

82
Res.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
BIOLOGIA

EFFECTO DE DEPREDADORES Y
POLINIZADORES EN EL RECLUTAMIENTO
DE *Aphelandra aurantiaca* UNA ESPECIE DE
LOS TUXTLAS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A:

MARIA DE LOS ANGELES ISLAS LUNA



México, D.F.

1995

FALLA DE ORIGEN

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

M. EN C. VIRGINIA ABRIN BATULE

Jefe de la División de Estudios Profesionales
Facultad de Ciencias
Presente

Los abajo firmantes, comunicamos a Usted, que habiendo revisado el trabajo de Tesis que realiz(ó)ron la pasante(s) Marfa de los Angeles Islas Luna

con número de cuenta 8411972-6 con el Título: _____

"Efecto de depredadores y polinizadores en el reclutamiento de *Aphelandra aurantiaca* una especie de los Tuxtlas"

Otorgamos nuestro Voto Aprobatorio y consideramos que a la brevedad deberá presentar su Examen Profesional para obtener el título de Bióloga

GRADO	NOMBRE(S)	APELLIDOS COMPLETOS	FIRMA
Biól	LUZ MARIA DEL CARMEN CALVO IRABIEN		<i>Luz María Calvo Irabien</i>
Director de Tesis Dr.	MIGUEL MARTINEZ RAMOS		<i>Miguel Martínez Ramos</i>
Dr.	LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS		<i>Luis Enrique Eguiararte Fruns</i>
Dra.	MARIA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA		<i>Maria del Coro Arizmendi Arriaga</i>
Suplente Dr.	ZENON CANO SANTANA		<i>Zenon Cano Santana</i>
Suplente			

CUANDO SEPAS HALLAR UNA SONRISA...

CUANDO sepas hallar una sonrisa
en la gota sutil que se rezuma
de las porosas piedras, en la bruma,
en el sol, en el ave y en la brisa;

cuando nada a tus ojos quede inerte,
ni informe, ni incoloro, ni lejano,
y penetres la vida y el arcano
del silencio, las sombras y la muerte;

cuando tiendas la vista a los diversos
rumbos del cosmos, y tu esfuerzo propio
sea como potente microscopio
que va hallando invisibles universos,

entonces en las flamas de la hoguera
de un amor infinito y sobrehumano,

como el santo de Asís, dirás hermano
al árbol, al celaje y a la fiera.

Sentirás en la inmensa muchedumbre
de seres y de cosas tu ser mismo;
serás todo pavor con el abismo
y serás todo orgullo con la cumbre.

Sacudirá tu amor el polvo infecto
que macula el blancor de la azucena;
benedirás las márgenes de arena
y adorarás el vuelo del insecto;

y besarás el garfio del espino
y el sedecio ropaje de las dalias...
Y quitarás piadoso tus sandalias
por no herir a las piedras del camino.

(Los senderos ocultos)

DEDICATORIA

Esta tesis la dedico principalmente a dos personas que si bien no están conmigo físicamente, espiritualmente siempre lo estarán. Ellas son...

Tía Luchita, aunque tuviste que partir cuando eran los inicios de este trabajo, siempre confiaste en mi.

Juve, a quien considero como segundo padre, con sus consejos tuvo una importante influencia en mi.

A mi maestra de toda la vida, mi maestra de Biología, Doña Paz Estrada quien dice que una carrera no es de tiempo sino de aguante.

A mi queridísima FAMILIA y AMIGOS.

AGRADECIMIENTOS

Detrás de la formación de un estudiante existe siempre un grupo de compañeros, de amigos, de maestros, en fin, de seres humanos que nos brindan su apoyo incondicional para lograr lo que nos proponemos.

En mi caso debo agradecer a cuatro grupos de personas que fueron fundamentales en mi formación académica:

El primero, mi comité dictaminador quien realizó la revisión del presente trabajo:

Luz María Calvo: mi directora y amiga, por todos estos años de formación académica. Por que fui para ti una prueba de fuego para tu paciencia infinita que en verdad es una de las cosas que te caracterizan.

