo se contó con diez especies representantes de un igual número de familias; éstas se enlistan en el Cuadro 5, donde también se muestran los valores del I.A. obtenidos para cada especie en sus distintas fases de desarrollo. Estos valores muestran una tendencia hacia la preferencia de las plántulas. Tomando en cuenta los casos en que la diferencia entre los estadios de plántula y adulto es significativa, se tiene que en 3 de los 4 casos (= 75%) el valor más alto correspondió a la plántula. Además, la correlación entre los I.A. de la fase de plántula y los de la fase de adulto (Figura 4) es positiva y significativa ( $r = 0.73$ ;  $P < 0.01$ ).

Cuadro 5. Aceptabilidad del follaje (I.A.) de las plántulas y los adultos de las especies pioneras incluidas en este estudio.

ESPECIE	PLANTULA		ADULTO	
	I.A.	rango	I.A.	rango
ACALY	0.0455	9	0	(9)
CECRO	0.4520	2	0.2486	3 *
CARIC	0.4813	1	0.5248	1
HELIO	0.3049	4	0.1486	6 *
MYRIO	0.1196	8	0	(9) *
OCHRO	0.3727	3	0.4197	2
SIPAR	0.2488	6	0	(9)
TREMA	0.2864	5	0.1726	4
TRICO	0.1295	7	0.1234	7
URERA	0.0105	10	0.1624	5 *

\*  $P < 0.05$ ; Prueba de U.

rango= orden de preferencias de mayor a menor, entre paréntesis los rangos cuyos valores son idénticos.

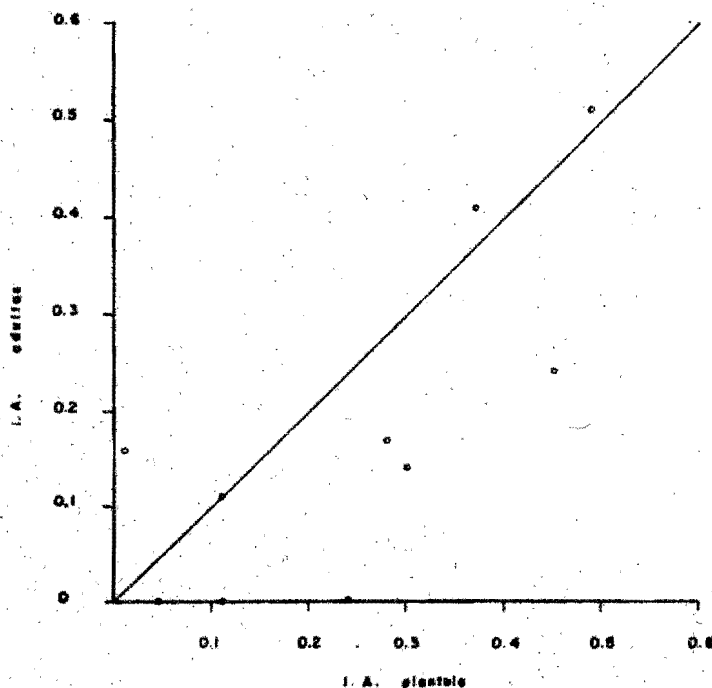


Figura 4. Indices de Aceptabilidad (I.A.) de plántulas vs adultos de las especies pioneras. Los valores sobre la línea de 45 indican preferencias por los adultos.

A partir de los I.A. individuales que se muestran en el Cuadro 5, se obtuvieron los valores promedio para el grupo de las especies pioneras (Cuadro 6). En forma global, los índices de aceptabilidad no muestran diferencias significativas entre las plántulas y los adultos ( $P > 0.05$ ; prueba de U), y el promedio general (plántula + adulto) es de 0.213.

Cuadro 6. Valores promedio del índice de aceptabilidad del follaje de plántulas y adultos de las especies pioneras incluidas en este estudio.

	PLANTULA	ADULTO	PLANTULA+ADULTO
Número de especies	10	10	10
I.A.	0.2451	0.1859	0.2126
Desviación estandar	0.1563	0.1681	0.1655
Coef. de variación	0.6375	0.9309	0.7785

### Especies nómadas

Este grupo estuvo constituido por 26 especies, representantes de 15 familias. Estas se enlistan en el Cuadro 7 acompañadas de sus respectivos I.A. A quise aprecia que solamente en dos casos la diferencia entre los I.A. fue significativa, prefiriéndose en ambos a la fase adulta. No obstante, en 15 de los 26 casos el follaje de las plántulas fue más aceptable que el de los adultos, y, de hecho, en algunas especies estas diferencias fueron considerables. Sin embargo, la gran variación intraespecífica (Apéndice 2) impide la detección de diferencias significativas. A diferencia del grupo anterior, no existe una correlación significativa entre los valores de los I.A. de plántulas y adultos ( $r=0.022$ ;  $P > 0.05$ ).

En el Cuadro 8 se presentan los valores promedio para el grupo de especies nómadas, en donde se evidencia que, en el análisis global, no hay diferencias significativas entre las distintas fases de desarrollo (prueba de U;  $P < 0.05$ ). Aglutinando todas las muestras, el promedio general del I.A. del follaje de las especies nómadas (I.A. = 0.102) es ligeramente menor a la mitad del I.A. promedio de las especies pioneras.



Cuadro 7. Aceptabilidad del follaje (I.A.) de las plántulas y los adultos de las especies nómadas incluidas en este estudio.

ESPECIE	PLANTULA		ADULTO	
	I.A.	rango	I.A.	rango
ALCHO	0.3158	2	0.1897	3
AMPEL	0.1630	7	0.0808	13
ASPID	0.2490	4	0.0446	18
BROSI	0.1595	8	0.0678	16
CALAT	0.0023	23	0.0033	24
CLARI	0.0856	13	0.1988	2
CORDI	0.2026	5	0.1083	10
COUEP	0.3415	1	0.1269	7
CUPAN	0.1671	6	0.1582	5
CYMBO	0.0903	12	0.0116	22
CYNOM	0.0052	20	0	(25.5)
DIOSP	0.0205	19	0.0045	23
DIPHO	0.1397	9	0.0777	14
DUSSI	0.0033	22	0.0917	11
GUARE	0.0523	15	0.0264	21
INGAS	0.0712	14	0.0445	19
LICAR	0.1181	10	0.0634	17
LONCH	0	(25)	0.0290	20
NECTA	0	(25)	0.1860	4 *
OMPHA	0	(25)	0	(25.5)
POULS	0.0475	16	0.1228	9
PSEUD	0.0393	17	0.1417	6
PTERO	0.0046	21	0.6000	1 *
ROBIN	0.0238	18	0.0693	15
SPOND	0.2545	3	0.0865	12
TAPIR	0.0942	11	0.1253	8

\* =  $P < 0.05$  ; Prueba de U.

rango = Orden de preferencia de mayor a menor; se colocan entre paréntesis los rangos con valores idénticos.

Cuadro 8. Valores medios del I.A. de plántulas y adultos de las especies nómadas.

	PLANTULA	ADULTO	PLANTULA+ADULTO
Nu'mero de especies	26	26	26
I.A.	0.1020	0.1023	0.1021
Desviación estandar	0.1008	0.1159	0.1086
Coef. de variación	0.9889	1.1337	1.0640

## Especies tolerantes

Se contó con 15 especies representantes de 13 familias. Los I.A. obtenidos para sus distintas fases de desarrollo se muestran en el Cuadro 9.

Cuadro 9. Indices de aceptabilidad (I.A.) del follaje de las plántulas y los adultos de las especies tolerantes incluidas en este estudio.

ESPECIE	PLANTULA		ADULTO	
	I.A.	rango	I.A.	rango
ALLOP	0.0396	10	0.0552	5
AMPHI	0	(14.5)	0	(14)
ASTRO	0	(14.5)	0	(14)
CALOP	0.1058	6	0.0182	9
EUGEN	0.0817	7	0.0703	4
FARAM	0.0261	11	0.0028	11
ORTHI	0.1485	5	0.0429	7
POUTE	0.1551	3	0.1179	3
PSYCH	0.0019	13	0	(14)
CUARA	0.0075	12	0.0253	8
RHEED	0.1537	4	0.0019	12 *
SAURA	0.2122	1	0.3070	1
STEMM	0.0674	9	0.1925	2
TRICI	0.2069	2	0.0029	10
TRPOH	0.0766	8	0.0514	6

\* =  $P < 0.05$  ; Prueba de U.

Aunque los indices de aceptabilidad son generalmente mayores para las plántulas, solamente en uno de los casos (*Rheedia edulis*) la diferencia fue significativa, manifestándose una preferencia por la fase de plántula. Aquí tampoco existe una correlación significativa entre los valores obtenidos para las plántulas y los adultos ( $r = 0.48$ ;  $P > 0.05$ ). En el Cuadro 10 se presentan los valores promedio para el grupo de las especies tolerantes. Se aprecia que, aunque el promedio es mayor para las plántulas, las diferencias de la aceptabilidad entre éstas y los adultos no son significativas ( $P > 0.05$ ; prueba de U) y el promedio global (plántulas + adultos) es de 0.0724, por lo tanto menor al de las especies pioneras y nómadas.

Cuadro 10. Valores promedio del índice de aceptabilidad (I.A.) de las plántulas y los adultos de las especies tolerantes.

	PLANTULA	ADULTO	PLANTULA+ADULTO
Número de especies	15	15	15
I.A.	0.0855	0.0592	0.0724
Desviación estandar	0.0723	0.0841	0.0795
Coef. de variación	0.8453	1.4214	1.0981

### Bejuocos

Se contó en este grupo con 6 especies de distintas familias. En el Cuadro 11 se presentan los valores de los I.A. obtenidos para cada especie en sus dos fases de desarrollo. Solamente en dos casos se encontraron diferencias significativas en la aceptabilidad, siendo preferida la fase adulta.

Cuadro 11. Aceptabilidad del follaje (I.A.) de las plántulas y los adultos de las especies de bejuocos incluidos en el análisis.

ESPECIE	PLANTULA		ADULTO	
	I.A.	rango	I.A.	rango
ABUTA	0	(5.5)	0.0479	4 *
CONNA	0.0000	(5.5)	0.0514	3
MACHA	0.0532	2	0.3936	1 *
PAULL	0.0434	3	0.1919	2
SALAC	0.1379	1	0.0420	5
STRIC	0.0019	4	0.0000	6

\* =  $P < 0.05$  ; Prueba de U.

En el Cuadro 12 se presentan los valores promedio obtenidos para el grupo de las especies de bejuocos. Aún cuando el promedio de los adultos es mayor, la variación dentro de los grupos es grande y no se encontraron diferencias significativas entre la aceptabilidad de las plántulas y los adultos (prueba de U;  $P > 0.05$ ).

Cuadro 12. Valores promedio del índice de aceptabilidad de las plántulas y los adultos de las especies de bejucos.

	PLANTULA	ADULTO	PLANTULA+ADULTO
Número de especies	6	6	6
I.A.	0.0390	0.1211	0.0803
Desviación estandar	0.0490	0.1356	0.1099
Coef. de variación	1.2440	1.1199	1.3686

### Epifitas

Las epifitas estuvieron escasamente representadas en este estudio. Solamente se contó con tres especies, representantes de 3 familias, de aquí que resulte aventurado tratar de hacer cualquier generalización. Los valores registrados para las distintas fases de desarrollo de las epifitas se muestran en el Cuadro 13. Sólo una de las especies (*Clussia* sp.) manifiesta diferencias significativas entre la aceptabilidad de sus distintas fases de desarrollo, con una preferencia por la forma adulta.

Cuadro 13. Diferencias de la aceptabilidad del follaje entre las plántulas y los adultos de las especies de epifitas.

ESPECIE	PLANTULA		ADULTO	
	I.A.	rango	I.A.	rango
CLUSS	0.0000	2.5	0.2459	1 *
HILLI	0.0127	1	0.0835	2
OREOP	0.0000	2.5	0.0085	3

\* =  $P < 0.05$  : Prueba de U.

En el Cuadro 14 se presentan los valores promedio obtenidos para el grupo de las especies epifitas.

Cuadro 14. Valores medios del índice de aceptabilidad (I.A.) de las plántulas y los adultos de las especies de epífitas.

	PLANTULA	ADULTO	PLANTULA+ADULTO
Número de especies	3	3	3
I.A.	0.0042	0.1127	0.0584
Desviación estandar	0.0073	0.1213	0.0972
Coef. de variación	1.7381	1.0763	1.6644

### Hierbas

El grupo de las hierbas también contó únicamente con tres especies, por lo que las limitaciones referidas para las plantas epífitas son igualmente aplicables. Los índices de aceptabilidad obtenidos se muestran en el Cuadro 15 y los valores promedio generales, en el Cuadro 16. No se encontraron diferencias significativas en la aceptabilidad entre las plántulas y los adultos de estas especies.

Cuadro 15. Aceptabilidad del follaje (I.A.) de las plántulas y los adultos de las especies herbáceas.

ESPECIE	PLANTULA		ADULTO	
	I.A.	rango	I.A.	rango
APHEL	0.0019	2	0.0344	2
COSTU	0.2533	1	0.1676	1
SYNGO	0.0000	3	0.0025	3

Cuadro 16. Valores promedio del índice de aceptabilidad (I.A.) de las plántulas y los adultos de las especies herbáceas.

	PLANTULA	ADULTO	PLANTULA+ADULTO
Número de especies	3	3	3
I.A.	0.0850	0.0682	0.0766
Desviación estandar	0.1457	0.0876	0.1079
Coef. de variación	1.7140	1.2845	1.4086

Los grupos de los bejucos, las epifitas y las hierbas arrojaron valores promedio de I.A. relativamente bajos (0.08; 0.06 y 0.08 respectivamente) en comparación con el promedio de las especies arbóreas (0.12).

Al comparar los índices de aceptabilidad obtenidos para los distintos grupos de especies arbóreas se encontraron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ; Kruskal-Wallis) a nivel global (plántula + adulto). Las preferencias en aceptabilidad siguen el orden de pioneras > nómadas > tolerantes. Estos resultados se muestran gráficamente en la Figura 5.

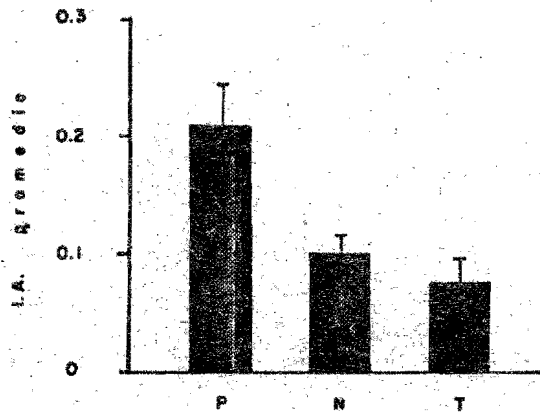


Figura 5. Promedio y error estandar de los Indices de Aceptabilidad del follaje (I.A.) a nivel global (plántula + adulto) de los grupos de especies arbóreas (P = pioneras, N = nómadas, T = tolerantes).

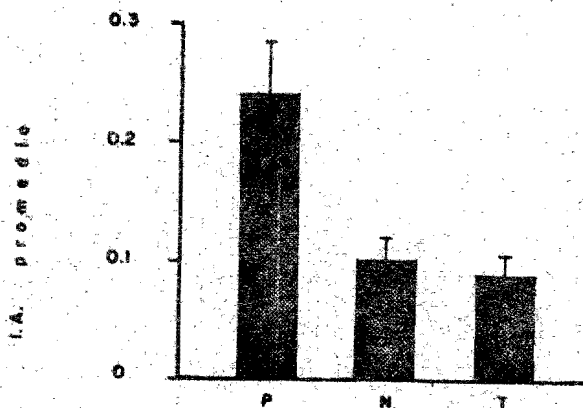


Figura 6. Promedio y error estandar de los Indices de Aceptabilidad (I.A.) del follaje de las plántulas de los grupos de especies arbóreas (P=pioneras, N=nómadas, T=tolerantes).

## ACEPTABILIDAD COMPARADA

Al realizar una comparación múltiple no paramétrica para muestras de diferente tamaño (comparación múltiple de Tukey modificada por Dunn, (Zar, 1974)), se aprecia que existen diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre pioneras y nómadas y entre pioneras y tolerantes, no así entre nómadas y tolerantes (Cuadro 17).

Cuadro 17. Comparación múltiple de Tukey de los rangos de los índices de aceptabilidad entre las especies arbóreas (N=102).

	$R_B - R_A$	E.E.	Q	P
PIONERAS vs. TOLERANTES	26.48	8.52	3.108	0.005 > P > 0.002
PIONERAS vs. NOMADAS	17.53	6.74	2.601	0.05 > P > 0.02
NOMADAS vs. TOLERANTES	8.95	7.76	1.153	P > 0.05

R = media de los rangos asignados en la Prueba de Kruskal-Wallis

$$Q = \frac{(R_B - R_A)}{E.E.}$$

Al comparar los promedios de los índices de aceptabilidad de las plántulas de los distintos grupos de especies arbóreas (Figura 6), encontramos que existen diferencias significativas entre la preferencia de pioneras, nómadas, y tolerantes (Kruskal-Wallis;  $P < 0.05$ ), conservándose la tendencia existente a nivel global (pioneras > nómadas > tolerantes). Comparando las medias de los rangos de estos grupos (prueba de Tukey, según Dunn), se detectaron diferencias significativas entre pioneras vs. tolerantes, y pioneras vs. nómadas, pero no entre nómadas vs. tolerantes (Cuadro 18).

Al comparar los valores de aceptabilidad obtenidos para los individuos adultos de los grupos de especies arbóreas (Figura 7), no se encontraron diferencias significativas (Kruskal-Wallis;  $P > 0.05$ ). Sin embargo, el orden de preferencias se conserva (pioneras > nómadas > tolerantes).

Las comparaciones de los valores promedio de aceptabilidad, tanto para la fase de plántula como de adulto, entre las especies arbóreas, bejucos, epifitas y hierbas se muestran en la Figura 8.

No fue posible realizar comparaciones estadísticas con los bejucos, las epifitas y las hierbas debido al reducido tamaño de estos grupos.

Cuadro 18. Comparación múltiple de Tukey de los rangos promedio de los Índices de Aceptabilidad del follaje (I.A.) entre las plántulas de las especies arbóreas con distintas historias de vida.

	$R_B - R_A$	E.E.	Q	P
PIONERAS vs. TOLERANTES	15	6.07	2.39	P= 0.05
PIONERAS vs. NOMADAS	13.7	5.52	2.49	0.005>P>0.002
NOMADAS vs. TOLERANTES	1.29	4.80	0.27	P> 0.05

R = media de los rangos asignados en la Prueba de Kruskal-Wallis  
 $Q = (R_B - R_A) / E.E.$

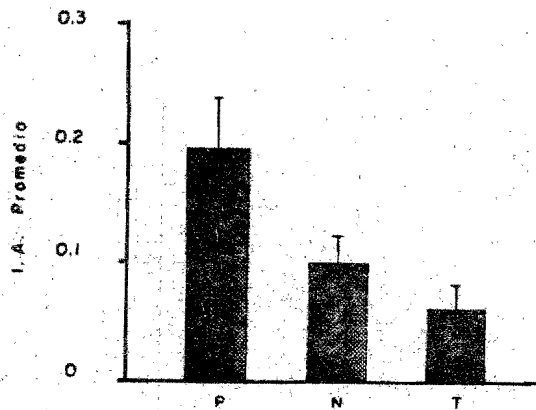


Figura 7. Promedio y error estandar de los Índices de Aceptabilidad (I.A.) del follaje de los adultos de las especies arbóreas (P=pioneras, N=nómadas, T=tolerantes).