Miguel Martínez Ramos: Gracias Miguelito, por tus siempre acertadas correcciones que mejoraron en gran medida este trabajo.

Zenón Cano: Te agradezco por tu ayuda tan oportuna y tus aportaciones a esta tesis.

Coro Arizmendi y Luis Eguiarte.

Agradezco a la DGAPA (Dirección General de Personal Académico), por haberme otorgado la beca para la realización de este trabajo.

En el segundo grupo de personas se encuentran mis AMIGAS que estuvieron conmigo en todas las etapas que conforman un trabajo de tesis. En el campo, en las fiestas, en lo académico y en las depresiones que tan frecuentes me daban por esta tesis. Pero debo nombrarlas a cada una de ellas, porque cada una tiene su propia personalidad y cualidades:

Luma, separar el trabajo académico y la amistad son cosas que para muchas personas no les son fáciles, pero tu Luma fue algo que manejaste muy bien. No nada mas aprendí de ti en lo académico sino también de tus consejos sobre la vida.

Aída, amiga mía, tu has sido una de las pocas personas que me ha llegado a conocer tanto.

Hemos compartido tantas y tantas cosas que podría escribir una dedicatoria como el grueso de esta tesis. Por todos estos años juntas.

Silviux, la más temperamental de todas, pero también la más ENTUSIASTA. Chamaca yo sé que conté, cuento y contaré contigo para toda la vida, porque tú eres así, dispuesta a echarle la mano incondicionalmente a todos tus amigos y me siento realmente afortunada de considerarme tu amiga.

El tercer grupo de personas es uno de los más importantes en mi vida, mi **FAMILIA**, porque sin ella no hubiera sido posible llegar a donde he llegado. Por todo el apoyo y amor que siempre me han demostrado en todo momento, les dedico estos agradecimientos con todo mi amor y afecto a...

Mi mamita, por darme la vida, por dejarme ser, por tus sabios consejos tan acertados, por tus apapachos que solamente una madre como tú sabe dar a sus hijos. Quiero gritar a los cuatro vientos!!! Mil Gracias por todo MAMAAAA!!!

Papá, debo reconocer que el cumplimiento y amor que tienes al trabajo es algo que admiro de ti y éste ejemplo ha sido importante para mí.

Blanca, que puedo yo decirte, en verdad te debo tanto, desde porque eres mi hermana y bien a todo dar hasta porque siempre me has apoyado en lo académico con ideas que me han servido de mucho. Se que siempre estarás conmigo.

Manuel. Pacliiiiita, tengo mucha pena contigo por haberte hecho esperar tanto tiempo con esos Mariachis, que ya se les quemaban las habas por tocar sus trompetas y el toloche en este día. Te agradezco por ser tan complaciente conmigo (por la futura computadora "Macintosh"). Hablando en serio, eres un hermano a todo dar, porque siempre estas con las personas en las buenas, en las malas y en peores.

Temo y Magda, sus esfuerzos en presionarme han valido la pena. Ustedes más que nadie saben lo que hay detrás de un título y lo que éste vale. Siempre contaré con su apoyo para seguirme superando en todos los aspectos.

El cuarto grupo esta conformados por aquellas personas que de alguna u otra forma me

han echado una mano incondicionalmente moral y/o académicamente:

A mis amigos y compañeros del laboratorio: Tere, gracias por tu ayuda y tu paciencia infinita, Mario por su forma de ser tan especial, Jorge (Cuic) Cesar, Olimpia, Alejandra, Martha, Julieta y Glenn por sus porras y ánimos que constantemente me daban para continuar. Y no se diga Fernando, gracias por tu oportuna y desinteresada ayuda para el mejoramiento de esta tesis.

A mis amigos del Instituto de Biología y de los Tuxtlas: Memo Ibarra, David, Ernesto y Roberto (Troncito), Manú y Santiago.

A mis compañeros y amigos de generación y a los del Museo de las Ciencias, UNIVERSUM.

Minerva, gracias por tus dibujos.

Algunos miembro del laboratorio vecino (LIPA): Martín, gracias y mil disculpas a la vez, por haberte interrumpido varias ocasiones de tu trabajo arduo y fecundo para que vinieras a salvar mi tesis de una computadora defectuosa. Lafo y Fernando, por la amistad que surgió entre nosotros en el último momento en Costa Rica, siento no haberlos tratado antes, hubiera sido mucho más ameno cada momento.

!!! HASTA LA PRÓXIMA!!!

ÍNDICE

RESUMEN	
I. INTRODUCCIÓN	1
II. OBJETIVOS	12
III. SITIO Y SISTEMA DE ESTUDIOS	
3.1 Localidad	13
3.2 Taxonomía, morfología y ecología de <u>Aphelandra aurantiaca</u>	13
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	
4.1 Polinización	16
4.2 Descripción del daño natural causado por los herbívoros en flores y frutos	19
4.3 Experimento de exclusión de depredadores	23
V. RESULTADOS	
5.1 Tratamientos de polinización	27
5.2 Daño natural	31
5.3 Experimento de exclusión de depredadores	32
VI. DISCUSIÓN	40
VII. CONCLUSIONES	51
VIII. BIBLIOGRAFÍA	53

RESUMEN

Aphelandra aurantiaca es una especie herbácea del sotobosque de la selva de los Tuxtlas, Ver. Las plantas adultas presentan un reclutamiento de plántulas 7.5 veces mayor en los claros que en los sitios maduros de la selva. La pérdida más importante de individuos se da en la transición de óvulo a semilla. La diferencia en reclutamiento entre ambientes podría explicarse comparando el efecto de la polinización y de los herbívoros en el éxito de la transición de óvulo a semilla bajo los distintos ambientes.

Para evaluar el efecto del tipo de polinización en la producción de semillas de Aphelandra aurantiaca, se llevaron a cabo diferentes tratamientos de polinización manual (autogámica, genitogámica y entrecruzamiento) tanto en claros como en sitios maduros. En cada uno de los tres tratamientos se aplicó insecticida y las inflorescencias fueron encapuchadas. Los resultados muestran un máximo de producción de semillas en el tratamiento de polinización autogámica en los claros. En estos sitios la probabilidad de que un óvulo pase a ser semilla madura fue del 34%, mientras que en los sitios maduros con polinización de entrecruzamiento fue del 16%.

Para evaluar el efecto provocado por los herbívoros en la transición de óvulo a semilla durante la época de floración y de fructificación se realizó una descripción de los daños provocados por los herbívoros en botones jóvenes, botones maduros y flores abiertas, así como en infrutescencias inmaduras, maduras y a nivel de semillas. Esta descripción se hizo tanto en claros como en sitios de selva madura. En los tres estadios florales, más de la mitad de las flores observadas se encontraron sanas. Existe una asociación en el daño en la corola y el daño en las estructuras reproductivas causados por larvas de mariposa, moscas y escarabajos. Los frutos jóvenes fueron los que presentaron el mayor daño. Estos resultados sugieren que los herbívoros invertebrados constituyen una fuente importante de pérdida de óvulos. La proporción general de ovarios dañados es del 90%. Estas pérdidas se producen por depredación y abortación. Los claros representan una mayor proporción de óvulos abortados, mientras que los sitios maduros presentan una mayor proporción de semillas depredadas.

Para evaluar el efecto que tienen los herbívoros depredadores en la producción de semillas en claros y en sitios de selva madura, se emascularon de 3 a 5 flores por inflorescencia, las cuales fueron polinizadas manualmente por entrecruzamiento. Se formaron dos grupos de individuos: un grupo control y un grupo experimental al cual se le aplicó insecticida. En general, la producción de semillas fue mayor en los claros que en los sitios maduros. La transición de óvulo a semilla inmadura es la etapa en la que se pierde la mayor proporción de óvulos potenciales a causa del daño por herbívoros. Por este concepto se pierde más del 80% de los ovarios.