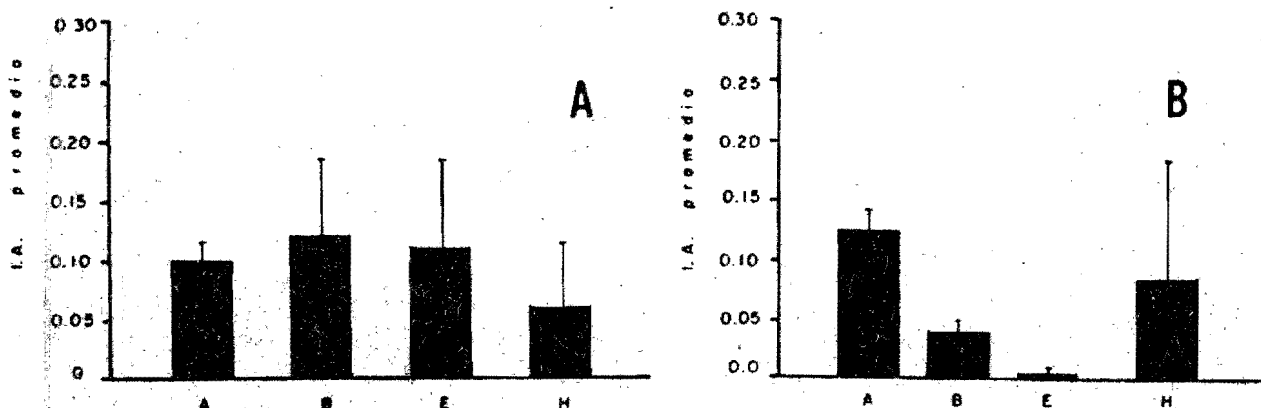


Figura 8. Comparación de los Índices de Aceptabilidad (I.A.) del follaje de las especies agrupadas por historias de vida. (a) Plántulas; (b) Adultos. (A=árboles, B=bejucos, E=epífitas, H=hierbas).

#### CARACTERÍSTICAS FÍSICAS DE LA LÁMINA FOLIAR

En el apéndice 3, se describen las características de la lámina foliar de las plántulas sometidas a pruebas de aceptabilidad. Se anotó la presencia y tipo de pelos (Lawrence, 1951) encontrados tanto en el haz como en el envés, además de la textura general, la dureza (al tacto), el tipo de margen, y la presencia o ausencia de espinas y glándulas.

De estas características sólo se consideraron la pubescencia y la dureza para realizar análisis posteriores, ya que la textura es un atributo subjetivo, y el tipo de margen, aunque puede influir sobre la herbivoría, fue uniformizado al utilizar discos de láminas foliares cortados con sacabocados.

#### PUBESCENCIA.

Se detectaron pelos, ya sea en el haz o en el envés, en 38 de las 63 especies analizadas (60%). En la mayoría de las especies pubescentes los pelos se encontraron tanto en el haz como en el envés; en un sólo caso (*Alchornea latifolia*) estos se concentraron exclusivamente en el haz y en 5 casos únicamente sobre el envés. Los pelos fueron generalmente más densos en el envés que en el haz y en una misma cara son más grandes y abundantes cerca de la base de la hoja y sobre las nervaduras principales que en el resto de la lámina foliar.

Cuadro 19 . Comparación de la aceptabilidad promedio de las especies glabras y pubescentes.

	GLABRAS	PUBESCENTES
Número de especies	25	38
I.A.	0.1031	0.1130
Desviación estandar	0.1258	0.1171
Coef. de variación	1.2202	1.0360

La aceptabilidad promedio de las especies glabras es marginalmente menor que la mostrada por el grupo de especies con pelos. Sin embargo, esta diferencia no es estadísticamente significativa ( $Z > 0.05$ ); Prueba de U de Mann-Whitney normalizada (Cuadro 19).

Cuadro 20. Valores promedio de los Indices de aceptabilidad para las especies glabras y pubescentes de los distintos grupos consideradas en este estudio.

	GLABRAS	PUBESCENTES
<b>PIONERAS</b>		
Número de especies	2	8
I.A.	0.4270*	0.1996*
Desviación estandar	0.0768	0.1490
Coef. de variación	0.1799	0.7465
<b>NOMADAS</b>		
Número de especies	10	16
I.A.	0.0981	0.0977
Desviación estandar	0.0986	0.1108
Coef. de variación	1.0051	1.1341
<b>TOLERANTES</b>		
Número de especies	8	7
I.A.	0.0629	0.1114
Desviación estandar	0.0660	0.0809
Coef. de variación	1.0493	0.7262
<b>BEJUCOS</b>		
Número de especies	5	1
I.A.	0.0197	0.1379
Desviación estandar	0.0263	
Coef. de variación	1.3350	

\* =  $P < 0.001$  ; Prueba de U.

El porcentaje de especies con pelos dentro de cada grupo es variable, así tenemos que el 80% de las especies pioneras analizadas poseen pelos, mientras que el 61% de las nómadas y tan sólo el 47% de las tolerantes fueron pubescentes. Estos porcentajes resultaron ser significativamente diferentes entre pioneras vs. tolerantes y pioneras vs. nómadas, pero no así entre nómadas vs. tolerantes (comparación múltiple de proporciones de Tukey ( $P > 0.05$ ) (Zar, 1974). Los valores de aceptabilidad obtenidos para las especies glabras y pubescentes de cada uno de los grupos se presentan en el Cuadro 20.

Sólo en el grupo de las pioneras se presentaron diferencias significativas entre las plantas glabras y las pubescentes ( $P < 0.001$ ), siendo preferidas las plantas glabras.

#### DUREZA.

De las 63 especies de plántulas estudiadas, 23 presentaron follaje frágil, 21 follaje duro y 18 especies quedaron agrupadas como intermedias (Apéndice 3).

La aceptabilidad promedio de las plántulas con follaje duro fue menor (I.A. = 0.078) que la observada entre las plántulas de follaje frágil (I.A. = 0.1509), sin embargo, esta diferencia no es significativa ( $P > 0.05$ ; Prueba de U normalizada) (Cuadro 21).

Cuadro 21. Aceptabilidad promedio (I.A.) del follaje de las plántulas en relación con su dureza.

	FOLLAJE FRAGIL	FOLLAJE DURO
Número de especies	23	21
I.A.	0.1509	0.0781
Desviación estandar	0.1556	0.0781
Coef. de variación	1.0312	1.1562

El número de especies dentro de las categorías extremas (frágil y duro) no es equitativo entre los grupos, así tenemos que el 100% de las especies pioneras y de las hierbas presentan follaje frágil en comparación con el 44% de las nómadas, el 33% de los bejucos, el 17% de las tolerantes y el 0% de las epifitas, existiendo diferencias significativas entre las pioneras y los otros grupos de especies arbóreas (Chi-cuadrada;  $p < 0.005$ ), pero no entre las nómadas y tolerantes (Figura 9). No se realizaron comparaciones con los grupos de bejucos, hierbas y epifitas, debido al pequeño tamaño de las muestras.

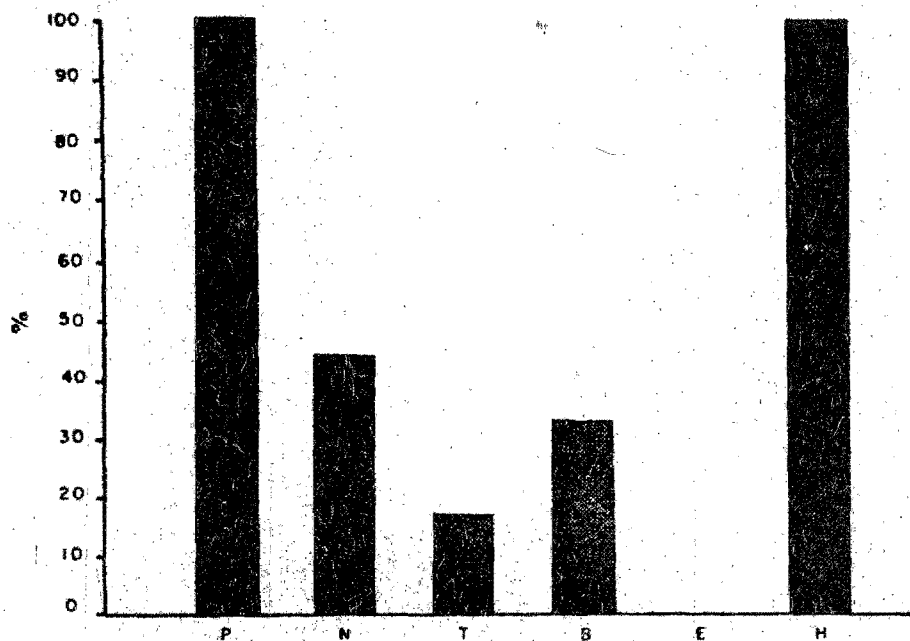


Figura 9. Porcentaje de especies con follaje frágil en los distintos grupos estudiados (P=pioneras, N=nómadas, T=tolerantes, B=bejucos, E=epifitas y H=hierbas).

#### CONTENIDO DE AGUA

Se evaluó el contenido de agua del follaje de 59 de las 63 especies de plántulas sometidas a pruebas de aceptabilidad. Para obtener el valor promedio del contenido de agua se procuró contar con 10 repeticiones por especie (i.e. 10 hojas); aunque en 7 casos este número fue menor, siempre se contó con más de cinco réplicas. Los valores individuales de las hojas y los promedios obtenidos para cada especie se incluyen en el Apéndice 4.

Cuadro 22. Correlaciones obtenidas entre el contenido de agua (%) y la aceptabilidad del follaje de cada grupo de plántulas estudiadas.

	PIONERAS	NOMADAS	TOLERANTES	BEJUCOS
Num. de especies	10	25	13	6
Coef. de correlación	0.0244	0.0832	-0.3496	0.0676
Signif. estadística	P>0.05	P>0.05	P>0.05	P>0.05

La distribución de frecuencias de los contenidos de agua del conjunto de plántulas se muestra en la Figura 10. El valor máximo, correspondiente a *Costus sp.*, ascendió a 91.23% y el mínimo, registrado en *Pseudolmedia oxyphyllaria*, fue de 62.32%, encontrándose una media de 79.99% (E.E. = 0.99).

Al intentar explorar el efecto del contenido de agua sobre la aceptabilidad no se encontraron correlaciones significativas ni a nivel general ( $r = 0.2156$ ;  $P > 0.05$ ) (Figura 11) ni dentro de los gremios (Cuadro 22).

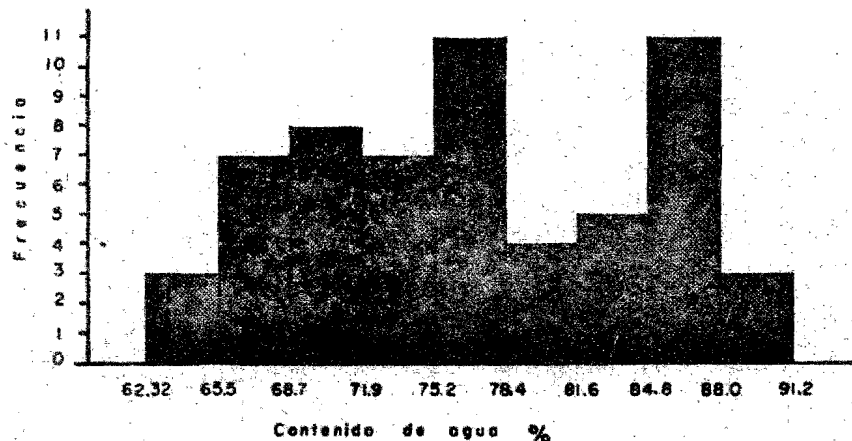


Figura 10. Distribución de frecuencias del contenido de agua (%) en la lámina foliar de las plántulas.

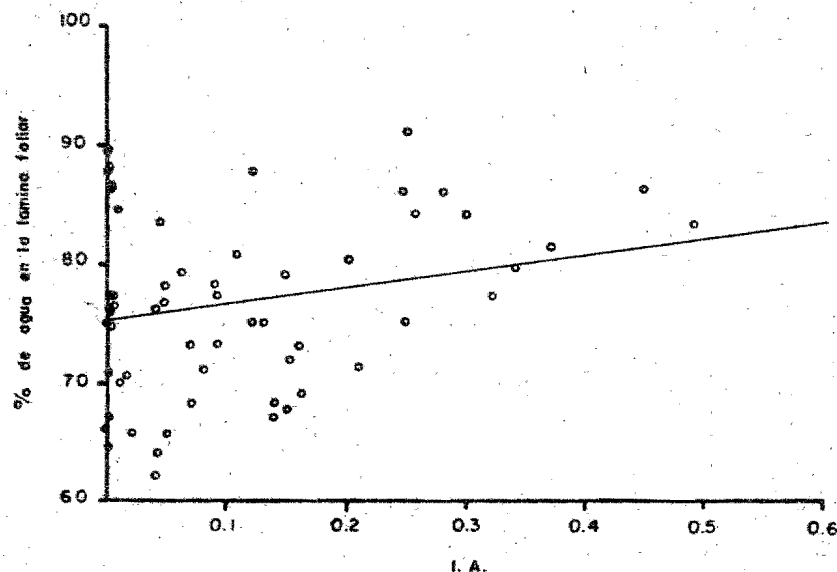


Figura 11. Correlación entre los Índices de Aceptabilidad del follaje (I.A.) de plántulas y su contenido de agua (%).

Segregando a las especies por grupos (Cuadro 23) se aprecian variaciones considerables entre éstos. Los valores más altos correspondieron, en cuanto a las historias de vida, a las pioneras, y en cuanto a las formas de crecimiento, a las hierbas y epífitas.

Cuadro 23. Valores promedio del contenido de agua del follaje de las plántulas de los distintos grupos: (a) historias de vida; (b) formas de crecimiento.

(a)	PIONERAS	NOMADAS	TOLERANTES
Núm. de especies	10	25	13
Contenido de agua(%)	84.00	75.52	74.20
Desviación estandar	3.50	5.99	5.81
Coef. de variación	0.0416	0.0793	0.0783
(b)	BEJUCOS	EPIFITAS	HIERBAS
Núm. de especies	6	2	3
Contenido de agua(%)	67.90	86.72	89.66
Desviación estandar	4.08	0.55	1.38
Coef. de variación	0.0601	0.0064	0.0153

Para determinar si existen diferencias significativas en el promedio del contenido de agua entre los grupos de especies arbóreas se realizó una prueba de Kruskal-Wallis, la cual resultó positiva ( $P = 0.0007$ ). Posteriormente se realizó la prueba de Tukey modificada por Dunn (Zar, 1974), encontrándose solamente diferencias significativas entre pioneras y tolerantes (Cuadro 24). Estos resultados sugieren, entre otras cosas que la mayor aceptabilidad del follaje de las especies pioneras podría estar asociada a su mayor contenido de agua.

Cuadro 24. Comparación de los rangos medios de los valores de contenido de agua de las plántulas de las de especies arbóreas.

	$\frac{R - R}{B \quad A}$	E.E	Q	P
PIONERAS vs. TOLERANTES	20.18	5.8882	3.4272	0.005 > P > 0.002
PIONERAS vs. NOMADAS	17.25	5.2382	0.1909	0.50 > P > 0.20
NOMADAS vs. TOLERANTES	2.93	4.7870	2.3940	P > 0.50

R= Media de los rangos asignados en la prueba de Kruskall-Wallis  
 Q=  $(R - R) / S.E.$   
     B    A

## ANALISIS DE COMPUESTOS SECUNDARIOS

Se realizó la determinación de los compuestos secundarios del follaje de 57 plántulas de las 63 con las que se realizaron pruebas de aceptabilidad. Quedaron excluidas de este análisis las especies con las que no fue posible contar con un mínimo de 3 gramos de peso seco de follaje; éstas fueron: Siparuna andina (pionera), Aspidosperma megalantha (nómada), Calophyllum brasiliense y Saurauia yasicae (tolerantes), y Clusia sp. y Oreopanax aff. obtusifolius (epífitas).

En el Apéndice 5 se presenta la lista de las especies sujetas a análisis fitoquímicos, acompañadas de las fechas de colecta del material foliar, el peso seco del material con el que se realizaron las extracciones y su rendimiento (peso seco del extracto).

Después de la extracción metanólica, se procedió a determinar la presencia de 6 grupos de compuestos secundarios: heterósidos, alcaloides, saponinas, flavonoides, terpenos y esteroides (ver metodología). Los resultados obtenidos se muestran en el Cuadro 25 y en la Figura 12 se observa la proporción de especies que fueron detectadas como positivas para cada compuesto dentro de la comunidad.

Se comparó la aceptabilidad promedio de todas las especies que poseen cada compuesto con su contraparte que carece de él. Posteriormente, las especies arbóreas de los distintos grupos se separaron de acuerdo a la presencia o ausencia de cada compuesto para comparar sus índices de aceptabilidad (I.A) promedio.

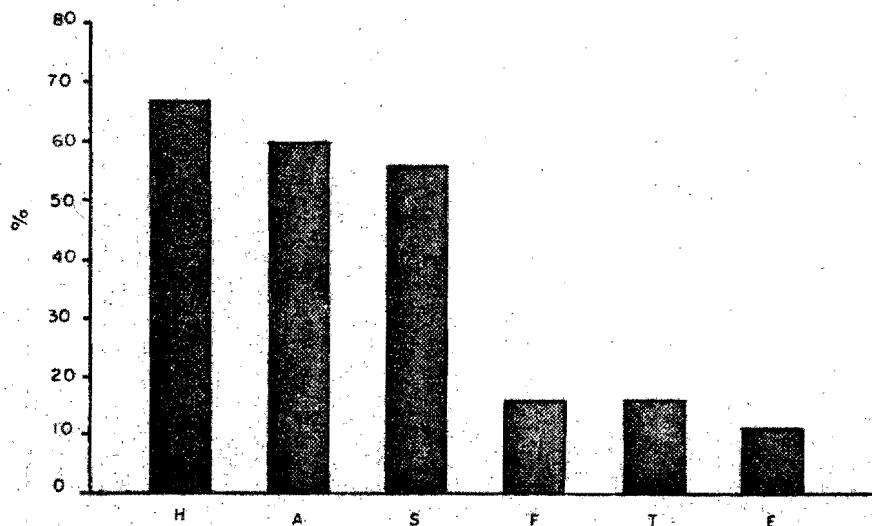


Figura 12. Porcentaje de plántulas con compuestos secundarios (H=heterósidos, A= alcaloides, S=saponinas, F=flavonoides, T=terpenoides, y E=esteroides).



## Heterósidos

Los heterósidos o glicósidos son el grupo de compuestos más abundantes en la comunidad estudiada ya que su presencia se detectó en 38 especies (67% del total). A nivel global (Cuadro 26), el promedio del índice de aceptabilidad de las especies con heterósidos no es significativamente distinto al de las especies que no contienen estos compuestos ( $P > 0.50$ ; Prueba de U).

Cuadro 26. Valores promedio del Índice de Aceptabilidad (I.A.) del follaje para las plántulas de las especies con y sin heterósidos.

	CON HETEROSIDOS	SIN HETEROSIDOS
Num. de especies	38 (67%)	19 (33%)
I.A.	0.1063	0.1070
Desviación estandar	0.1126	0.1387
Coef. de variación	0.9441	1.2901

El porcentaje de especies con heterósidos dentro de cada gremio no es constante, así encontramos que el 44% de las pioneras, el 68% de las nómadas, el 76% de las tolerantes y el 83% de los bejucos poseen estos compuestos. Los porcentajes encontrados en el grupo de las pioneras son significativamente diferentes a los encontrados en los otros grupos de especies arbóreas ( $P < 0.05$ ), comparación múltiple de proporciones de Tukey (Zar, 1974). Al comparar los rangos de aceptabilidad de las especies con y sin heterósidos dentro del grupo de especies arbóreas (Cuadro 27) tampoco se obtuvieron diferencias significativas en ninguno de los tres casos ( $P > 0.05$ ; Prueba de U).

Cuadro 27. Comparación de la aceptabilidad del follaje (I.A.) de las plántulas con o sin heterósidos dentro de los grupos de especies arbóreas.

HETEROSIDOS	PIONERAS		NOMADAS		TOLERANTES	
	con	sin	con	sin	con	sin
Núm. Spp.	4 (44%)	5 (56%)	17 (68%)	8 (32%)	10 (76%)	3 (24%)
I.A.	0.2315	0.2552	0.1258	0.0330	0.0770	0.0649
Desv. Est.	0.2058	0.1702	0.1040	0.0558	0.0722	0.0806
Coef. Var.	0.8887	0.6668	0.8267	1.6929	0.9379	1.2417

## Alcaloides

Los alcaloides son el segundo grupo de compuestos más abundantes en la comunidad, estos fueron detectados en 34 especies (60% del total). Los valores promedio de aceptabilidad (I.A.) para las especies con y sin alcaloides, a nivel comunidad, se muestran en el Cuadro 28. Como puede observarse las diferencias en los índices de aceptabilidad entre las plantas que poseen este compuesto y aquellas que carecen de él, aunque no son estadísticamente distintas ( $0.10 < P > 0.05$ ; prueba de U de Mann-Whitney normalizada), muestran una tendencia a que las especies alcaloidíferas sean relativamente más aceptables, lo que se asocia al hecho de que el porcentaje de especies que presentan estos compuestos es en el orden de: pioneras (78%) > nómadas (64%) > tolerantes (61%) > bejuco (33%); Aunque, los porcentajes encontrados entre los grupos de especies arbóreas no son diferentes estadísticamente, ( $P > 0.05$ ; Comparación múltiple de proporciones de Tukey (Zar, 1974)), es interesante notar que se presenta la misma tendencia que en el orden de preferencias del follaje.

Cuadro 28. Valores promedio de los índices de aceptabilidad (I.A.) del follaje de las plántulas con o sin alcaloides.

	CON ALCALOIDES	SIN ALCALOIDES
Núm. de especies	34 (60%)	23 (40%)
I.A.	0.1260	0.0778
Desviación estandar	0.1271	0.1061
Coef. de variación	1.0086	1,3637

Al realizar comparaciones dentro de los grupos de especies arbóreas, separandolas por la presencia o ausencia de alcaloides tampoco se encontraron diferencias significativas ( $P > 0.05$ ; Prueba de U) (Cuadro 29).

Cuadro 29. Comparación de la aceptabilidad del follaje (I.A.) de las plántulas con y sin alcaloides dentro de los grupos de especies arbóreas.

ALCALOIDES	PIONERAS		NOMADAS		TOLERANTES	
	con	sin	con	sin	con	sin
Núm. Spp.	7 (78%)	2 (22%)	16 (64%)	9 (36%)	7 (54%)	6 (46%)
I.A.	0.2178	0.3388	0.1208	0.0521	0.0887	0.0574
Desv. Est.	0.1911	0.0479	0.1151	0.0447	0.0690	0.0757
Coef. Var.	0.8772	0.1415	0.9528	0.8574	0.7766	0.7581

## Saponinas

Detectadas en 32 especies (56% del total), las saponinas representan el tercer grupo de compuestos más abundante en la comunidad. Los valores medios obtenidos segregando a todas las especies por la presencia o ausencia de este compuesto no muestran diferencias significativas en su aceptabilidad media ( $0.50 > P < 0.20$  ; Prueba de U) (Cuadro 30).

Cuadro 30. Valores promedio del Índice de Aceptabilidad (I.A.) del follaje de especies con o sin saponinas.

	CON SAPONINAS	SIN SAPONINAS
Núm.de especies	32	25
I.A.	0.0886	0.1295
Desv.estandar	0.1101	0.1318
Coef. de variación	1.2425	1.0180

El número de especies que contienen saponinas dentro de cada grupo ( $N > 6$ ) es más uniforme que para los otros compuestos y oscila alrededor del 55% y los porcentajes encontrados en cada grupo no son diferentes estadísticamente de los encontrados en los otros grupos (Comparación múltiple de proporciones de Tukey (Zar, 1974)). Así tenemos que contienen saponinas el 61% de las especies tolerantes, el 56% de las pioneras y el 50% de las nomadas y los bejucos. En la comparación realizada dentro de los grupos segregando a las especies por la presencia o ausencia de saponinas, tampoco se encuentran diferencias significativas ( $P > 0.05$  ; Prueba de U) (Cuadro 31).

Cuadro 31. Comparación de la aceptabilidad del follaje (I.A.) de las plántulas con y sin saponinas, dentro de los grupos de especies arbóreas.

SAPONINAS	PIONERAS		NOMADAS		TOLERANTES	
	con	sin	con	sin	con	sin
Núm. Spp.	5 (56%)	4 (44%)	13 (52%)	12 (48%)	8 (61%)	5 (39%)
I.A.	0.2757	0.2059	0.0588	0.0601	0.0840	0.0586
Desv.Est.	0.1475	0.2208	0.0601	0.1209	0.0618	0.0888
Coef.Var.	0.5350	1.0001	1.0230	0.8864	0.7357	1.5162

## Flavonoides

El grupo de los flavonoides fue tan poco abundante como el de los compuestos terpenoidales y sólo se detectó en 9 de las especies analizadas (16% del total). Como se aprecia en el Cuadro 32, al igual que en otros compuestos estudiados no se encontraron diferencias significativas a nivel comunitario en la aceptabilidad de plantas con o sin flavonoides ( $P > 0.20$  ; Prueba de U).

Estos compuestos fueron detectados en una planta pionera (*Carica papaya*), en dos tolerantes (*Orthion oblanceolatum* y *Astrocaryum mexicanum*) y en seis nómadas (*Calatola laevigata*, *Dipholis minutiflora*, *Licaria sp.*, *Inga sapindoides*, *Guarea grandifolia* y *Pterocarpus rohrii*). Los porcentajes de especies con flavonoides dentro de cada grupo no son diferentes estadísticamente ( $P > 0.05$ ; comparación múltiple de proporciones de Tukey (Zar, 1974)).

Debido al bajo número de repeticiones, sólo se realizó la comparación para el grupo de las nómadas, segregando a las especies por la presencia o ausencia de estos compuestos. Como se observa en el Cuadro 33, aunque fueron preferidas las plantas con este compuesto, las diferencias no son significativas ( $0.10 > P > 0.05$  ; Prueba de U).

Cuadro 32. Valores promedio de los Indices de aceptabilidad (I.A.) del follaje de plántulas con o sin flavonoides.

	CON FLAVONOIDES	SIN FLAVONOIDES
Num. de especies	9 (16%)	48 (84%)
I.A.	0.1131	0.1053
Desv. estandar	0.1499	0.1174
Coef. de variación	1.3254	1.1149

Cuadro 33. Comparación de la aceptabilidad del follaje (I.A.) de las plántulas con o sin flavonoides dentro de los grupos de las especies arbóreas.

FLAVONOIDES	PIONERAS		NOMADAS		TOLERANTES	
	con	sin	con	sin	con	sin
Num. Spp.	1 (10%)	8 (90%)	6 (24%)	19 (76%)	2 (15%)	11 (85%)
I.A.	0.4831	0.2151	0.0647	0.1060	0.2425	0.0742
Desv. Est.		0.1609	0.0569	0.1100	0.3430	0.0702
Coef. Var.		0.7478	0.8792	1.0380	1.4142	0.9460

## Terpenoides

Junto con los flavonoides. los terpenoides ocupan el cuarto lugar en abundancia dentro de la comunidad pues están presentes en el 16% del total de las especies estudiadas. Se detectaron en 33% de las pioneras, 17% de los bejucos, 16% de las nómadas y en el 8% de las tolerantes.

El porcentaje de plantas pioneras con terpenoides es significativamente distinto del encontrado en el grupo de las tolerantes ( $P < 0.05$ ; Comparación múltiple de proporciones de Tukey (Zar, 1974)). Los valores promedio para toda la comunidad se presentan en el Cuadro 34. En este caso tampoco se encontraron diferencias estadísticas entre la aceptabilidad promedio del follaje de las plántulas que poseen estos compuestos y las que no los poseen, ni a nivel de toda la comunidad ( $P > 0.50$ ; Prueba de U normalizada) (Cuadro 35), ni dentro de los grupos de las especies arbóreas ( $P > 0.10$ , en todos los casos; Prueba de U).

Cuadro 34. Valores promedio de los Indices de Aceptabilidad (I.A.) del follaje de plántulas con y sin terpenoides.

	CON TERPENOIDES	SIN TERPENOIDES
Núm. de especies	9 (16%)	48 (84%)
I.A.	0.1598	0.0946
Desv. estandar	0.1717	0.1080
Coef. de variación	1.0740	1.1415

Cuadro 35. Comparación de la aceptabilidad del follaje (I.A.) de las plántulas con o sin terpenoides, dentro de los grupos de especies arbóreas.

TERPENOIDES	PIONERAS		NOMADAS		TOLERANTES	
	con	sin	con	sin	con	sin
Núm. Spp.	3 (33%)	6 (66%)	4 (16%)	21 (84%)	1 (8%)	12 (92%)
I.A.	0.3278	0.2031	0.0945	0.0964	0.0766	0.0740
Desv. Est.	0.1801	0.1721	0.1108	0.1012		0.0740
Coef. Var.	0.5494	0.8474	1.8201	1.0501		1.0000

## Esteroides

Los esteroides son compuestos poco abundantes en la comunidad estudiada. Solamente fueron detectados en 8 especies, que constituyen el 14% de las plántulas analizadas. Comparando la media de aceptabilidad del follaje de las plántulas que contienen este compuesto con el del resto de las especies no se encuentran diferencias significativas ( $0.50 > P > 0.20$ ; prueba de U normalizada) (Cuadro 36). No obstante, es notable que el I.A. promedio de las especies sin esteroides es más del doble del de las especies que los poseen. Probablemente, la gran variabilidad entre las especies de un mismo grupo es responsable de que las diferencias no sean significativas.

Cuadro 36. Valores promedio de los Indices de Aceptabilidad (I.A.) del follaje de las plántulas con o sin esteroides.

	CON ESTEROIDES	SIN ESTEROIDES
Núm. de especies	8 (14%)	49 (86%)
I.A.	0.0503	0.1153
Desv. estandar	0.0649	0.1249
Coef. de variación	1.2898	1.0833

Estos compuestos no fueron detectados en ninguna especie pionera. Su presencia se registró en una planta tolerante (Astrocaryum mexicanum), en dos bejucos (Machaerium floribundum y Paullinia clavigera, en cuatro nómadas (Brosimum alicastrum, Dipholis minutiflora, Omphalea oleifera y Pterocarpus rohrii) y en una hierba (Aphelandra aurantiaca).

El porcentaje de especies con esteroides dentro de cada grupo resultó ser significativamente diferente entre las pioneras vs. nómadas ( $P < 0.05$ ; Comparación múltiple de proporciones de Tukey (Zar, 1974)).

Ya que en otros grupos el tamaño de la muestra no permitió realizar comparaciones, éstas solo se efectuaron dentro del grupo de las nómadas, en donde las diferencias en la aceptabilidad media de las plántulas con este compuesto o sin él no fueron significativas ( $P > 0.05$ ; Prueba de U) (Cuadro 37).

Cuadro 37. Comparación de la aceptabilidad del follaje (I.A.) de las plántulas con o sin esteroides, dentro de los grupos de especies arbóreas.

ESTEROIDES	PIONERAS		NOMADAS		TOLERANTES	
	con	sin	con	sin	con	sin
Núm. Spp.	0	9 (100%)	4 (16%)	21 (84%)	1 (8%)	12 (92%)
I.A.		0.2447	0.0759	0.1000	0.0000	0.0804
Desv. Est.		0.1747	0.0854	0.1044		0.0703
Coef. Var.		1.4000	1.1258	1.0440		0.8741

## DISCUSION.

### EXPERIMENTOS DE ACEPTABILIDAD

Los experimentos de laboratorio bajo condiciones controladas se utilizan como un intento por comprender el funcionamiento del complejo ambiente natural. El análisis de un microcosmos simplificado nos permite descubrir la posible relación existente entre algunas especies aisladas de su entorno. A partir de las observaciones realizadas en laboratorio se formulan principios e hipótesis que deben ser puestos a prueba en condiciones naturales.

Aunque estos experimentos nos permiten descubrir algunos de los factores que pueden estar determinando las preferencias alimenticias de los herbívoros, es necesario tomar en cuenta ciertas consideraciones:

1.- Los resultados obtenidos dependen del tipo de herbívoro seleccionado y de sus hábitos alimenticios (especialista o generalista) (Maiorana, 1977).

2.- Las preferencias alimenticias manifestadas por un herbívoro generalista variarán en función de: i) el hábitat donde éste se desarrolla y sus probabilidades de encuentro con ciertas plantas (Otte, 1975; Futuyama, 1976; Crawley, 1983; Ratchke, 1985). ii) la experiencia previa del herbívoro con la planta de prueba. Los encuentros previos con plantas tóxicas pueden traducirse ya sea en el rechazo completo mediado por un proceso de aprendizaje (Whelan, 1982) o en la aceptabilidad derivada de un proceso de habituación (Jermy, et al., 1982), iii) el alimento empleado como control. De aquí que es necesario tener presente que la aceptabilidad registrada en este tipo de experimentos es en realidad una aceptabilidad relativa, iv) la variabilidad genética intraespecífica tanto de las plantas como de los herbívoros (Dirzo y Harper, 1982a y b; Langenheim et al., 1978; Marquis, 1987), además, pueden presentarse diferencias adaptativas sustanciales en el contenido de ciertos compuestos secundarios en los vegetales de una misma especie (Bazzaz, et al. 1987; Coley, 1986).

Tomando en cuenta las consideraciones anteriores en este estudio: 1) se seleccionó un herbívoro generalista que se presenta tanto en los microhábitats de claros como en la selva madura. 2) los experimentos de aceptabilidad se realizaron con varias réplicas (generalmente 6, aunque a juzgar por la gran variabilidad intragrupal observada, el número de repeticiones por prueba debió haber sido mayor), 3) se utilizó en todos los experimentos una misma planta como control (Lactuca sativa) y 4) se procuró que el material foliar colectado para las pruebas de aceptabilidad y análisis posteriores proviniera de varios individuos de cada especie.

Al pretender generalizar los resultados obtenidos de las pruebas de aceptabilidad en el laboratorio es preciso considerar:



a) que las hojas son removidas de las plantas antes de ser ofrecidas al herbívoro. En la naturaleza, la posición relativa de una hoja con respecto al estrato vertical puede influir en la posibilidad de encuentro con el herbívoro, ya que éste puede preferir forrajear en ciertos estratos (Dirzo, 1980). No existen evidencias de un estrato de forrajeo preferido por el ortóptero aquí utilizado y aunque ha sido visto alimentándose en alturas que van desde escasos centímetros sobre el suelo hasta los 2 m, dada su gran capacidad de desplazamiento su amplitud de distribución probablemente es mayor, por lo tanto sus posibilidades de encuentro con follaje tanto de plántulas como de adultos, parece bastante probable en condiciones naturales, b) que al ofrecer el material foliar en forma de disco se evita el efecto del borde de la lámina foliar, el cual puede actuar como mecanismo de defensa ante algunos folívoros (Dirzo, Op. cit.), sin embargo, el margen puede tener poca relevancia para el ortóptero utilizado pues se ha visto que es capaz de iniciar su alimentación en un punto medio de la lámina foliar, c) que en los experimentos aquí reportados sólo se ofrecieron hojas maduras, y dado que varias propiedades físicas, nutricionales y químicas de las hojas varían en función de su edad (Feeny, 1970; McKey, 1979; Raupp y Denno, 1983), los resultados obtenidos tal vez no serían los mismos si se hubiese trabajado con hojas de diferente edad, d) que los experimentos de aceptabilidad del follaje en condiciones de laboratorio no permiten determinar la importancia relativa del herbívoro en la dinámica de la comunidad vegetal a la que pertenece, ya que el cautiverio puede hacer que los organismos se comporten de manera diferente a como lo harían en condiciones naturales (Rowell, et al., 1983; Coley, 1986).

A pesar de las consideraciones anteriores, de este estudio surgen algunos resultados interesantes que pueden compararse con los obtenidos por otros investigadores.

Nuestros resultados sugieren que Melanonotus globosus es un herbívoro generalista moderado (Dirzo, 1980), pues aunque acepta una amplia variedad de plantas, muestra cierta selectividad. El 15% de las especies fueron rechazadas, el 76% mostraron una aceptabilidad menor de 0.30 y sólo el 9% de las especies mostró una aceptabilidad mayor, lo que indica que M. globosus es más generalista que algunas especies de moluscos con las que se han realizado pruebas similares, ya que en ellas se ha encontrado que cerca del 60% de las especies ofrecidas son completamente rechazadas (Dirzo, 1980; Grime and Blythe, 1969).

#### ACEPTABILIDAD Y DESARROLLO ONTOGENICO

Son pocos los estudios que comparan el tipo de defensas presentes en el follaje de individuos de una misma especie de planta en distintos estadios de desarrollo (v. gr. plántula y adulto). En términos generales, podrían esperarse diferencias en la cantidad y tipo de defensas asignadas a las hojas en cada una de estas etapas (Janzen, 1979; Marquis, 1984; Coley, 1987; Ber-

nays y Chapman, 1976), pues igualmente distintas serían las consecuencias del ataque de los herbívoros a las plántulas o los adultos (Dirzo, 1984b). Por ejemplo, para un individuo adulto la remoción de una hoja puede no tener mayores efectos sobre su crecimiento y reproducción si se compara con las graves consecuencias que tendría la misma acción en una plántula que posee tan sólo dos o tres pares de hojas. Con base en lo anterior, Coley (1987) propone que en una misma especie las hojas de las plántulas deberían estar mejor defendidas que las hojas de los individuos adultos. Sin embargo, ya que la etapa de plántula es transitoria y de talla mucho más pequeña que el adulto, podríamos considerar que esta etapa es menos aparente, lo que abre la posibilidad del escape de la depredación en el tiempo y el espacio, sin comprometer gran parte de su energía en la producción de defensas.

De acuerdo con Coley (*Op. cit.*), en los experimentos de aceptabilidad ante un herbívoro generalista se esperaría que el follaje de los individuos adultos fuese más aceptado que el de las plántulas de la misma especie. Sin embargo, tomando en cuenta la apariencia se esperaría lo contrario.

El 84% de las especies estudiadas no mostraron diferencias significativas entre la aceptabilidad de las plántulas y los adultos. Esto no significa que el tipo de defensas utilizadas en ambas fases de desarrollo sean idénticas, ya que con el incremento en la edad de un individuo pueden presentarse cambios importantes (Coley, 1987; Bernays y Chapman, 1976). Aunque en este estudio no se realizó la evaluación de las características químicas y físicas del follaje de los adultos, es evidente que en una misma especie la dureza de las hojas de las plántulas es menor que la de los adultos. De aquí se desprende que la dureza, que constituye una defensa proximal muy efectiva contra los herbívoros, podría estar substituyendo a algunas defensas de tipo cualitativo en el follaje de las plántulas. Es necesario realizar estudios que permitan detectar cambios ontogénicos en las características físicas y químicas del follaje.

Igualmente interesante sería conocer la tasa de recambio foliar en las diferentes etapas de desarrollo. Coley (1987) ha propuesto que más que la apariencia relativa de las hojas, son las diferencias interespecíficas en la tasa de recambio foliar las que determinan el tipo de defensas presentes. Si esto fuese aplicable a nivel intraespecífico, sería probable que la tasa de recambio foliar no fuera constante a lo largo de la vida y que esto influyera sobre los tipos de defensa en las distintas etapas de desarrollo. Aunque existen evidencias de cambios en las tasas de recambio foliar (Martínez-Ramos, com. pers.), no se han hecho estudios sobre el tipo de protección presente en el follaje de un mismo individuo en diferentes fases de su desarrollo.

Para el 16% de los casos donde se encontraron diferencias significativas en la aceptabilidad del follaje de plántulas vs. adultos, no se observa una preferencia global clara, ya que en 6 de éstos fue preferida la fase adulta y en 4, la plántula.