Una vez que las semillas maduran, menos del 6% son dañadas. El ambiente no tiene un efecto significativo en el daño de las semillas maduras. En términos demográficos, los individuos de Aphelandra aurantiaca que se encuentran en claros y que son polinizados por autogamia contribuyen en mayor medida al reclutamiento de plántulas, ya que en estos individuos se encontró la probabilidad más alta para la transición óvulo-semilla madura.

Estos resultados muestran que los insectos herbívoros tienen mayor relevancia que los polinizadores como mediadores del destino demográfico de los óvulos y semillas producidos por Aphelandra aurantiaca en la selva de Los Tuxtlas.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Dinámica poblacional

La estructura y la dinámica de una población son el resultado de la acción de diversos factores físicos y biológicos que operan a lo largo del ciclo de vida de los organismos (Janzen, 1971; Harper, 1977; Louda, 1982 a,b; Thompson, 1983; Louda, et al. 1990). Estos factores afectan la ganancia y pérdida de individuos en las diferentes etapas del ciclo de vida de las plantas (Harper, 1977). Para el estudio de las poblaciones naturales, se consideran dos aspectos fundamentales: las características demográficas intrínsecas de las poblaciones, y el escenario ambiental que afecta al desarrollo de los individuos de dichas poblaciones (Hubbell y Werner, 1979).

Para el caso particular de las selvas, las diferencias en el ambiente físico y biótico de las fases regenerativas de la selva tienen efectos importantes sobre distintos eventos del ciclo de vida de las especies vegetales, tales como son la germinación, la sobrevivencia, el crecimiento y la reproducción (Whitmore 1975, Orians, 1982; Hubbell y Foster, 1983; Brokaw, 1985; Martínez-Ramos, 1985). De igual manera, tal heterogeneidad ambiental afecta la biología reproductiva de las plantas, por ejemplo, modificando la producción y calidad del néctar (Percival, 1965; Feinsinger, 1978; Búrquez, 1979; Faegri y Van Der Pijil, 1979; Arizmendi, 1987). En parte, éstos cambios del néctar explican por qué la actividad de los polinizadores de Heliconia sp puede ser mayor en los claros, donde la cantidad y calidad del néctar producido por éstas plantas es mayor que en sitios sombreados (Beattie, 1971; Stiles, 1975, 1979).

Los efectos sobre el rendimiento reproductivo de las plantas, producidos por la heterogeneidad ambiental presente en el mosaico de regeneración de la selva, es

el centro de estudio del presente trabajo. Para un buen número de especies de plantas, se ha observado una mayor producción de flores, frutos y semillas, así como un mayor número de individuos reproductivos en los claros que en los sitios sombreados, regenerativamente maduros (Martínez-Ramos *et al.* 1988, Levey, 1988, Dirzo *et al.*, 1992). Una explicación que se ha propuesto para dichas diferencias es que en los claros existe una mayor disponibilidad de recursos que facilitan la asignación de energía a la producción de estructuras reproductivas (Stone, 1983). Por otro lado, la variación de las interacciones bióticas en los distintos ambientes de regeneración, también ha sido utilizada para explicar las diferencias en el rendimiento reproductivo de algunas especies de plantas (Feinsinger, 1978, 1988; Levey, 1988).

En los estudios demográficos de las plantas, una de las etapas del ciclo de vida que menos se conoce es la transición del estadio de óvulo al de semilla (Fenner, 1985). En un buen número de poblaciones de plantas, existe un alto riesgo de mortalidad o pérdida de individuos potenciales durante ésta etapa (Córdova, 1985). En general, la proporción de óvulos producidos por una planta que llegan a desarrollarse como semillas maduras es mínima (Fenner, 1985). Heithaus *et al.* (1982) mencionan los siguientes factores principales que afectan la producción de semillas en la fase de predispersión: (i) ineficiencia o ausencia de polinizadores, (ii) daño en las estructuras florales por herbívoros, (iii) abortición, (iv) daño a las semillas en desarrollo por herbívoros.