Aunque a nivel grupal no se detectaron diferencias significativas entre la aceptabilidad promedio de las plántulas y los adultos, se observa que los valores máximos de aceptabilidad de los adultos (I.A. = 0.60) son mayores que los de las plántulas (I.A. = 0.48). Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Coley (1987), y sugieren que las plantas pequeñas están mejor defendidas.

#### ACEPTABILIDAD VS. HISTORIAS DE VIDA Y FORMAS DE CRECIMIENTO

La comparación de la aceptabilidad del follaje ante un herbívoro generalista entre plantas con distintas historias de vida o formas de crecimiento, es un medio para comprobar un supuesto de la Teoría General de la Defensa Óptima, especialmente el relacionado con la apariencia de los vegetales. Este señala que las plantas efímeras que se presentan en los primeros estadios sucesionales y se caracterizan por presentar una alta tasa de crecimiento, estarán menos defendidas que las plantas más persistentes y de más lento crecimiento, propias de los últimos estadios sucesionales (Feeny, 1976; Cates y Orians, 1975; Rhoades y Cates, 1976). Este tipo de estudios adquiere un atractivo especial al utilizar especies de la selva tropical, ya que la Teoría General de la Defensa Óptima y de la Apariencia surgieron de las observaciones de las estrategias de defensa de las plantas de zonas templadas, y la gran mayoría de los estudios sobre el tema se han desarrollado con plantas de dichas latitudes.

El supuesto antes mencionado puede ponerse a prueba con las especies de una selva madura comparando la aceptabilidad del follaje y las características defensivas de plantas arbóreas con distintas historias de vida (pioneras, nómadas, tolerantes), o entre plantas con distintas formas de crecimiento (árboles, hierbas, bejucos, epífitas). La mayor parte de los estudios previos han comparado la aceptabilidad de plantas con diferentes formas de crecimiento (herbáceas vs. arbóreas) ya que, en general, estas formas de crecimiento pueden correlacionarse con características tales como la persistencia de los individuos en el tiempo, su tasa de crecimiento y la etapa seral en donde se presentan.

Resulta difícil hacer este tipo de comparaciones en la selva madura, ya que el número de especies herbáceas suele ser bajo. En este trabajo sólo fue posible contar con tres especies de hierbas, por lo que resultaría arriesgado pretender efectuar comparaciones contra un grupo de 51 especies arbóreas y, aún más, generalizar los resultados obtenidos. Por otro lado, no existe hasta la fecha un marco conceptual que permita comparar las estrategias de defensa de plantas con otras formas de crecimiento, como son los bejucos y las epífitas, contra las especies arbóreas. Por lo tanto, en este trabajo las comparaciones se establecieron entre los tres grupos de historias de vida de las especies arbóreas: pioneras, nómadas y tolerantes (sensu Martínez-Ramos, 1985).

Al comparar la aceptabilidad del follaje de las especies arbóreas ante un herbívoro generalista esperaríamos que las plantas pioneras fuesen las más aceptadas, ya que presentan las más altas tasas de crecimiento y los ciclos de vida más cortos, lo que les permite escapar en el tiempo o en el espacio de sus depredadores y prescindir de elaborados mecanismos defensivos. A este grupo le seguirían las especies nómadas y las tolerantes. Las diferencias entre nómadas y tolerantes podrían no ser muy claras, ya que ambas poseen ciclos de vida largos, sin embargo, ya que la tasa de crecimiento de las especies nómadas es mayor que la de las tolerantes (Martínez-Ramos, 1985), se esperaría que las primeras asignaran una menor cantidad de recursos a la defensa antiherbívora que las últimas; de ser así, el orden de preferencia del follaje sería; pioneras > nómadas > tolerantes. Este es la tendencia observada en nuestros resultados. Los valores promedio obtenidos (plántula + adulto) siguen el orden de pioneras (0.213) > nómadas (0.102) > tolerantes (0.072). Este orden de preferencias coincide con lo reportado por Hartshorn (1980), quien realizó pruebas de aceptabilidad del follaje en condiciones de laboratorio con especies de la selva de Costa Rica usando otro ortóptero (tetigónido) generalista (Orophus conspersus).

Solamente se detectaron diferencias significativas entre las plantas pioneras y nómadas y entre pioneras y tolerantes, no así entre nómadas y tolerantes. Posiblemente esto se debe, por un lado, a la gran varianza dentro de las muestras, y por el otro, a que la agrupación de las especies por historias de vida puede ser un tanto subjetiva ya que en realidad existe un continuo en las preferencias de microambientes para el crecimiento y desarrollo de cada una de las especies agrupadas en la categoría de no pioneras o tolerantes a la sombra (Clark y Clark, 1987).

Los resultados de los experimentos de aceptabilidad sugieren que las plantas de más rápido crecimiento asignan una menor cantidad de recursos a la defensa de su follaje, aunque queda por comprobar si realmente están escapando de la depredación en el campo debido a su baja persistencia. Una forma de hacerlo consiste en evaluar las tasas de herbivorismo en condiciones naturales de las especies con diferentes historias de vida. Sin embargo, los resultados obtenidos hasta la fecha parecen contradictorios. Censos instantáneos efectuados por De la Cruz y Dirzo (1986) no muestran diferencias significativas en el daño del follaje entre pioneras, nómadas y tolerantes, lo cual sugiere que las pioneras probablemente están escapando a la depredación debido a su baja persistencia, sin embargo Coley (1983), en mediciones hechas a lo largo del tiempo sobre hojas marcadas, reporta mayor daño sobre el follaje de las pioneras que en el de las no pioneras. Estas últimas observaciones coinciden con las de otros investigadores (Ratchke, 1985; Dirzo, 1984) y llevan a Coley (1983) a proponer como alternativa la "Teoría de la Calidad del Habitat".

Todavía quedan por realizarse otros estudios antes de poder llegar a conclusiones definitivas. Quizás sea importante estudiar

la tasa de recambio foliar pues existe evidencia de que las especies pioneras presentan tasas más altas (Shukla y Ramakrishnan, 1984) y, como se señaló anteriormente, la longevidad media de las hojas puede asociarse con el tipo de defensa presente en las mismas (Coley, 1987).

En el Cuadro 38 se presenta un resumen general de los resultados obtenidos para cada una de las características físicas y químicas del follaje en relación a las historias de vida de las especies arbóreas. Más adelante se discute con detalle cada uno de estos factores.

## ACEPTABILIDAD Y CARACTERÍSTICAS FÍSICAS

### Pubescencia.

El porcentaje de plantas pubescentes registrado en este trabajo (60%) es muy semejante al que reporta Coley (1983) para los árboles de la selva de Panamá (56.5%).

Aunque las diferencias en la aceptabilidad entre las plantas glabras y pubescentes no son estadísticamente significativas, las plantas con pelos presentaron una aceptabilidad mayor ( $X=0.1130$ ) que las plantas sin pelos ( $X=0.1031$ ). Este fenómeno aparentemente contraviene lo establecido por la teoría general de la defensa óptima, que propone que los pelos actúan como mecanismo de defensa contra los herbívoros (Gilbert, 1971; Southwood, 1972; Levin, 1973; Rowell-Rahier, 1984). Ante una situación similar, Coley (1983; 1986) propone como hipótesis alternativa que la pubescencia es indicadora de defensas económicas, pues encontró una correlación negativa entre la densidad de pelos y la presencia de defensas más efectivas, como la dureza y el contenido de fibra.

La presencia de pelos fue también variable entre los gremios de especies arbóreas ya que éstos se detectaron en el 80% de las pioneras, el 61% de las nómadas y el 47% de las tolerantes. Estos resultados serían los esperados si consideramos que los pelos son una defensa barata que se presenta con mayor frecuencia dentro de las especies de ciclos de vida más cortos y por lo tanto, con menor apariencia (Coley (1983;1986) registró la presencia de pelos en el 65% de sus especies pioneras y sólo en el 25% de las persistentes). Por otro lado, la pubescencia puede interpretarse como un carácter xeromórfico, y la abundancia relativa de especies pubescentes asociada a las diferencias en los ambientes donde crecen, parece concordar con dicho planteamiento.

En este estudio, el pequeño tamaño de los pelos presentes en la lámina foliar en relación con la talla del herbívoro utilizado en las pruebas (6 a 7 cm.) probablemente explica la escasa relación encontrada entre la pubescencia y los índices de aceptabilidad; lo que no implica que los pelos representen una importante defensa contra herbívoros más pequeños.

Cuadro 38. Características generales del follaje de las plantulas de las especies arbóreas con distintas historias de vida.

	PIONERAS	NOMADAS	TOLERANTES	EXPLICACION	CONCORDA CON LA T.G.D.O.
Num. de especies	10	26	15		
Aceptabilidad (I.A.)	0.245	0.102	0.085	Las pioneras son las especies de mas rapido crecimiento, por lo tanto, asignan menos recursos en defensas (Cates y Orians, 1975).	si
Pubescencia (% de especies con pelos)	80	61	47	La pubescencia refleja baja inversion en defensas mas costosas (Coley, 1986)	si
Dureza (% follaje duro)	0	56	83	La dureza es una defensa cuantitativa que se espera mejor representada entre las plantas persistentes (Feeny, 1976)	si
Contenido de agua (%)	84	75	74	El contenido de agua es una defensa cuantitativa que disminuye con la persistencia (Feeny, 1976)	si
% de especies con compuestos secundarios					
Heterosidos	44	68	76	Los heterosidos representan una forma de almacenamiento de algunos compuestos (Farnsworth, 1966)	si
Alcaloides	78	64	54	Los alcaloides son las toxinas tipicas y se esperan en mayor numero en las especies de crec. rapido (Feeny, 1976; Rhoades, 1979)	si *
Saponinas	56	32	61	Los porcentajes aqui encontrados concuerdan con los reportados (60%) (Wall et al., 1954)	?
Flavonoides	11	24	15	Los flavonoides presentan características intermedias entre las toxinas y los inhibidores de la digestion.	?
Terpenoides	33	16	8	Los terpenoides parecen comportarse mas como inhibidores de la digestion que como toxinas	?
Esteroides	0	4	1	Los esteroides parecen comportarse mas como toxinas que como inhibidores de la digestion	?

\* cuestiona la eficiencia de los alcaloides contra los herbívoros generalistas.

? = no hay evidencia suficiente

T.G.D.O. = Teoría General de la Defensa Óptica

Se recomienda para estudios futuros no limitarse a registrar la presencia o ausencia de pelos, sino evaluar su densidad.

### Dureza.

Debido a su correlación con la presencia de compuestos fenólicos, la dureza se considera una defensa vegetal de tipo cuantitativo (Rhoades, 1979) que se espera se encuentre mejor representada entre las plantas con ciclos de vida más largos y por lo tanto más aparentes. Nuestras observaciones apoyan dichos supuestos, ya que el número de especies con follaje duro es mayor en los grupos de especies no pioneras (i.e. nómadas y tolerantes). La misma situación fue registrada por Coley (1983, 1986) en la selva de Panamá, en donde el follaje de las plantas persistentes resultó ser, en promedio, el doble de duro que el de las especies pioneras. Además, la misma autora (Coley, 1987) señala que la dureza es la característica defensiva más importante y que explica el 50 % de las variaciones en las tasas de herbivoría observadas en el campo.

Aún cuando no se encontraron diferencias significativas en la aceptabilidad entre las plantas con follaje duro y frágil, se observó una tendencia hacia la preferencia de especies con follaje suave, concordando con lo encontrado por otros autores (Grime et al. 1968; Feeny, 1970; Rausher y Feeny, 1980, Dirzo, 1980).

Se sugiere para otros estudios el uso de un "texturometro" con el fin de realizar correlaciones entre el peso necesario para perforar la lámina foliar y los índices de herbivorismo observados.

### Contenido de agua.

La única característica nutricional evaluada en este estudio fue el contenido de agua; éste mostró una media de 79.99%, un valor mínimo de 62.32% y un máximo de 91.23%.

Entre las especies arbóreas, el grupo de las pioneras registró la mayor cantidad de agua ( $X=84\%$ ), cifra que resultó significativamente mayor al compararla con las medias de las especies no pioneras, especialmente con las tolerantes (74%). Estos resultados concuerdan con la teoría general de la defensa óptima (Feeny, 1975; 1976), de acuerdo con la cual se espera que las plantas más aparentes, en este caso las no pioneras, estén defendidas cuantitativamente por medio de la disminución del contenido de agua de su follaje. Coley (1983; 1986) obtuvo resultados similares con los árboles de la selva de Panamá; en las especies pioneras registró un 70% de agua y en las no pioneras 62%. Las diferencias en la cantidad relativa de agua reportadas por Coley y el presente estudio pueden deberse a que en este

último las evaluaciones fueron realizadas sobre hojas llevadas a saturación.

Además, concordando con otros estudios en donde se ha observado que el agua es un factor determinante en las preferencias alimenticias de los insectos (Williams 1954 en Uvarox, 1977; Scriber, 1977; Feeny, 1976; Coley, 1983; 1986), el grupo de las pioneras también resultó ser el de mayor aceptabilidad promedio.

El contenido de agua de los gremios que agrupan más de 6 especies correspondió con la jerarquía de preferencias alimenticias observadas en los experimentos de aceptabilidad ( pioneras > nómadas > tolerantes > bejucos). Sin embargo, es difícil aseverar que el agua es el factor determinante de dicha jerarquía, ya que junto con los cambios en el contenido de agua se presentan cambios en otras variables (dureza, contenido de fibra y concentración de diversos nutrimentos) que también pueden influir sobre las preferencias alimenticias observadas (Slansky y Feeny, 1977; Scriber y Feeny, 1979; Coley, 1983; McClure, 1980).

Por otro lado, aunque el promedio del contenido de agua de las plantas herbáceas es mayor al de las especies arbóreas, en este grupo no se observa una alta aceptabilidad, sino que es más bien cercana a la de las tolerantes. Lo mismo sucede con las especies epífitas en las que el contenido de agua es muy alto pero la media de aceptabilidad para el grupo es muy baja. Aunque el tamaño de las muestras en ambos casos es muy pequeño para poder hacer generalizaciones, es probable que en ambos grupos estén actuando otro tipo de defensas (por ejemplo la dureza, en el caso de las epífitas) en el control del herbivorismo.

Se sugiere para estudios similares realizar las comparaciones de aceptabilidad del follaje con base en el peso y no sólo en el área foliar.

#### ACEPTABILIDAD Y COMPUESTOS SECUNDARIOS.

##### Análisis fitoquímicos de sondeo.

Los análisis preliminares o de sondeo de los compuestos fitoquímicos nos permiten obtener información general sobre el perfil químico de los tejidos vegetales.

Estos análisis representan el primer paso en la búsqueda de compuestos secundarios, por lo que a partir de los resultados obtenidos deben realizarse otros análisis más detallados para la identificación de compuestos específicos y, de ser posible, su cuantificación. En este trabajo, el análisis fitoquímico preliminar se realizó con el propósito de descubrir si la presencia o ausencia de algunos grupos de compuestos secundarios mostraban alguna correlación con las preferencias alimenticias observadas en los experimentos de aceptabilidad. Los análisis efectuados son meramente cualitativos, por lo tanto, no nos brindan información



sobre las concentraciones ni los tipos particulares de compuestos presentes en los tejidos vegetales.

Aunque existe una gran diversidad de compuestos secundarios de interés en el estudio de las relaciones planta-herbívoro, en vista de la limitada disponibilidad de follaje de plántulas, las pruebas preliminares se limitaron a sondear aquellos compuestos que se encuentran ampliamente distribuidos en el reino vegetal: heterósidos (glucósidos en general), alcaloides, saponinas, flavonoides, terpenoides y esteroides.

Para estos análisis se seleccionaron pruebas preliminares sencillas, rápidas, selectivas para un grupo específico de compuestos y que requirieran de poco material y equipo de laboratorio.

### Heterósidos.

El reactivo de Molish utilizado en este estudio para la determinación de heterósidos (Vogel, 1978), es general y sensible a la unión hemiacetal de algunas agliconas de naturaleza química diversa con sus gliconas. Esto quizás explica que los heterósidos hayan sido los compuestos más abundantes en la comunidad, estando presentes en el 67% de las especies estudiadas.

Los resultados arrojados por esta prueba no proporcionan información sobre el tipo de aglicona presente, la que a fin de cuentas es responsable de la actividad biológica del compuesto. Desgraciadamente los métodos que reconocen las estructuras de glicósidos completos son muy específicos y requieren de mayor cantidad de material vegetal, por lo que no es posible su aplicación en un estudio de la naturaleza del presente.

En lo que se refiere a la detección de las agliconas, de mayor valor para los intereses de nuestro trabajo, ésta se llevó a cabo de alguna manera al realizar las pruebas fitoquímicas restantes (alcaloides, saponinas, flavonoides, terpenoides y esteroides).

No se encontraron diferencias significativas entre la aceptabilidad de las plantas con o sin heterósidos, probablemente debido a la gran varianza de las muestras y a una nivelación entre heterósidos activos y no activos. No obstante, el mayor porcentaje de especies con heterósidos correspondió al grupo de las plantas tolerantes (76%). De acuerdo con la teoría general de la defensa óptima estos serían los resultados esperados ya que los heterósidos son formas de almacenaje de muchos otros compuestos (Farnsworth, 1966).

### Alcaloides.

Entre las técnicas de sondeo empleadas con mayor frecuencia, se incluye el uso de reactivos como el de Bouchardat (Farnsworth,

1966); el de Dragendorff (Rodríguez y Reynolds, s.f.; Domínguez, 1979; Robinson, 1979; Farnsworth, 1966); el ácido sílico-túngstico o reactivo de Escolle (Wall et al. 1954; Domínguez, 1979); y el de Mayer (Rodríguez y Reynolds, s.f.; Wall et al., Op. cit.; Domínguez, 1979; Robinson, 1979). Aunque ampliamente utilizados, todos estos reactivos presentan limitaciones, ya que su sensibilidad es variable frente a los distintos tipos de alcaloides, además de que están sujetos a un cierto margen de error pues pueden presentarse reacciones falso-positivas, debido a la presencia de otros compuestos, como son ciertos glucósidos, carbohidratos, aminas, taninos y sales de amonio, o falso-negativas, ya que en la mayoría de los casos estos reactivos no son sensibles a los protoalcaloides (Farnsworth, 1966; Robinson, 1979). Con el propósito de evitar lo anterior, la mayoría de los autores recomiendan el uso de varios reactivos y al presentarse una reacción positiva hacer uso de la cromatografía (Farnsworth, 1966; Wall et al., 1954; Domínguez, 1979).

En este trabajo se realizaron los análisis con el reactivo de Dragendorff, considerado como uno de los de mayor sensibilidad. No se realizaron pruebas posteriores por tratarse de un sondeo preliminar.

Los resultados muestran que el 60% de las especies contienen alcaloides, cifra que resulta muy superior a la reportada en la literatura; que varía entre 10 y 20% (Wall et al., 1954; Hegnauer, 1966). Esta discrepancia puede deberse en parte a posibles reacciones falso-positivas, aunque cabe destacar que la mayoría de los trabajos reportados se han realizado sobre plantas adultas de zonas templadas, donde se espera un menor número de especies con estos compuestos (Levin, 1976). Esta última consideración se refuerza con los resultados obtenidos por Gartland y sus colaboradores (1980), quienes al realizar la determinación de alcaloides en plantas del bosque lluvioso de Camerún (con el mismo reactivo utilizado este estudio) los detectaron en el 37% de las especies.

En nuestro estudio, dos tercios de las familias analizadas resultaron positivas para los alcaloides, lo que también es superior al tercio que es reportado en familias de angiospermas (Willaman y Schubert, 1955, en Robinson, 1979). Entre las familias que contienen este compuesto, se encuentran algunas que son típicas, como Leguminosae, Apocynaceae, Menispermaceae, Euphorbiaceae, Rubiaceae y Loganiaceae. No se presentaron estos compuestos en ninguna familia reportada como carente de alcaloides (Hegnauer, 1964).

Los alcaloides son más comunes en las plantas de vida corta que en las perennes (Levin, 1976), por lo tanto, ya que las plantas pioneras presentan una vida media inferior a las nómadas y tolerantes (Martínez-Ramos, 1985) se esperaría que fuesen más ricas en éstos compuestos. La tendencia de los datos aquí obtenidos respalda dicha hipótesis (pioneras (78%) > nómadas (64%) > tolerantes (33%)) además de que concuerda con la teoría general de la defensa óptima (Feeny, 1976; Rhoades y Cates, 1976), donde

se espera que las plantas de crecimiento rápido, presenten defensas de tipo cualitativo, mientras que las especies de más lento crecimiento, se protejan mediante defensas cuantitativas (compuestos fenólicos). Debido a sus propiedades, los alcaloides se han definido como los compuestos cualitativos por excelencia (Robinson, 1979; Swain, 1977; Gartland, et al., 1980).

El hecho de que no exista una diferencia significativa entre la aceptabilidad de las especies que presentan este compuesto y las que no lo poseen puede explicarse en razón de: a) la gran varianza dentro de las muestras, b) la presencia de reacciones falso-positivas, c) concentraciones inferiores al límite tóxico, o bien no tóxico, y d) diferencias entre la toxicidad del compuesto y su efecto repelente (Robinson, 1979). Por lo tanto, para efectuar análisis posteriores, se sugiere: a) disponer de una mayor cantidad de plántulas, b) purificar el extracto por extracción sal-base libre para disminuir las reacciones falso-positivas, y c) utilizar dos o más reactivos de precipitación o bien cromatografía en placa fina.

### Saponinas.

Se han utilizado varias técnicas para detectar la presencia de saponinas. El método más sencillo, aplicado en el análisis de sondeo, es la prueba de la espuma (Wall et al., 1954; Farnsworth, 1966). Sin embargo, esta prueba no es infalible, ya que la formación de espuma depende de la concentración de este compuesto en el extracto, existiendo evidencia de resultados negativos con ciertas saponinas y a ciertas concentraciones, que son capaces de causar hemólisis (Farnsworth, 1966). Por lo anterior, se sugiere, además de realizar esta prueba, confirmar los resultados con la aplicación de la prueba de hemólisis de glóbulos rojos, habiendo realizado la extracción con alcohol al 80%. Para un estudio más detallado, se sugiere el aislamiento de saponinas crudas mediante hidrólisis, y su análisis por espectrofotometría infrarroja o ultravioleta.

Para distinguir entre las saponinas esteroidales y las terpenoidales se recomienda el uso del reactivo de Liebermann-Burchard (Farnsworth, 1966; Domínguez, 1979; Wall et al., 1954). Por su parte, Applebaum y Birk (1979) recomiendan para un análisis detallado de saponinas esteroidales y terpenoidales el uso de espectrofotometría y de cromatografía en Al<sub>2</sub>O<sub>3</sub>, respectivamente.

En un análisis de 925 muestras procedentes de América y África, Wall y colaboradores (1954) detectaron saponinas en un 60% de las especies. Esto concuerda con el presente estudio, en donde el 56% de las especies estudiadas resultaron positivas para esta prueba.

De acuerdo con sus propiedades generales, las saponinas pueden considerarse como intermedios entre las toxinas típicas (alcaloides) y los típicos inhibidores de la digestión (taninos y resinas). La teoría general de la defensa óptima plantea que

estos compuestos estarán uniformemente distribuidos entre los vegetales sin importar la estrategia de vida de las plantas ni su forma de crecimiento. Los resultados obtenidos en este trabajo apoyan dicha predicción, ya que entre un 50 y 60% de las especies de cada uno de los grupos considerados contenían saponinas.

El hecho de no encontrar diferencias significativas en la aceptabilidad entre los grupos con y sin saponinas puede deberse a las limitaciones de la técnica utilizada para su detección, así como a la gran varianza de las muestras.

### Flavonoides.

La prueba del ácido clorhídrico y limadura de magnesio empleada en este trabajo para la detección de flavonoides ha sido ampliamente utilizada y recomendada por varios investigadores (Wall et al., 1954; Harborne, 1979; Rodríguez y Reynolds, s.f.). Esta prueba es sensible a las flavonas, los flavonoles y las flavononas (Dominguez, 1979; Wall et al., 1954; Rodríguez y Reynolds, s.f.).

Aunque las diversas coloraciones (rojo, carmesí, magenta, verde y azul) se toman como indicadores de flavonas, flavonoles, flavononas y agliconas o heterósidos (Farnsworth, 1966), dado que los distintos tonos son de difícil discriminación, los resultados se anotan sólo como positivos sin más especificaciones.

Para la detección de otros flavonoides se ha sugerido el uso de pruebas distintas, por ejemplo, para las antocianidinas, se recomienda la extracción con HCl frío, seguida por ebullición (Farnsworth, 1966); para leucoantocianinas, el método de Bate-Smith y Meteatse (Farnsworth, 1966; Rodríguez y Reynolds, s.f.); para chalconas, el uso de HCl sobre extractos etanólicos (Farnsworth, 1966) y, para trabajos más específicos, que requieran distinguir entre los tipos de flavonoides, se emplea la cromatografía en papel con diversos reactivos.

En este estudio, los flavonoides fueron detectados en sólo 9 de las 56 especies estudiadas. Esto puede deberse a varias razones: 1) sólo se aplicó una prueba que es específica para un grupo de flavonoides (que sin embargo incluye a los más comunes), 2) la determinación se realizó sobre un extracto metanólico, pero debido a la gran diversidad estructural y de polaridad, pueden haber existido algunos heterósidos que no se extrajeran, 3) se trabajó con plántulas y no con adultos.

Las flavonas y los flavonoides pueden encontrarse como agliconas pero en el tejido foliar casi siempre se presentan como heterósidos (Farnsworth, 1966). Esto coincide con los resultados obtenidos, ya que en el 90% de los casos se obtuvieron resultados positivos para los flavonoides y los glicósidos. En el caso de Pterocarpus rohrii, se obtuvo una reacción negativa para glicósidos, lo cual puede ser indicativo de una aglicona, y que coincide con el color verde obtenido en este análisis (Harborne,

1966).

Harborne (Op.cit.) también señala que las leguminosas se distinguen por la presencia de flavonoides (en especial isoflavonas). En nuestro estudio, las leguminosas estuvieron representadas por 6 especies, dos de las cuales (Inga sapindoides y Pterocarpus rohrii), resultaron positivas para estos compuestos; también menciona que el género Lonchocarpus es notable por su alto contenido de isoflavonoides, sin embargo, en nuestro estudio con plántulas no se observó reacción positiva por lo que es probable que este compuesto tienda a aumentar su concentración a través de la vida de la planta, o bien, se encuentre confinado en determinados órganos, por ejemplo en la raíz.

La ausencia de diferencias significativas en la aceptabilidad entre las plantas con este compuesto o sin él puede deberse en parte a la gran varianza dentro de las muestras y al límite de sensibilidad del reactivo; es posible que algunas plantas que mostraron resultados negativos presentaran estos compuestos en bajas concentraciones; además, existen otros flavonoides que no fueron detectados y que pudieron estar presentes e interferir en la alimentación.

Por su modo de acción, su peso molecular y su movilidad, los flavonoides constituyen un grupo de compuestos secundarios con un comportamiento intermedio entre las toxinas y los inhibidores de la digestión, por lo tanto, de acuerdo con la teoría general de la defensa óptima de los vegetales, cabe esperarlos homogéneamente distribuidos entre las plantas con distintas estrategias de vida. Esto coincide con nuestros resultados, ya que no encontramos diferencias significativas en el porcentaje de especies que contienen estos compuestos entre las pioneras, nómadas y tolerantes.

#### Terpenoides.

Dada la gran variedad de propiedades físicas y químicas que exhiben los compuestos terpenoidales no existe una prueba general para detectar su presencia, por lo que se recomienda aislar y purificar los distintos compuestos a través de métodos específicos para cada subgrupo (Mabry y Gill, 1979). Por ejemplo, para monoterpenos y sesquiterpenos (aceites esenciales), se recomienda la destilación del material vegetal fresco y un análisis a través de la cromatografía de gases o una combinación de cromatografía de gases con espectrofotometría de masas. Para los terpenoides de mayor peso molecular puede usarse el material vegetal seco haciendo la separación de los compuestos mediante cromatografía con gel de sílice en capa (delgada o gruesa) o por columna (Mabry y Gill, 1979).

La prueba con el reactivo de Liebermann y Burchard utilizada en este trabajo no es sensible a todos los terpenoides, sino únicamente a los di y triterpenoides, siendo específica entre los últimos para los compuestos no saturados (Dominguez, 1979). El

reactivo de Liebermann ha sido muy utilizado una vez determinada la presencia de saponinas, para definir si éstas son esteroidales o triterpenoidales (Wall, 1954, Farnsworth, 1966).

Se detectaron terpenoides en 9 de las especies analizadas (16% del total), por lo que ocuparon el cuarto lugar en abundancia dentro de la comunidad. Los triterpenoidales se han reportado como compuestos importantes en las familias Meliaceae, Rutaceae, y Simarubaceae. De estas familias, entre las plantas estudiadas solo existen dos representantes de las Meliaceae; una de las cuales, Guarea grandifolia, resultó positiva para estos compuestos.

Por sus propiedades químicas (alto peso molecular, estabilidad de sus enlaces y modo de acción) (Whittaker y Feeny, 1971; Mabry y Gill, 1979), los terpenoides podrían ser clasificados más como inhibidores de la digestión que como toxinas, de ser así, de acuerdo con la teoría general de la defensa óptima de los vegetales, se esperaría encontrar el mayor número de especies con terpenoides entre las no-pioneras, sin embargo, los resultados de nuestro estudio muestran una tendencia contraria, ya que entre las pioneras se detectó el mayor porcentaje de especies que poseen estos compuestos. En 5 de los 9 casos reportados también fueron detectadas saponinas, lo que probablemente indica la presencia de saponinas terpenoidales.

#### Esteroides.

Solamente se detectaron esteroides en 8 de las especies analizadas (14% del total). Esto se puede deber a que en general este grupo de compuestos no son muy abundantes en la naturaleza, además de que la técnica utilizada empleando el reactivo de Liebermann-Burchard, tiene sus limitaciones por tratarse de una prueba específica para esteroides no saturados y para compuestos esteroidales que pueden formar deshidratación con o a través de isomerización (Dominguez, 1979). Por lo tanto, existe la posibilidad de que ciertos compuestos esteroidales, contenidos en algunos vegetales, no se hayan detectado a través de esta prueba de sondeo.

Para el caso de los dos grupos esteroidales más importantes en el estudio de las interacciones planta-herbívoro: glicósidos cardiotónicos y fitoecdisonas, existen pruebas específicas. Para el primer grupo se recomienda el uso de la cromatografía y de diversos reactivos, entre los cuales se encuentran el de Baljet, Kadde, Raymond y Legal, además del reactivo de Liebermann-Bourchard. En lo que se refiere a la detección de fitoecdisonas, existen técnicas de bioensayos específicas (Imai, et al., 1969, en Slama, 1979)).

Entre las familias en las que abundan los compuestos esteroidales se encuentran las Apocynaceae y Moraceae. Sólo se realizó el estudio fitoquímico de una especie perteneciente a la familia Apocynaceae: Stemmadenia donell-smithii, la cual resultó

ser negativa; y dentro de las Moraceae, se realizó el análisis fitoquímico de cinco especies y sólo una de ellas, Brosimum alicastrum, arrojó resultados positivos.

Los compuestos esteroidales aquí mencionados parecen comportarse más como toxinas que como inhibidores de la digestión. En el caso de los glicósidos cardíacos, no hay duda de que se trata de toxinas debido a las concentraciones en las que se presentan en los tejidos vegetales (menor al 2 % del peso seco), al tamaño de su molécula y su modo de acción sobre los animales (Whittaker y Feeny, 1971). Aunque las fitoecdisonas no se consideran específicamente como toxinas, dada su concentración (menor del 2 % del peso seco de los tejidos vegetales), su corta vida media (Slama, 1979), su gran movilidad y su modo de acción sobre el sistema endócrino de los animales que las ingieren, podríamos pensar que son igualmente compuestos tóxicos. Esto nos lleva a pensar que, si la teoría de la apariencia es correcta, deberíamos encontrar mayor cantidad de especies con esteroides entre las plantas pioneras que en el resto de los grupos de especies arbóreas. Sin embargo, nuestros resultados indican que el grupo de las nómadas contiene el mayor porcentaje de especies con esteroides, no habiendo diferencias significativas entre pioneras y tolerantes.

## CONCLUSIONES

Las observaciones realizadas en este estudio nos permiten relacionar algunos postulados de la teoría general de defensa óptima y de la teoría de la apariencia de los vegetales, con ciertas características del follaje y su aceptabilidad relativa ante un herbívoro generalista en condiciones de laboratorio.

Si la apariencia de las especies arbóreas de la selva tropical puede determinarse con base en su persistencia y distribución, sus estrategias de vida (pioneras, nómadas o tolerantes) podrían corresponder a una secuencia de apariencia de pioneras < nómadas < tolerantes. De acuerdo con las teorías antes mencionadas esperaríamos:

a) que la asignación de recursos para la defensa anti-herbívoro por las plantas poco aparentes fuese comparativamente menor a la que invierten las plantas aparentes para los mismos fines, ya que las primeras tendrían la posibilidad de escapar en tiempo y espacio de sus depredadores (Feeny, 1976; Rhoades y Cates, 1976). Esto se vería reflejado en una mayor aceptabilidad de su follaje, tal como se comprobó en este estudio en donde se observó un orden de preferencias de pioneras > nómadas > tolerantes.

b) que dado que la remoción de cantidades equitativas de follaje tendría más graves consecuencias sobre las plántulas que sobre los adultos de una misma especie (Janzen, 1979; Marquis, 1984; Dirzo 1984 a; Coley, 1987; Bernays y Chapman, 1976), el follaje de las plántulas estuviese mejor defendido que el follaje de los adultos; sin embargo, tomando en cuenta que las plántulas se tienen por poco aparentes, cabría esperar lo contrario. De acuerdo con lo anterior, los experimentos de aceptabilidad quizás no mostrarían diferencias entre el consumo del follaje de ambas fases de desarrollo. Así lo muestran los resultados de este estudio en donde aún tomando en cuenta los pocos casos en que estas diferencias resultaron significativas, las preferencias no mostraron una tendencia definida.

c) que las defensas físicas estuviesen mejor representadas en las plantas aparentes (Rhoades, 1979). El comportamiento de la dureza foliar satisface las predicciones teóricas, ya que el porcentaje de especies con follaje duro fue mayor entre las especies tolerantes, seguido por las nómadas y finalmente por las pioneras. En el caso de la pubescencia, el porcentaje de especies con pelos fue mayor en las especies no aparentes, lo que quizás refleja la presencia de defensas de bajo costo en este grupo de plantas (Coley, 1983, 1986).

d) que el costo de las defensas estuviese directamente relacionado con la apariencia de las plantas (Feeny, 1976). Esto se comprobó al encontrar que el porcentaje de especies con alcaloides - compuestos considerados de bajo costo metabólico - presenta una tendencia en su distribución en el orden de pioneras > nómadas > tolerantes. Aunque en este trabajo no se evaluó ningún compuesto considerado típicamente como de alto costo (ligninas y



taninos), se encontró una distribución inversa a la anteriormente señalada para los heterósidos. En los compuestos de costo intermedio, como las saponinas y los flavonoides, se esperaría una distribución más o menos uniforme, tal como se aprecia en nuestras observaciones (pioneras = nómadas = tolerantes). En el caso de los esteroides y los terpenoides, cuyo comportamiento no corresponde al esperado, no existen estudios previos que nos permitan establecer comparaciones.

La falta de diferencias significativas entre los grupos segregados por la presencia o ausencia de determinada característica física y/o química puede deberse a:

- a) la gran variabilidad existente entre los grupos comparados, aunada al pequeño número de repeticiones por muestra.
- b) la variabilidad intraespecífica e intermodular de las plantas (Harper y Dirzo, 1982 a y b; Dirzo, 1984 a; Marquis, 1987; Bazzaz et al., 1987; Coley, 1986).
- c) la variación producida por las diferencias intraespecíficas, polimórficas y de experiencias previas de los animales (Harper y Dirzo, 1982 a y b; Jermy, et al., 1982; Whelan, 1982).
- d) la simplificación del concepto de unidad orgánica (planta o animal) a un conjunto de variables simples e independientes (los organismos son más que la suma de sus elementos unitarios).

Por otra parte, existe una tendencia a sobreestimar el papel defensivo de los metabolitos secundarios presentes en los vegetales, no obstante se reconoce la posibilidad de que algunos de éstos jueguen otros papeles metabólicos o que simplemente sean productos de desecho (Futuyma, 1983). Además, existe la posibilidad de que otras características de la planta, como por ejemplo su química no tóxica, pudieran ser más importantes en la determinación de las preferencias alimenticias (Dirzo, 1985 b).

Por último es necesario mencionar que el diseño experimental de este estudio, al igual que el de otros similares, intenta establecer la relación existente entre unas cuantas variables intrínsecas de los vegetales y las preferencias alimenticias de un herbívoro en condiciones de laboratorio. A través de este enfoque, se pretende encontrar explicaciones proximales o ecológicas a las preferencias alimenticias en función de las características del follaje. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que aunque este tipo de aproximación --al simplificar el sistema a unas cuantas variables-- nos garantiza precisión, esta se logra sacrificando inevitablemente las otras dos propiedades de todo modelo: realismo y generalismo (Dirzo, 1984 b).

Finalmente, hay que tener presente que aún cuando se puedan descubrir algunas relaciones entre las características del follaje y su aceptabilidad relativa, esto no constituye una prueba concluyente de que las primeras hayan aparecido y evolucionado para proteger a los vegetales de los herbívoros, ya que por

ejemplo, existen compuestos que así como frenan el ataque de algunos insectos pueden estimular la alimentación de otros, lo que sugiere la posibilidad de que ciertos efectos sean en realidad consecuencias accidentales de la idiosincracia conductual de algunas especies de insectos (Futuyma, 1983). Además, vale la pena considerar que aunque muchos vegetales están (o han estado) sujetos a la presión selectiva ejercida por los fitófagos, éstos no son necesariamente la única o más importante presión selectiva que enfrentan las plantas (Marquis, 1987). Por lo tanto, resulta difícil demostrar que una característica particular ha evolucionado precisamente como mecanismo defensivo en contra los depredadores.

## BIBLIOGRAFIA

- Applebaum, S.W. & Y. Birk, 1979. Saponins. In: Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (Eds.). Herbivory: their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, New York. pp. 539-562.
- Basu, N. & R.P. Rastogi, 1967. Triterpenoid saponins and sapogenins. Phytochemistry, 6: 1249-1270.
- Bazzaz, F.A. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. In: Medina, E., H.A. Mooney & C. Vázquez Yañez (eds). Physiological ecology of plants of the wet tropics. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. pp. 233-243.
- Bazzaz, F.A., N.R. Chiarello, P.D. Coley & L.F. Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. BioScience, 37 (1): 58-67.
- Bazzaz, F.A. & J.L. Harper, 1977. Demographic analysis of the growth of Linum usitatissimum. New Phytol. 78: 193-208.
- Bazzaz, F.A. & S.T.A. Pickett, 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 287-310.
- Begon, M. & M. Mortimer, 1981. Population Ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford, London. 200 pp.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend, 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell. Sci. Pub. London. 876 pp.
- Bernays, E.A. & R.F. Chapman, 1976. Antifeedant properties of seedling grasses. Symp. Biol. Hung., 16: 41-46.
- Bertalanffy, L. von, 1968. General system theory: foundation, development, application. George Brazillar, N.Y.
- Brattsten, L.B., 1979. Biochemical defense mechanisms in herbivores against plant allelochemicals. In: Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (Eds.). Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press. New York. pp 200-270.
- Brokaw, N.V.L., 1982. The definition of tree fall gap and its effect measures of forest dynamics. Biotropica. 14(2): 158-160.
- Brower, L.P., 1967. Ecological chemistry. In: Sci. Am. (ed.). Ecology, evolution and population biology. pp. 153-162.
- Brower, L.P., & C. Corvino. 1967. Plant poisons in a terrestrial food chain. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 57: 893-898.