La producción de semillas es crítico en el ciclo de vida y dinámica de poblaciones de las plantas. Harper (1977) señaló que las semillas constituyen el reemplazamiento de los individuos que mueren dentro de una población, de modo que éstas son el eslabón crítico entre generaciones. Además, las semillas constituyen uno de los medios por los que la densidad de una población de plantas aumenta, favorecen (por medio de la dispersión) la capacidad de colonizar un

hábitat y/o de regenerar a la población después de una perturbación . Finalmente, es una de las fuentes iniciales de la variación genética presente en la población. Por éstas razones, si las semillas no se forman, o son depredadas antes de ser dispersadas, la dinámica y estructura de una población pueden ser afectados de manera importante (Harper, 1977).

La densidad de una población está determinado por los nacimientos, migraciones, emigraciones y muertes (Begon et al., 1986). Estos componentes demográficos son afectados por factores abióticos, tales como condiciones físicas y la disponibilidad de recursos lumínicos y de nutrimentos, pero sobre todo por las interacciones biológicas (Louda et al., 1990; Robertson et al., 1990). La depredación de flores y frutos antes de que las semillas sean dispersadas, es una interacción que juega un papel importante en la reducción de la fecundidad de las plantas y, por lo tanto, en la muerte de individuos de la población. Este factor biótico puede regular el crecimiento de la población si la tasa de muerte debido a la depredación varía en función directa con la densidad de flores o frutos producidos (Crawley, 1983).

1.2 La polinización como factor importante en la producción de semillas.

La polinización a través de la fecundación trae como consecuencia la producción de semillas y determina la composición genética de las mismas (Augspurger, 1981; Eguiarte, 1983; Fenner, 1985). Muchas angiospermas requieren de un polinizador que efectúe el intercambio de polen, por lo que la planta debe ofrecer recompensas energéticas, tales como el néctar y el polen. Estos elementos son atractores muy importantes, ya que los presupuestos energéticos de los polinizadores están fuertemente relacionados con los ofrecimientos calóricos que la planta proporciona al polinizador a través de estas estructuras (Heinrich y

Raven, 1972). El grado de constancia y fidelidad de un polinizador puede depender de dos factores: la anatomía y morfología funcional de la flor y la eficiencia de forrajeo del polinizador (Stiles, 1971; Hainsworth y Wolf, 1972; Heinrich, 1975).

Lo anterior depende en gran medida de las "coadaptaciones" morfológicas entre la planta y el polinizador. Distintos grupos de plantas han convergido hacia una cierta morfología floral y hacia un conjunto de recompensas que son "atractoras" para un cierto tipo de polinizadores, los cuales dependen de las flores para obtener su alimento (Baker, *et al.*, 1971; Faegri y Van Der Pijl, 1979; Stiles, 1981). Tal es el caso de la existencia de una correlación entre el volumen de néctar producido y el tipo de polinizador más común (Warren, 1989). Por ejemplo, en general, el volumen de néctar típico en las flores polinizadas por colibríes es de 25 μ (Feinsinger, 1978), que es mucho menor comparada con la producción de néctar (140 μ) de las flores polinizadas por quirópteros (Warren 1989).

Si la cantidad de energía que ofrece la flor al polinizador es muy grande, habrá una restricción en los movimientos de forrajeo, mientras que si ésta es baja, el polinizador visitará un número mayor de flores (Búrquez, *et al.*, 1979). Ya que el flujo de genes puede darse a distancias largas o cortas con el movimiento de los polinizadores, la composición genética de las futuras semillas puede variar dependiendo de la conducta de forrajeo de estos animales (Levin y Kerster, 1974).