- Brower, L.P., & J. Van Zandt B. 1964. Birds, butterflies and plant poisons: A study in ecological chemistry. Zoologica. 49: 137-159.
- Cates, R.G. & G.H. Orians, 1975. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. Ecology, 56: 410-418.
- Clark, D.A., y D.B. Clark. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo: aspectos teóricos y prácticos. Rev. Biól. Trop. 35 (supl. 1): 41-54.
- Coley, P.D., 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. Nature. 284(5756): 545-546.
- Coley, P.D., 1982. Rates of herbivory on different tropical trees. In: Leigh, E., A.S. Rand, D.M. Windsor (Eds.). The ecology of tropical forest. Smithsonian Press. pp. 123-132.
- Coley, P.D., 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. Ecol. Monographs, 53(2): 209-233.
- Coley, P.D., 1986. Costs and benefits of defense by tannines in a neotropical tree. Oecologia (Berlin), 70: 238-241.
- Coley, P.D., 1987. Patrones en las defensas de las plantas: Por que los herbivoros prefieren ciertas plantas? Rev. Biol. Trop., 35 (supl.1): 151-164.
- Crawley, M.J., 1983. Herbivory. Dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scientific Publications, London.
- Cronquist, A., 1981. Introducción a la botánica. Ed. CECSA. México, D.F. 848 pp.
- Chapman, R.F. & W.M. Blaney, 1979. How animals perceive secondary compounds. In: Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). Herbivory: their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, New York. pp. 539-562.
- Dale, J.E. & F.L. Milthorpe, 1981. The growth and functioning of leaves. Proceedings of a Symposium Held Prior to the Thirteenth International Botanical Congress at University of Sydney. Cambridge University Press, New York. 540p.
- De la Cruz, M, y R. Dirzo. 1986. A survey of standing leveles or herbivory on seedlings from mexican rain forest. Biotropica, 19(2):98-106.
- Denslow, J.S., 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. Biotrópica, 12 (suppl.): 47-55.
- Dirzo, R., 1980. Experimental studies on slug-plant interactions. 1. The aceptability of thirty plant species

- to slug Agriolimax caruanae. J.Ecol. 68: 981-998.
- Dirzo, R. & J.L. Harper, 1980. Experimental studies on slug-plant interactions. II. The effect of grazing by slugs on high density monocultures of Capsella bursa-pastoris & Poa annua. J.Ecol. 68: 999-1011.
- Dirzo, R. y J.L. Harper, 1982a. Experimental studies on slug-plant interactions. III. Differences in the acceptability of individual plants of Trifolium repens to slugs and snails. J.Ecol. 70: 101-117.
- Dirzo, R. & J.L. Harper, 1982b. Experimental studies on slug-plant interactions. IV. The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of Trifolium repens in the field. J.Ecol. 70: 119-138.
- Dirzo, R., A. Fernández, G. Gómez y V. González. 1982. Un aparato sencillo para medir la dureza del follaje en estudios de herbivoría. Bol. Soc. Bot. Mex., 43: 81-88.
- Dirzo, R., 1984a. Herbivory: a phytocentric overview. In: Dirzo R. y J. Sarukhán (Eds.). Perspectives on Plant Population Ecology. Sinauer, Sunderland, Mass. pp. 141-165.
- Dirzo, R., 1984b. Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. In: Medina, E., H.A. Mooney & C. Vázquez-Yañes (Eds.). The physiological ecology of plants of the wet tropics. Dr. W. Junk Publ, The Hague. pp. 207-224.
- Dirzo, R., 1985a. The role of the grazing animal. In: White, J. (Ed.). Studies on plant demography: a festschrift for John L. Harper. Academic Press. London. pp. 343-355.
- Dirzo, R., 1985b. Metabolitos secundarios. Atributos panglossianos o de valor adaptativo? Ciencia, 36: 137-145.
- Dirzo, R., 1986. Insectos y plantas: protagonistas de una historia de la vida. Ciencia, SEP. 78 pp.
- Dirzo, R., 1987a. Los Tuxtlas Tropical Research Station. Inst. Biol. U.N.A.M.
- Dirzo, R., 1987b. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. Rev. Biol. Trop., 35 (Supl): 119-131.
- Dominguez, X.A., 1979. Métodos de investigación fitoquímica. LIMUSA, México. 281 pp.
- Edwards, P.J. & S.D. Wratten, 1980. Ecology of insect plant interactions. Studies in Biology. No.121. Edward Arnold, Great Britain. 60pp.
- Ehleringer, J., 1982. The influence of water stress and

- temperature on leaf pubescence development in Encelia farinosa. Amer.J.Bot., 69: 670-675.
- Ehrlich, P.R. & P.H. Raven, 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution. 18: 586-608.
- Esau, K., 1960. Anatomy of seed plant. John Wiley and Sons Inc. New York. 376 pp.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, M. Martínez-Ramos, 1985. La estación de biología tropical Los Tuxtlas: Un recurso para el estudio y conservación de las selvas tropicales. En: Gómez-Pompa A. y S. del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico. Vol.II. I.N.I.R.E.B., Xalapa, Ver. Mex. Ed. Alahambra Mexicana, S.A.
- Farnsworth, N.R., 1966. Biological and phytochemical screening of plants. J.Pharm.Sci. 5(3): 225-276.
- Feeny, P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannines and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. Ecology. 51(4): 565-581.
- Feeny, P., 1975. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In: Gilbert-Raven (Eds.). Coevolution of animals and plants. Univ. of Texas Press, Austin. pp. 1-19.
- Feeny, P.P., 1976. Plant apparency and chemical defense. Recent Adv. Phytochem. 10: 1-40.
- Font-Quer, P., 1977. Diccionario de Botánica. Ed. Labor. México.
- Foulds, W. & J.P. Grime, 1972. The responses of cyanogenic and acyanogenic phenotypes of Trifolium repens to soil moisture supply. Heredity, 28: 181-187.
- Futuyma, D.J., 1976. Food plant specialization and environmental predictability in Lepidoptera. Amer.Nat. 110: 285-292.
- Futuyma, D.J., 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. In: Futuyma, D.J. & H.S. Slatkin (Eds.). Coevolution. Sinauer Associates Inc. U.S.A. pp.207-231.
- García, E., 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Inst. de Geografía, U.N.A.M.
- Gartlan, J.S., D.B. McKey, P.G. Waterman, C.N. Mbi & T.T. Struhsaker. 1980. A comparative study of the phytochemistry of two African rain forests. Biochemical Systematics and Ecology, 1980: 401-422.
- Gilbert, L., 1971. Butterfly-plant coevolution: Has Passiflora adenopoda won the selectional race with Heliconine butterflies? Science. 172: 585-586.

- Gómez - Pompa, A. y C. Vázquez Yanes, 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol.II. I.N.I.R.E.B., Xalapa, Ver. México. Ed. Alhambra Mexicana, S.A. pp. 1-27.
- Grime, G.P. & G. M. Blythe, 1969. Relationships between snails and vegetation at Winnats Pass. J. Ecol., 57: 45-66.
- Hall, Ch., A.S. and J. W. Day, Jr., 1977. Systems and models: Terms and basic principles. In: Hall Ch., A.S. And J. W. Day Jr. (eds.). Ecosystem modelling in theory and practice: An introduction with case histories. J. Wiley and Sons, N.Y. pp. 5-36.
- Harborne, J.B., 1973. Phytochemical methods, a guide to modern techniques of plant analysis. Chapman & Hall, London.
- Harborne, J.B., 1977. Introduction to Ecological Biochemistry. Academic Press, London.
- Harborne, J.B., 1979. Flavonoid pigments. In: Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). Herbivory: their interaction with secondary plant. Academic Press, New York. pp. 539-562.
- Harper, J.L., 1977. Population biology of plants. Academic Press. London, New York, San Francisco.
- Hartshorn, G.S., 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In: Tomlinson, B. & M.H. Zimmermann (eds). Tropical trees as living systems. Proc. 4th Cabot. Symp. (1976) Cambridge Univ. Press. Cambridge, Mass. pp 617-638.
- Hartshorn, G.S., 1980. Neotropical Forest Dynamics. Biotropica. 12 (Suppl.): 23-30.
- Hegnauer, R. 1964. Chemotaxonomie der pflanzen: Basel and stuttgartt. Birkhauser Verlag. Alemania.
- Hegnauer, R., 1966. Alkaloids. In: Swain, T. (ed.). Chemical plant taxonomy. Academic Press, New York. pp. 211-230.
- Hodkinson, I.D. & M.K. Huges, 1982. Insect-herbivory. Outline studies in ecology. Chapman and Hall, New York.
- Holloway, J.K. y C.B. Huffaker, 1951. The role of Chrysolina gemellata in the biological control of Klamath Weed. Journal of Economic Entomology, 44 (2): 244-247.
- Holloway, J.K., 1973. Weed Control by Insect. In: Wilson, O.P.(Ed.). Ecology, evolution and population biology. Sci.Am. pp.139-145.

- Ibarra-Manríquez, G., 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver. México. Tesis Profesional (Biología), Fac. de Ciencias, U.N.A.M., México. 264 p.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca C. 1987. Listados florísticos de México VII. Estación de biología tropical Los Tuxtlas, Veracruz, U.N.A.M. Instituto de Biología. 51 pp.
- Infante, G.S., 1980. Métodos estadísticos no paramétricos. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 213 p.
- Janzen, D.H., 1973. Community structure of secondary compounds in plants. Pure Appl. Chem. 34: 529-538.
- Janzen, D.H., 1974. Tropical blackwaters rivers, animals and fruiting by Dipterocarpaceae. Biotropica. 6: 69-103.
- Janzen, D.H., 1979. New horizons in the biology of plant defenses. In: Rosenthal, G.A. y D.H. Janzen (Eds.). Herbivorous, their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press. New York. pp.331-348.
- Jermy, T., E.A. Bernays & A. Szentesi, 1982. The effect of repeated exposure to feeding deterrents on their acceptability to phytophagous insects. Proc. 5th. Symp. Insect-Plant Relationships. Wageningen. U.S.A.
- Jones, M.G., 1933. Grassland management and its influence on the sward. Empire Journal of Experimental Agriculture. 1: 43-367.
- Lawrence, G.H.M. 1951. Taxonomy of vascular plants. McMillan. New York.
- Levin, D.A., 1973. The role of trichomes in plant defense. Q. Rev. Biol. 48(1): 3-15.
- Levin, D.A., 1977. Comments on the geographic distribution of alkaloids in angiosperms. Am. Nat. 1126-1134.
- Levin, D.A. & B.M. York, 1978. The toxicity of plant alkaloids: an ecogeographic perspective. Biochem. Systematics Ecol., 6: 61-76
- Louda, S.M., 1982. Limitation of the recruitment of the shrub Haplopappus squarrosus (Asteraceae) by flower and seed feeding insects. J. Ecol., 70: 43-53.
- Lubchenco, J., 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore preference and algal competitive abilities. Am. Nat. 112: 23-39.
- Lubchenco, J., 1983. Littorina and Fucus : effects of herbivores, substratum heterogeneity and plant scapes during succession. Ecology, 6: 676-687.



- Mabry, T.J. & J.E. Gill, 1979. Sesquiterpene lactones and other terpenoids. In: Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds). Herbivores; their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, New York. pp. 502-533.
- Maiorana, V.C., 1977. What kinds of plants do herbivores really prefer? Am. Nat. 631-633.
- Márquez, M.C. y J.Ramos, 1968. Estudio de poblaciones de ortópteros (Tettigoniidae) de la región de los Tuxtlas, Ver. An. Inst. Biol. Ser. Zool. (1): 113-122.
- Marquis, R.J., 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. Science, 226: 537-539.
- Marquis, R.J., 1987. Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en Piper arieianum (Piperaceae). Rev. Biol. Trop., 35 (supl.1): 133-149.
- Martínez-Ramos, M., 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (Eds.). Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vo.II, Ed. Alhambra Mexicana, S.A. I.N.I.R.E.B., Xalapa, Ver., Méx.
- McArthur, R.H. & E.O. Wilson, 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. Princeton, N.J.
- McBrien, H., Harmsen, R. & Crowder, A. 1983. A case of insect grazing affecting plant sucession. Ecology. 64(5): 1035-1039.
- Mc Clure, M.S., 1980. Foliar nitrogen: a basis for host suitable for elongate hemlock scale Florinia externa (Homoptera: Diaspididae). Ecology, 61: 72-79.
- McKey, d., 1974. Adaptative patterns in alkaloid physiology. Am. Nat. 108: 305-320.
- McKey, D., 1979. The distribution of secondary compounds within plants. In: Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (Eds.). Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press. New York, London, Toronto, Sydney, San Francisco. pp 59-122.
- Meinzer, F. & G.Goldstein., 1985. Some consequences of leaf pubescence in the andean giant rosette plant Espeletia timotensis. Ecology. 66: 512-520.
- Menn, J.J. & M. Beroza (Eds), 1972. Insect Juvenile Hormones: Chemistry and Action. Academic Press, New York. 335 p.
- Metzler, E.D., 1981. Bioquímica: las reacciones químicas en las

- celulas vivas. Ediciones Omega, S.A., Barcelona. 1156 pp.
- Miranda, A. y R. Dirzo, 1987. Estudio comparativo de la mastofauna de dos selvas húmedas de México en diferentes estados de conservación. En: Resúmenes del Simposio Internacional sobre Mastozoología Latinoamericana. Cancún, Q.Roo. México.
- Miranda, F. y Hernández, X.E., 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol.Soc.Bot.Mex. 28: 29-179.
- Morón R., M.A., 1979. Fauna de coleópteros lamelicornios de la Estación de Biología Tropical, "Los Tuxtlas" Veracruz, U.N.A.M., México. An. Inst. Biól. Univ. Nal. Autón. México, 50 (1): 375-454.
- Ng, F.S.P., 1978. Strategies of establishment in Malagan forest. In: Tomlinson, P.B. & Zimermann, M.H. (Eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 129-162.
- Núñez-Farfán, J. y R. Dirzo, 1985. Herbivoría y sucesión en una selva alta perennifolia. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol.II. I.N.I.R.E.B., Xalapa, Ver., México. pp. 313-332.
- Orians, G.H., 1983. The influence of tree falls in tropical forest on tree species richness. Tropical Ecology, 23: 255-279.
- Otte, D., 1975. Plant preference and plant succession: a consideration of evolution of plant preference in *Schistocerca*. Oecologia (Berlin), 18: 129-144.
- Parker, M.A. & R.B. Root, 1981. Insect herbivores limit habitat distribution of a native composite *Machaeranthera canescens*. Ecology. 62: 1390-1392.
- Rathcke, B., 1985. Slugs as generalist herbivores: test of three hypotheses on plant choices. Ecology, 66 (3): 828-836.
- Raupp, M.J. y R.F. Denno. 1983. Leaf age as a predictor of herbivore distribution and abundance. In: Denno, R.F. & M.S. McClure (eds.). Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press. New York. pp. 91-119.
- Rausher, M.D. & P. Feeny, 1980. Herbivory, plant density and plant reproductive success: the effect of *Battus philenor* on *Aristolochia reticulata*. Ecology, 61 (4): 905-917.
- Reader, M. & T.R.E. Southwood, 1981. The relationship between palatability to invertebrates and the successional status of a plant. Oecologia (Berlin), 51: 271-275.

- Rhoades, D.F., 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: Rosenthal G.A. & D.H. Janzen (Eds.). Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press. New York, London, Toronto, Sydney, San Francisco. pp. 4-48.
- Rhoades, D.F. & R.G. Cates, 1976. Toward a general theory of plant antiherbivory chemistry. Rec.Adv.Phytochem. 10: 168-213.
- Rios Macbeth, F. 1952. Estudio geológico de la región de los Tuxtlas, Veracruz. Bol. Asoc. Mex. Geol. Petrol., 4 (9-10): 325-377.
- Robinson, T., 1979. The evolutionary ecology of alkaloids. In: Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (Eds.). Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, New York. pp.413-448.
- Rodriguez, E. & G.Reynolds, (sin fecha). Portable phytochemical ecology lab. Copias Xerox.
- Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen, 1979. Herbivores: their interaction with secondary metabolites. Academic Press, U.S.A. 717 pp.
- Rowell, C.H.F., M. Rowell-Rohier, H.E. Braker, G. Cooper-Driver & L.D. Gómez-P., 1983. The palatability of ferns and the ecology of two tropical forest grasshoppers. Biotropica, 15 (3): 207-216.
- Rowell-Rohier, M., 1984. The food preferences of Phratora vitellinae (Coleoptera: Chrysomelidae). Oecologia (Berlin), 64: 369-374.
- Scheiderman, H.A., 1972. Insect hormones and insect control. In: Menn, J.J. & N. Beroza (eds.). Insect juvenile hormones: chemistry and action. Academic Press, New York. pp. 3-27.
- Schoonhoven, L. M., 1977. Insect chemosensory responses to plant and animal host. in: Shorey, H. H. and J. J. McKelvey, Jr. (eds.): Chemical control of insect behavior, theory and application. J. Wiley and Sons. N.Y. pp. 7-14.
- Scriber, M.J., 1977. Limiting effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of Hyalophora cecropia (Lepidoptera: Saturniidae). Oecologia, 28: 269-287.
- Scriber, J.M. & P. Feeny, 1979. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants. Ecology, 60 (4): 829-850.
- Scriber J.M. & F. Slansky, Jr., 1981. The nutritional ecology of

- immature insects. Annu. Rev. Entomol. 26: 183-211.
- Shukla, B. y R.P. Ramakrishnan. 1984. Leaf dynamics of trees related to successional status. New. Phito. 97: 697-706.
- Sláma, K., 1979. Insect hormones and antihormones in plants. In: Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen, (eds.). Herbivory: their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, New York. pp. 683-706.
- Slansky, F. & P. Feeny, 1977. Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivated food plants. Ecol. Monogr., 47: 209-228.
- Southwood, T.R.E., 1972. The insect and the plant relationship: an evolutionary perspective. En: Van Emden, H.F. (ed.). Insect-plant relationship. Blackwell Sci. Pub., Oxford. pp. 3-30.
- Swain, T., 1977. Secondary compounds as protective agents. Ann. Rev. Plant Physiol. 28: 479-501.
- Swain, T., 1979. Tannins and Lignins. In: Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (Eds.). Herbivory: their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press. New York, London, Toronto. Sydney, San Francisco. pp. 657-681.
- Uhl, C., K. Clark, N. Dezzio y P. Maquirino. 1988. Vegetation dynamics in amazonian trefall gaps. Ecology. 69(3):751-763.
- Uvarov, B., 1977. Food and feeding behaviour. In: Grass-hoppers and Locusts. Center for overseas post research. Great Britain. pp. 82-122.
- Vázquez-Yañes, C. y S. Guevara-Sada, 1985. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. I.N.I.R.E.B., Xalapa, Ver. Ed. Alhambra Mexicana, S.A. pp. 67-78.
- Veneklaas, E., 1985. Morphological variation in leaves of three ecologically different tree species from tropical rain forest. Doctoral Thesis. State University Utrecht. Holland. 97pp.
- Vogel, A.I., 1978. Textbook of practical organic chemistry (including qualitative organic analysis). Longman Inc. New York, 1368 p.
- Wada, K. & K. Munakata., 1967. An insecticidal alkaloid, cocculolidine from *Cocculus trilobus* D.C. Part. 1. The isolation and insecticidal activity of cocculolidine. Agric. Biol. Chem. 31: 336-339.

- Wall, M.E., M.M. Krider, C.F. Krewson, C.R. Eddy, J.J. Williams, D.S. Corell & H.S. Gentry, 1954. Survey of plants for steroidal saponin and other constituents. J. Am. Chem. Soc., 43(1): 1-7.
- Whelan, R., 1982. Response of slugs to unacceptable food items. J. Appl. Ecol., 19: 79-87.
- White, J., 1979. The plant as a metapopulation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 109-145.
- White, T.C.R., 1969. Ecology. 50: 905-909.
- Whitmore, T.C., 1975. Tropical rain forest of the far east. Oxford Clarendon Press. London. 282 pp.
- Whittaker, R.H. & P.P. Feeny, 1971. Allelochemicals: chemical interactions between species. Science. 171(3973): 757-769.
- Zagorin, H.B., 1983. Sobre la reducción de la adecuación de plántulas tropicales por herbivoría: una evaluación experimental. Tesis. Instituto de Investigaciones Biomédicas. U.N.A.M. México, D.F.
- Zar, J.H., 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, New Jersey.

## APENDICE 1

### TECNICAS UTILIZADAS EN LOS ANALISIS DE METABOLITOS SECUNDARIOS.

#### Heterósidos o Glicósidos en general.

En la determinación de estos compuestos se empleó el reactivo de Molisch. La rutina de laboratorio es la siguiente: Se disuelven 5 mg del extracto de prueba en 0.5 ml de agua destilada y 2 gotas de 2-naftanol al 10% en etanol o cloroformo. Posteriormente se agrega 1 ml de ácido sulfúrico concentrado dejándolo fluir por las paredes del tubo de ensayo, de manera que el ácido forme una capa delgada debajo de la solución acuosa, sin que se mezcle con ella. Se considera positiva la reacción cuando el anillo que se forma es de color violeta. Un anillo pardo indica la presencia de carbohidratos (Vogel, 1978).

#### Alcaloides.

Se utilizó la técnica propuesta por Munier y Macheboeuf (1969), empleando el reactivo de Dragendorff.

Se toma 1 ml del extracto metanólico incoloro y se acidifica con 3 gotas de ácido clorhídrico al 5%. A esta solución se agregan 3 gotas del reactivo de Dragendorff. Se considera positiva la reacción cuando se forma un precipitado color naranja o marrón. Reactivo de Dragendorff.—Se disuelven 8 g de  $\text{Bi}(\text{NO}_3)_3 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$  en 20 ml de  $\text{HNO}_3$  al 30% (densidad = 1.18) y 27.2 g de KI en 100 ml de agua destilada. Se mezclan las dos soluciones y se dejan reposar durante 24 horas. Se decanta la solución y se afora con agua destilada a 100 ml.

#### Saponinas.

Para la evaluación de saponinas se empleo la prueba de la espuma (Farnsworth, 1966). La rutina es la siguiente: El extracto se redisuelve en 5 ml de agua destilada, calentando en baño vapor con agitación constante durante 5 min. La prueba se considera positiva si se forma una capa de espuma, en forma de panal, persistente durante 30 min. La formación de pequeñas cantidades de espuma, estable solamente durante pocos minutos, es indicativa de la presencia de proteínas, ácidos vegetales, o muy bajas concentraciones de saponinas (Farnsworth, 1966).

#### Flavonoides.

Estos compuestos fueron evaluados de acuerdo a la técnica propuesta por Willstatter y Stein (citada por Wall, 1954): A una solución de extracto metanólico incoloro se le agregan 0.5 ml de ácido clorhídrico concentrado y dos trocitos de limadura de magnesio. La reacción se debe a la presencia de un anillo benzopironico y varía en intensidad, dependiendo de la concentración de los flavonoides presentes. La prueba se considera positiva con la aparición de coloraciones naranja, roja, azul rojizo o violeta (Dominguez, 1979). Farnsworth (1966) señala que las coloraciones

rojas son indicadores de la presencia de flavonas; el carmesí, de flavonoles; el magenta, de flavononas y, ocasionalmente, el verde y el azul pueden ser indicativos de la presencia de alguna aglicona o heterósido.

#### Terpenos y esteroides.

Se siguió la prueba propuesta por Domínguez (1979): Los extractos se redisuelven en 5 ml de cloroformo y se agregan 3 gotas del reactivo de Liebermann y Burchard. La prueba es positiva si en los primeros minutos se presenta una coloración azul o azul verdosa (la cual indica la presencia de compuestos esteroídales), o coloraciones rojas, rosas o púrpuras (que se deben a la presencia de compuestos triterpenoidales).

Reactivo de Liebermann y Burchard.- Se mezclan volúmenes iguales de anhídrido acético y cloroformo, enfriando la mezcla en baño de hielo molido, agregando tantas gotas de ácido sulfúrico concentrado como mililitros de cloroformo contenga la mezcla.

APENDICE 2

Lista de especies con los Indices de Aceptabilidad (I.A.) de cada replica para cada fase de desarrollo (F = Plantula; A = Adulto).

SPP	FAM	F/A	R E P E T I C I O N E S					
ABUTA	MENI	F	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
ABUTA	MENI	A	0.2000	0.0476	0.0152	0.0244	0.0000	0.0000
ACALY	EUPH	F	0.1452	0.0959	0.0000	0.0253	0.0065	0.0000
ACALY	EUPH	A	0.0000	0.0000	0.0000			
ALCOR	EUPH	F	0.3376	0.4515	0.2000	0.1216	0.4509	0.3333
ALCOR	EUPH	A	0.4299	0.0731	0.0913	0.1297	0.2262	0.1981
ALLOP	SAPI	F	0.0955	0.0317	0.0988	0.0114	0.0000	0.0000
ALLOP	SAPI	A	0.0353	0.0511	0.0000	0.0681	0.0571	0.1194
AMFEL	ULMA	F	0.1261	0.1817	0.1505	0.0057	0.0000	0.5137
AMFEL	ULMA	A	0.0723	0.3870	0.0114	0.0076	0.0000	0.0057
AMFHI	BIGN	F	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
AMFHI	BIGN	A	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
APHEL	ACAN	F	0.0000	0.0057	0.0057	0.0000	0.0000	0.0000
APHEL	ACAN	A	0.0000	0.0000	0.0000	0.1378		
ASPID	APOC	F	0.2857	0.2273	0.2968	0.1468	0.5372	0.0000
ASPID	APOC	A	0.1558	0.0114	0.0485	0.0000	0.0114	0.0406
ASTRO	PALM	F	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
ASTRO	PALM	A	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
BROSI	MORA	F	0.2453	0.3857	0.0000	0.1011	0.0057	0.2192
BROSI	MORA	A	0.0345	0.0000	0.2587	0.0902	0.0000	0.0235
CALAT	ICAC	F	0.0000	0.0057	0.0057	0.0000	0.0000	
CALAT	ICAC	A	0.0057	0.0000	0.0000	0.0000	0.0139	0.0000
CALOP	GUTI	F	0.1773	0.0000	0.0000	0.1517	0.2000	
CALOP	GUTI	A	0.0554	0.0000	0.0537	0.0000	0.0000	0.0000
CARIC	CARI	F	0.5628	0.2500	0.5000	0.5750	0.5000	0.5000
CARIC	CARI	A	0.5652	0.6295	0.5000	0.4542	0.5000	0.5000
CECRO	MORA	F	0.2599	0.5000	0.5000	0.5000	0.5000	
CECRO	MORA	A	0.2000	0.3363	0.3333	0.2528	0.0335	0.3359
CLARI	MORA	F	0.0000	0.0000	0.2697	0.0152	0.0114	0.2175
CLARI	MORA	A	0.3720	0.2204	0.2216	0.0244	0.1700	0.1843
CLUSI	CLUS	F	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
CLUSI	CLUS	A	0.2000	0.1660	0.4286	0.2622	0.0528	0.3659
CONNA	CONN	F	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
CONNA	CONN	A	0.2570	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
CORDI	BORA	F	0.2814	0.3359	0.1631	0.0000	0.2325	
CORDI	BORA	A	0.3890	0.0057	0.0000	0.1011	0.0000	0.1538
COSTU	ZING	F	0.3508	0.2742	0.3568	0.0000	0.4409	0.0972
COSTU	ZING	A	0.0057	0.2381	0.1461	0.3758	0.0723	
COUEP	CHRY	F	0.1660	0.2347	0.0000	0.3504	0.6078	0.6901
COUEP	CHRY	A	0.1303	0.2334	0.1325	0.0000	0.1384	
CURAN	SAPI	F	0.3094	0.3140	0.1667	0.0057	0.0494	0.1572
CURAN	SAPI	A	0.2882	0.0905	0.2748	0.0000	0.2000	0.1055



Apendice 2. Continuacion.

SPP	FAM	P/A	REPETICIONES					
CYMBO	ANNO	F	0.1873	0.0345	0.0065	0.1916	0.0000	0.1217
CYMBO	ANNO	A	0.0057	0.0528	0.0000	0.0057	0.0057	0.0000
CYNOM	LEGU	P	0.0156	0.0000	0.0000			
CYNOM	LEGU	A	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
DIOSP	EBEN	F	0.0057	0.0057	0.0631	0.0280	0.0000	
DIOSP	EBEN	A	0.0216	0.0000	0.0000	0.0000	0.0057	0.0000
DIPHO	SAPI	P	0.3924	0.1194	0.1348	0.0000	0.0520	
DIPHO	SAPI	A	0.2398	0.0057	0.0057	0.0216	0.1156	
DUSSI	LEGU	P	0.0000	0.0064	0.0076	0.0000	0.0000	0.0057
DUSSI	LEGU	A	0.0000	0.0000	0.1667	0.0813	0.0000	0.3025
EUGEN	MYRT	P	0.0000	0.2000	0.0317	0.0000	0.1766	
EUGEN	MYRT	A	0.0962	0.0226	0.0706	0.0000	0.1042	0.1282
FARAM	RUBI	P	0.0698	0.0123	0.0485	0.0000	0.0000	
FARAM	RUBI	A	0.0000	0.0114	0.0000	0.0057	0.0000	0.0000
GUARC	MELI	P	0.2502	0.0114	0.0000	0.0000	0.0000	
GUARC	MELI	A	0.0000	0.0000	0.0000	0.1579	0.0000	0.0000
HELIO	TILI	F	0.3897	0.2944	0.3753	0.0488	0.4164	
HELIO	TILI	A	0.1171	0.3588	0.0163	0.1333	0.2661	0.0000
HILIA	RUBI	P	0.0076	0.0076	0.0057	0.0000	0.0057	0.0494
HILIA	RUBI	A	0.0821	0.0496	0.3048	0.0000	0.0170	0.0476
INGAS	LEGU	F	0.0528	0.0057	0.0516	0.0060	0.2130	0.0980
INGAS	LEGU	A	0.1134	0.0000	0.0828	0.0000	0.0262	
LICAR	LAUR	P	0.0000	0.3367	0.0000	0.0000	0.0000	0.3720
LICAR	LAUR	A	0.2624	0.0000	0.0280	0.0000	0.0000	0.0901
LDNCH	LEGU	F	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
LDNCH	LEGU	A	0.1741	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
MACHA	LEGU	P	0.2661	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
MACHA	LEGU	A	0.3081	0.5000	0.4526	0.5000	0.5000	0.1009
MYRID	URTI	P	0.2103	0.0000	0.0000	0.0000	0.0689	0.2025 0.3556
MYRID	URTI	A	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
NECTA	LAUR	F	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000		
NECTA	LAUR	A	0.0065	0.1868	0.2576	0.1194	0.2992	0.2364
OCHRO	BOMB	P	0.1988	0.4675	0.4979	0.3039	0.1761	0.4647 0.5000
OCHRO	BOMB	A	0.4098	0.4734	0.4154	0.6118	0.2443	0.3171 0.4658
OMPHA	EUPH	P	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
OMPHA	EUPH	A	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
OREOP	ARAL	F	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
OREOP	ARAL	A	0.0455	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0057
ORTH1	VIOL	F	0.4207	0.2037	0.1183	0.0000	0.0000	
ORTH1	VIOL	A	0.1391	0.0000	0.1126	0.0000	0.0057	0.0000
PAULL	SAPI	F	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0607	0.2000
PAULL	SAPI	A	0.2330	0.0344	0.0909	0.0000	0.1369	0.6560
POULS	MORA	F	0.0057	0.1468	0.0000	0.0000	0.1326	0.0000
POULS	MORA	A	0.2180	0.0000	0.2000	0.3189	0.0000	0.0000
POUTE	SAPD	F	0.3430	0.1900	0.1341	0.0000	0.2634	0.0000
POUTE	SAPD	A	0.2518	0.0861	0.0571	0.1126	0.2000	0.0000

Apéndice 2. Continuación.

SPP	FAM	F/A	R E P E T I C I O N E S					
PSEUD	MORA	F	0.0000	0.0000	0.0000	0.0821	0.1538	0.0000
PSEUD	MORA	A	0.2403	0.2000	0.0000	0.2000	0.2097	0.0000
PSYCH	RUBI	F	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0114
PSYCH	RUBI	A	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000		
PTERO	LEBU	F	0.0070	0.0000	0.0114	0.0000		
PTERO	LEBU	A	0.4959	0.5014	0.8374	0.7003	0.4648	
QUARA	BOMB	F	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0452
QUARA	BOMB	A	0.0000	0.0000	0.0000	0.1189	0.0057	0.0274
RHEED	GUTI	F	0.0308	0.0000	0.1156	0.1201	0.2963	0.3596
RHEED	GUTI	A	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0114
ROBIN	MALV	F	0.0057	0.0057	0.1027	0.0114	0.0057	0.0114
ROBIN	MALV	A	0.0000	0.0076	0.2210	0.0000	0.0057	0.1817
SALAC	HIPP	F	0.0000	0.1818	0.1686	0.2013		
SALAC	HIPP	A	0.0000	0.0000	0.0996	0.0254	0.0851	
SAURA	SAUR	F	0.1312	0.1290	0.1319	0.3388	0.3915	0.1510
SAURA	SAUR	A	0.3627	0.2000	0.3229	0.1503	0.4397	0.3666
SIPAR	MONI	F	0.0000	0.3584	0.4286	0.5000	0.0000	0.2055
SIPAR	MONI	A	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
SPOND	ANAC	F	0.2176	0.5000	0.5000	0.1081	0.2014	0.0000
SPOND	ANAC	A	0.0057	0.1341	0.1927	0.1058	0.0805	0.0000
STEMM	APOC	F	0.0057	0.0142	0.3790	0.0000	0.0000	0.0057
STEMM	APOC	A	0.3784	0.0563	0.1139	0.4047	0.0170	0.1850
STRIC	LOGA	F	0.0000	0.0057	0.0000			
STRIC	LOGA	A	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
SYNGO	ARAC	F	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
SYNGO	ARAC	A	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0123
TAPIR	ANAC	F	0.2000	0.0510	0.0796	0.0000	0.1405	
TAPIR	ANAC	A	0.2291	0.1538	0.0244	0.0000	0.0000	0.3445
TREMA	ULMA	F	0.2186	0.3426	0.4088	0.3765	0.0853	
TREMA	ULMA	A	0.1753	0.0000	0.1908	0.0207	0.1779	0.4712
TRICH	MELI	F	0.0000	0.2382	0.4550	0.1857	0.0074	0.3550
TRICH	MELI	A	0.0057	0.0057	0.0000	0.0000	0.0000	
TRICO	TILI	F	0.2534	0.1606	0.1316	0.2313	0.0000	0.0000
TRICO	TILI	A	0.2891	0.1461	0.2414	0.0639	0.0000	0.0000
TROPH	MORA	F	0.0441	0.0764	0.1798	0.0000	0.0000	0.1590
TROPH	MORA	A	0.0170	0.0000	0.1081	0.1660	0.0170	0.0000
URERA	URTI	F	0.0000	0.0459	0.0000	0.0000	0.0057	0.0114
URERA	URTI	A	0.2000	0.1767	0.2455	0.1680	0.2109	0.0076

APENDICE 3. CARACTERISTICAS FISICAS DE LA LAMINA FOLIAR

ESPECIE	PUBESCENCIA				
	HAZ	ENVES	MARGEN	TEXTURA	DUREZA
<i>Abuta panamensis</i>	pelos escasos, pilosos y uniformes	pelos sericeos, abundantes en nervadura central y venas secundarias	entero y glabro	lisa	no fragil
<i>Acalypha skutchii</i>	pelos escabrosos en toda la lamina, en la nervadura central de mayor tamaño y glandulas abundantes	pelos mas pequenos y abundantes que en el haz, en la nervadura central escabrosos y pequenos	serrado con pelos escabrosos, abundantes y homogeneos	suave	fragil
<i>Alchornea latifolia</i>	pelos pilosos sobre toda la superficie	glabro, con pequenas glandulas rojas en la base	velutinoso	suave	fragil
<i>Allophylus campoetachys</i>	glabro	nervaduras con escasos pelos puberulosos	con escasos pelos puberulosos	suave	intermedia
<i>Aspelocera hottlei</i>	glabro	glabro	entero y glabro	suave y lisa	intermedia
<i>Ampiterna tuxtensis</i>	glabro	glabro	entero y glabro	suave y lisa	intermedia
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	escasos pelos sericeos sobre nervadura central y en las areolas orientados hacia el apice	escabrosos, mas pequenos que en el haz, abundantes sobre todo en las nervaduras principales, escasos en lagunas	entero, con pelos escabroso, mas abundantes en el apice	aspera	fragil
<i>Aspidosperma aegalicarpon</i>	glabro	glabro	entero y glabro	suave	intermedia
<i>Astrocarum mexicanum</i>	glabro	con escasas espinas sobre nervadura central	entero con pequenas espinas	cerosa	no fragil

ESPECIE	PUBESCENCIA				
	HAZ	ENVES	MARGEN	TEXTURA	DUREZA
<i>Brosimum alicastrum</i>	glabro	nervadura central y venas laterales con escasos pelos puberulosos, mas densos sobre la base	dentado en el apice y glabro	suave y lisa	no fragil
<i>Calatola laevigata</i>	glabro	pocos pelos puberulosos en nervadura central	serrado	firme y lisa	intermedia
<i>Calophyllum brasiliense</i>	glabro	glabro	entero y glabro	firme y lisa	intermedia
<i>Carica papaya</i>	glabro	glabro	entero y glabro	suave y lisa	fragil
<i>Cecropia obtusifolia</i>	pelos estrigosos largos y cortos con distribucion mas o menos uniforme	nervadura central con pelos estrigosos, lamina con pelos sericeos o lanudos	palmeado con los estrigosos	suave	fragil
<i>Clarisia biflora</i>	glabro	glabro	entero		intermedia
<i>Clusia sp.</i>	glabro	glabro	entero y glabro	suave, lisa y carnosa	no fragil
<i>Conarus shultesii</i>	glabro	con escasos pelos vilosos sobre nervadura central y secundarias, mas abundantes cerca a la base	entero y glabro		no fragil
<i>Cordia megalantha</i>	glabro	con escasos pelos sericeos sobre las nervaduras, ausentes sobre la lamina	entero con escasos pelos sericeos	firme y suave	no fragil
<i>Costus sp.</i>	escasos pelos puberulosos sobre las nervaduras principales	glabro y con glandulas	entero y glabro	suave	intermedia

ESPECIE	PUBESCENCIA				
	HAZ	ENVES	MARGEN	TEXTURA	DUREZA
<i>Couepia polyandra</i>	con pelos sericeos, mas abundantes sobre la nervadura central	lamina cubierta con abundantes pelos lanudos	entero, con pelos lanudos	suave	no fragil
<i>Cupania dentata</i>	con pelos sobre nervadura central y escasos sobre la lamina	con pelos sobre nervaduras y ausentes sobre la lamina	serrado con el mismo tipo de pelos dispuestos uniformemente	aspera	no fragil
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	glabro	glabro	entero y glabro	suave	no fragil
<i>Cynometra retusa</i>	glabro	glabro	entero y glabro	lisa	intermedia
<i>Diospyros digyna</i>	glabro	glabro	entero y glabro	crasa y muy lisa	intermedia
<i>Dipholis minutiflora</i>	glabro	glabro	entero y glabro	suave y lisa	intermedia
<i>Dussia mexicana</i>	pelos estrigosos sobre nervaduras	pelos estrigosos sobre nervaduras, mas abundantes que en el haz	entero, con pelos estrigosos	suave y lisa	fragil
<i>Eugenia</i> sp.	glabro, con glandulas translucidas	pelos sericeos sobre la lamina, mas abundantes y largos en la base y sobre nervadura central	entero	suave y lisa	intermedia
<i>Faramea occidentalis</i>	glabro	glabro	entero y glabro	lisa y firme	no fragil
<i>Guarea grandifolia</i>					intermedia
<i>Halocarpus appendiculatus</i>	pelos escabrosos	con pelos escabrosos uniformemente distribuidos	serrado, con pequenos pelos escabrosos	aspera	fragil

ESPECIE	PUBESCENCIA				
	HAZ	ENVES	MARGEN	TEXTURA	DUREZA
<i>Hillia tetrandra</i>	glabro	glabro	entero y glabro	suave, lisa	no fragil
<i>Inga sapindoides</i>	pubescente	pubescente	entero y pubescente	suave	no fragil
<i>Licaria sp.</i>	glabro	glabro	entero	suave y firme	no fragil
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	pelos pilosos sobre nervaduras principales	pelos pilosos, mas abundantes que en el haz	entero con escasos pelos pilosos	suave	fragil
<i>Machaerium floribundum</i>	glabro	con abundantes pelos puberulosos uniformemente distribuidos en toda la lamina	entero	suave y lisa	intermedia
<i>Myriocarpa longipes</i>	con pelos uniformemente distribuidos	Igual que en el haz, con pelos mas largos sobre las nervaduras	serrado	suave	fragil
<i>Nectandra ambigens</i>	glabro, con glandulas muy abundantes	glabro	entero y glabro	lisa, suave	no fragil
<i>Ochroma pyramidale</i>	glabro	glabro	entero y glabro	liso, firme y suave	fragil
<i>Omphalea oleifera</i>	escasos pelos velutinosa, mas abundantes cerca de la base	igual que en el haz	entero, con pelos velutinosa espaciados	suave y fragil	fragil
<i>Oreopanax aff. obtusifolius</i>	glabro	glabro	entero y glabro	suave y lisa	no fragil
<i>Orthion oblancheolatum</i>	glabro	glabro	serrado y glabro	suave y lisa	intermedia

ESPECIE	PUBESCENCIA				
	HAZ	ENVES	MARGEN	TEXTURA	DUREZA
<i>Paullinia clavigera</i>	escasos pelos velutinosos en nervadura central y en la base de las venas secundarias	igual que en el haz, pero mas abundantes	dentado, con escasos pelos velutinosos	suave y firme	fragil
<i>Poulsenia armata</i>	glabro	glabro, con espinas sobre nervadura central	ondulado	aspera	no fragil
<i>Pouteria campechiana</i>	glabro	escasos pelos pilosos largos sobre la nervadura central	entero y glabro	liso y suave	intermedia
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	escasos pelos sericeos sobre las nervaduras	igual que en el haz	ondulado y glabro	firme, lisa y seca	no fragil
<i>Psychotria Faxlicens</i>	glabro	glabro	entero y glabro	suave y lisa	no fragil
<i>Pterocarpus rohrii</i>	pelos puberulosos en las nervaduras y glandulas presentes	igual que el haz	entero y glabro	suave y lisa	fragil
<i>Guararibeia funebris</i>	escasos pelos estrellados sobre nervaduras principales, pelos puberulosos sobre la lamina	pelos estrellados y pilosos sobre las nervaduras, puberulosos sobre la lamina	entero y glabro	lisa y firme	no fragil
<i>Rhedia edulis</i>	glabro	glabro	entero y glabro	suave y lisa	no fragil
<i>Robinsonella mirandae</i>	glabro	pequenos pelos puberulosos. Sobre nervaduras y lamina, escasos pelos estrellados	entero, con pelos escabrosos y algunos estrellados	suave y lisa	fragil

ESPECIE	HAZ	PUBESCENCIA	ENVES	MARGEN	TEXTURA	DUREZA
Salacia megistophylla	glabro		glabro	entero y glabro	firme y lisa	no fragil
Saurauia vasicae	pubescente		pubescente	serrado	aspera	no fragil
Siparuna andina	pelos pilosos sobre la lamina que se des- prenden al tacto		igual que en el haz, pero tambien presentes sobre las nervaduras	con pelos pilosos mas abundantes que en el haz	suave	fragil
Spondias radikoferi	glabro		glabro	serrado y glabro	suave y lisa	fragil
Stemmadenia donnell-smithii	glabro, con gran can- tidad de pequenas glan- dulas		glabro	entero y glabro	suave y fragil	fragil
Strichnos tabascanus	sobre nervadura prin- cipal y laterales, pe- quenos pelos sericeos orientados hacia el apice		igual que el haz	entero, con pelos sericeos	lisa y suave	no fragil
Syngonium sp.	glabro		glabro	entero y glabro	suave, lisa y suculenta	fragil
Tapinura mexicana	glabro		escasos pelos pilosos sobre nervaduras	entero y glabro	suave y lisa	fragil
Trema micrantha	pequenos pelos escabro- sos distribuidos homo- geneamente sobre la la- mina		con pelos escabrosos sobre nervaduras	dentado con algu- nos pelos esca- brosos	ligeramente as- pera	fragil



ESPECIE	PUBESCENCIA				
	HAZ	ENVES	MARGEN	TEXTURA	DUREZA
Trichilia moschata	con pelos velutinosos sobre las nervaduras principales, ausentes en el resto de la la- mina	igual que en el haz, pero mas abundantes	entero con abun- dantes pelos ve- lutinosos	suave y lisa	intermedia
Trichospermum mexicanum	pelos pilosos en to- da la lamina	igual que en el haz pero menos abundantes	serrado, con pelos pilosos largos	suave	fragil
Trophis mexicana	glabro	nervaduras principales con escasos y pequenos pelos puberulosos, mas abundantes cerca a la base	serrado o ondulado y glabro	firme y lisa	no fragil
Urera caracasana	pelos escabrosos en nervadura central y lamina	nervaduras principales con pelos sericeos	serrado con pelos escabrosos unifor- memente espaciados	rugosa	fragil

Descripcion de pubescencia siguiendo las claves de Lawrence (1951).

APENDICE 4. PORCENTAJES DE CONTENIDO DE AGUA EN EL FOLLAJE DE LAS PLANTULAS

SPP	FAM	REPETICIONES										MEDIA	E.E.
ABUTA	MENT	69.54	61.59	63.93	63.22	62.05	68.41	61.84	62.23	67.41	64.75	64.50	2.79
ACALY	EUPH	84.94	82.54	83.05	81.22	83.70	85.25	82.56	83.41	84.41	83.39	83.45	1.15
ALCHO	EUPH	79.05	73.40	80.22	76.07	76.85	81.16	76.43	81.83	73.04	73.48	77.15	3.12
ALLOP	SAPI	74.26	74.73	74.52	75.05	79.72	73.30	73.14	74.55	83.50	79.53	76.23	3.28
AMPEL	ULMA	67.32	73.33	67.26	65.98	69.04	67.79	71.77	66.05	73.87	69.49	69.19	2.74
AMPHI	BIGN	75.84	75.61	71.62	76.52	78.64	78.93	74.11	79.12	75.05	76.92	76.24	2.23
APHEL	ACAN	86.79	90.16	89.42	87.57	89.77	86.21	87.65	86.81	87.07	87.33	87.88	1.32
ASPID	APOC	74.27	75.30	77.19	75.59	74.93	72.11	72.45	77.75			74.95	1.88
ASTRO	PALM	75.95	74.17	78.86	73.92	73.55	75.55	76.21	74.94	74.42	74.39	75.20	1.48
BROSI	MORA	78.26	73.94	67.30	76.06	66.86	74.47	72.04	76.59	73.67		73.24	3.71
CARIC	CARI	84.45	84.03	85.09	81.72	82.80	84.83	82.64	84.57	82.56	77.72	83.04	2.08
CECRO	MORA	80.44	88.05	86.43	87.09	85.97	86.84	85.84	86.99	88.17	86.78	86.26	2.07
CLARI	MORA	77.95	70.70	71.39	79.03	72.28	74.06	68.79	70.50			73.09	3.43
CONNA	CONN	65.00	65.97	66.85	66.60	68.32	67.73	66.83	65.64	67.33	73.60	67.39	2.27
CORDI	BORA	80.00	81.67	79.69	77.92	79.51	79.13	80.95	78.42	81.03	82.00	80.03	1.29
COSTU	ZING	90.22	90.50	90.71	91.72	92.10	92.71	92.25	91.10	89.95	91.05	91.23	0.88
COJEP	ROSA	76.45	75.07	81.49	82.13	82.85	81.92	75.97	82.11			79.75	3.08
CUPAN	SAPI	75.53	65.40	71.21	72.41	71.37	73.93	72.31	76.36	67.60	60.49	70.66	4.63
CYMBO	ANNO	76.86	79.24	78.80	80.45	77.40	77.50	78.79	78.79	73.77	78.99	78.06	1.74
CYNOM	LEGU	73.73	67.29	66.87	63.50	62.94	64.60	63.64	68.02	67.86	67.67	66.61	3.03
DIOSP	EBAN	70.91	70.98	67.49	68.08	71.50	68.38	70.84	71.81	71.88	71.86	70.37	1.62
DIPHO	SAPI	62.91	67.08	62.76	66.06	69.79	70.90	64.10	67.13	65.89	73.60	67.02	3.34
DUSSI	LEGU	76.87	78.38	79.80	76.79	77.24	78.78	75.00	76.44	75.61		77.21	1.45
EUGEN	MYRT	70.90	68.96	73.81	68.22	72.09	69.05	72.88	73.60	70.59	69.83	70.99	1.91
FARAM	RUBI	63.12	66.81	56.46	68.51	66.78	63.57	57.16	67.87	66.87	78.66	65.58	5.95
GUARC	MELI	78.91	75.88	81.32	79.66	81.37	82.36	74.48	77.15	68.42		77.73	4.13
HELIO	TILI	84.57	85.32	84.97	83.67	84.18	85.85	84.09	84.79	83.45	82.11	84.30	1.01
HILLI	RUBI	84.21	85.53	89.25	85.20	85.36	91.15	86.22	85.95	92.51		87.28	2.80
INGAS	LEGU	75.31	72.82	74.47	73.50	70.95	74.38	73.15	72.99	72.94	74.08	73.46	1.14
LICAR	LAUR	77.41	76.63	71.42	72.54	72.69	71.09	75.14	82.13	75.53	75.17	74.98	3.15
LONCH	LEGU	76.95	77.56	79.65	75.13	73.13	78.12	78.20				76.96	2.02
MACHA	LEGU	62.58	63.37	63.71	66.08	67.29	65.23	66.53	65.09	67.82	67.73	65.54	1.73
MYRIO	URTI	90.57	88.66	87.53	81.92	88.34	90.70	88.26	89.56	87.41	86.69	87.96	2.37
NECTA	LAUR	67.99	69.61	72.46	72.83	69.50	72.41	72.18	70.36	71.29	67.76	70.64	1.78
OCHRO	BOMB	83.86	81.88	81.82	86.62	80.48	80.67	79.08	81.45	79.10	80.00	81.50	2.18
OMPHA	EUPH	85.67	84.67	84.99	87.56	88.15	86.56	86.40	87.63	84.76	86.19	86.26	1.18
OREOP	ARAL	85.47	89.95	83.59	86.22	85.63						86.17	2.08
ORTHI	VIOL	76.67	78.79	80.00	80.00	81.06	64.21	79.35	81.57	88.12	81.88	79.17	5.73
PAULL	SAPI	66.75	65.54	63.77	66.64	53.35	67.72	67.08	65.66	66.84	64.29	64.76	3.98
POULS	MORA	75.06	77.64	73.62	73.45	76.88	75.25	79.25	76.50	78.28	78.59	76.45	1.94
POUTE	SAPD	69.37	71.83	72.43	70.10	73.47	74.14	70.40	70.40	73.80	72.23	71.82	1.60
PROTI	BURS	75.36	73.68	77.48	75.49	76.39	76.31	77.52	84.77	79.59	77.22	77.38	2.88
PSEUD	MORA	49.43	73.25	57.19	65.69	55.36	59.17	68.00	63.22	59.06	72.80	62.32	7.32
PSYCH	RUBI	90.04	88.16	88.95	89.65	89.86	87.00	89.43	89.01	82.09		88.24	2.35

APENDICE 4. Continuacion.

SPP	FAM	REPETICIONES										MEDIA	E.E.
PTERO	LEGU	80.71	85.42	88.02	90.26	87.16	84.42	86.30	88.48	90.00	78.91	85.97	3.56
QUARA	BOMB	71.22	74.61	74.89	77.14	75.15	71.79	73.70	78.18	70.39	82.57	74.96	3.46
RHEED	GUTT	69.57	66.21	68.33	69.74	66.99	66.76	67.21	69.59	64.97	67.16	67.65	1.52
ROBIN	MALV	80.10	85.01	84.74	86.69	86.09	85.94	85.54	83.25	85.07	82.78	84.52	1.87
SALAC	HIPP	70.32	73.35	69.01	67.35	69.42	68.64	68.91	69.40	65.83	66.05	68.83	2.06
SIPAR	MONI	77.32	91.14	76.43	88.87	78.01	89.58	88.81	90.39	89.35	89.90	85.98	5.76
SPOND	ANAC	81.42	86.50	84.78	84.48	82.68	84.20	87.61	84.53	83.80	81.22	84.12	1.91
STEMA	APDC	77.72	77.99	80.10	82.34	76.63	78.71	79.41	81.70	79.61	79.86	79.41	1.66
STRIC	LOGO	81.03	79.53	65.11	67.84	77.40	75.23	81.03	79.27	80.93		76.37	5.62
SYNGO	ARAC	88.59	90.94	89.42	90.87	90.15	91.73	88.68	88.67			89.88	1.14
TREMA	ULMA	86.73	86.73	83.45	86.46	85.42	87.60	86.62	84.77	86.67	86.78	86.12	1.16
TRICI	MELI	70.65	72.34	66.56	72.68	70.93	72.11	72.42	70.54	70.80	70.37	70.94	1.68
TRICO	TILI	78.65	71.09	73.06	69.47	72.18	74.31	74.26	75.63	81.76	80.12	75.05	3.80
TROPH	MORA	69.70	68.17	71.64	71.29	69.35	71.24	61.27	68.83	61.88	68.85	68.22	3.51
URERA	URTI	89.76	87.14	82.46	89.51	83.33	81.80	87.00	86.17	88.91	87.33	86.34	2.74

APENDICE 5. PLANTULAS SOMETIDAS A ANALISIS FITOQUIMICOS.  
FECHAS DE COLECTA, PESO SECO DEL MATERIAL COLECTADO Y  
PESO SECO DEL EXTRACTO CORRESPONDIENTE.

ESPECIES	FECHA DE COLECTA	PESO SECO (gramos)	EXTRACTO SECO (gr)
<i>Abuta panamensis</i>	Dic. 21, 1983	15.00	1.8122
<i>Acalypha skutchii</i>	Dic. 30, 1984	3.16	
<i>Alchornea latifolia</i>	Dic. 30, 1984	6.00	0.3448
<i>Allopylus campostachys</i>	Sep. 15, 1983	8.30	1.2227
<i>Ampelocera hottlei</i>	Abr. 15, 1984	10.00	2.1442
<i>Amphitecna tuxtliensis</i>	Abr. 18, 1984	10.00	1.6495
<i>Apelandra aurantiaca</i>	Dic. 30, 1984	4.00	0.6842
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	Abr. 16, 1984	6.00	1.0313
<i>Brosimum alicastrum</i>	Dic. 12, 1983	14.00	0.9341
<i>Calatola laevigata</i>	Ago. 23, 1984	5.50	2.1495
<i>Carica papaya</i>	Sep. 29, 1984	5.00	1.8271
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Dic. 12, 1983	6.00	0.7596
<i>Clarisia biflora</i>	May. 05, 1985	5.00	0.9063
<i>Connarus shultesii</i>	Abr. 18, 1984	10.00	1.4810
<i>Cordia megalantha</i>	Abr. 16, 1984	5.00	0.9829
<i>Costus sp.</i>	Abr. 17, 1984	4.48	1.2142
<i>Couepia polyandra</i>	Nov. 04, 1984	5.00	1.7829
<i>Cupania dentata</i>	Dic. 13, 1983	5.00	1.9917
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	Feb. 10, 1984	5.00	1.8058
<i>Cynometra retusa</i>	Dic. 12, 1983	5.00	0.6937
<i>Diospyros digyna</i>	Abr. 18, 1984	5.00	1.3947
<i>Dicholia minutiflora</i>	Abr. 18, 1984	6.00	0.4995
<i>Dussia mexicana</i>	Dic. 04, 1984	5.00	2.9168
<i>Eugenia sp.</i>	Ago. 24, 1984	5.00	0.8252
<i>Faramea occidentalis</i>	Abr. 16, 1984	6.00	0.1665
<i>Guarea grandifolia</i>	May. 05, 1985	5.00	2.3514
<i>Heliolepis appendiculatus</i>	Dic. 12, 1983	7.00	
<i>Hillia tetrandra</i>	Dic. 30, 1984	3.82	1.5277
<i>Inga sapindoides</i>	Abr. 18, 1984	4.80	2.3077
<i>Licaria sp.</i>	Ago. 24, 1984	5.00	2.9802
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Ago. 23, 1984	5.00	1.9130
<i>Machaerium floribundum</i>	Dic. 30, 1984	3.60	0.6214
<i>Myriocarpa longipes</i>	Jul. 29, 1984	5.00	2.4866
<i>Nectandra ambigens</i>	May. 05, 1985	10.00	1.3896
<i>Ochroma pyramidale</i>	Dic. 21, 1983	7.00	
<i>Omphalea oleifera</i>	Dic. 21, 1983	7.00	
<i>Orthion oblanceolatum</i>	Nov. 22, 1983	5.00	3.5593
<i>Paullinia clavifera</i>	Sep. 29, 1984	6.00	0.9469
<i>Poulsenia armata</i>	Ene. 10, 1984	5.00	1.7276
<i>Pruteria campechiana</i>	Dic. 12, 1983	5.08	2.0300
<i>Pseudormedia oxyphyllaria</i>	Dic. 21, 1984	6.00	1.2420
<i>Psychotria faxiucens</i>	Feb. 11, 1984	5.00	0.6840

Resúmen 5. Continuación.

ESPECIES	FECHA DE COLECTA	PESO SECO (gramos)	EXTRACTO SECO (gr)
<i>Pterocarpus ronrii</i>	Abr.04,1984	3.00	1.0330
<i>Guararibea funebris</i>	Abr.18,1984	8.30	
<i>Rhœdia edulis</i>	Abr.18,1984	10.00	1.5605
<i>Robinsonella mirandae</i>	Sep.29,1984	6.00	0.8088
<i>Salacia megistophylla</i>	Feb.10,1984	6.00	3.3881
<i>Spondias radlkoferi</i>	Sep.29,1984	6.00	1.8398
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	Oct.21,1983	5.00	1.2800
<i>Strichnos tabascana</i>	Abr.18,1984	10.00	1.4733
<i>Synceonium</i> sp.	May.05,1985	4.00	0.6114
<i>Tapirira mexicana</i>	Abr.18,1984	10.00	1.4674
<i>Urera micrantha</i>	Sep.29,1984	5.00	0.6716
<i>Trichilia moschata</i>	Nov.04,1984	5.00	1.7829
<i>Trichospermum mexicanum</i>	Dic.30,1984	8.00	1.9601
<i>Urera mexicana</i>	Abr.18,1984	6.00	1.3384
<i>Urera caracabana</i>	May.05,1985	5.00	0.3112