Existen diversos sistemas de cruzamiento sexual, los cuales, presumiblemente, evolucionaron bajo diferentes presiones ambientales que limitan el contacto entre el polen y los óvulos y determinan diferentes grados de variabilidad genética en las poblaciones (Wilson y Loomis, 1968). Los sistemas de cruzamiento de las plantas, determinan en gran medida la adecuación de los individuos reproductivos, así como aquella de su descendencia (Arroyo, 1981; Bawa, 1979; Núñez-Farfán, 1991). Por ejemplo, en general, se reporta con frecuencia que la autopolinización disminuye la fecundidad y el vigor de la

progenie, debido a que reduce el grado de heterocigosidad de los individuos; por el contrario, un sistema de entrecruzamiento aumenta el grado de heterocigosidad y, por lo tanto, el vigor de los individuos (Bawa, 1974).

Una gran cantidad de plantas con flores poseen mecanismos que impiden o reducen la autopolinización. Tal es el caso del dioicismo, la heterostilia, la protándria, la protoginia (Wilson y Loomis, 1968), así como una serie de características florales tales como el color, el aroma y la fenología, que favorecen el movimiento del polen por animales (Darwin, 1877; Percival, 1965; Faegri y Van Der Pijil, 1979; Dirzo, 1987). En estos casos, los animales operan como el mediador de la comunicación sexual entre las plantas, promoviendo así el entrecruzamiento. En muchas especies un efecto más inmediato de la polinización cruzada, es la producción de un mayor número de semillas.

Entre las plantas tropicales, Janzen (1978) distinguió dos patrones extremos en la abundancia diaria de las flores. En el primer patrón, los individuos producen un número pequeño de flores nuevas diariamente, por un largo periodo de tiempo, de entre 6 y 12 meses. En el segundo patrón se presenta una floración masiva, donde los individuos producen un gran número de flores nuevas en períodos cortos. Dichos patrones pueden tener resultados distintos en el movimiento del polen, dependiendo de la especie de planta y del polinizador que se trate. Para el caso del primer patrón, se esperaría una visita de polinizadores temporalmente corta, lo que promovería un flujo polínico intenso entre las flores de individuos distintos. En el segundo caso, dada una permanencia prolongada de los polinizadores en una misma planta, se produce el estancamiento del flujo de polen (Janzen, 1974; Augspurger, 1980).

Bawa (1974) menciona que un 86% de las especies tropicales poseen mecanismos promotores de polinización cruzada. Lo anterior se evidencia por la prevalencia de un gran número de especies dioicas o con fuertes barreras de auto-

incompatibilidad. Se ha reportado que la auto-incompatibilidad predomina entre las especies de árboles de selvas húmedas (Bawa y Webb, 1974; Bawa, 1979; Ramírez, 1993). Sin embargo, las especies herbáceas y arbustos del sotobosque de éstos bosques son con frecuencia autocompatibles y pueden producir semillas por autopolinización (Arroyo, 1981; Schemske, 1981; Kress, 1983). A pesar de que las flores presentan características morfológicas y fenológicas que reducen la autofecundación, se ha documentado que las especies herbáceas de Acanthaceae carecen de barreras rígidas que eviten la autopolinización (McDade, 1985). Lo anterior constituye una evidencia de que para algunas especies, la autopolinización puede ser también viable desde el punto de vista ecológico y evolutivo (Baker, 1955; Stebbins, 1957; Schemske y Lande, 1985). Se ha sugerido que la prevalencia de la autogamia como un sistema de cruce en las plantas, representa una ventaja para las poblaciones pequeñas y agregadas, como es el caso de las especies colonizadoras o de malezas de ciclo de vida corto (Baker, 1955; Stebbins, 1957, Grant, 1975; Solbrig, 1976).

1.3 Impacto de la depredación de semillas en la dinámica de las poblaciones vegetales.

Aunque los herbívoros consumen solamente una fracción de la producción primaria total tienen un profundo efecto en la dinámica poblacional de las plantas. Distintos estudios han demostrado que los herbívoros afectan de manera importante en la sobrevivencia y el patrón de distribución de las plantas (Janzen, 1971; Louda, 1982 a; De Steven, 1983; Warren, 1987; Anderson, 1988, 1989; Robertson *et al.*, 1990).

Diversos trabajos han mostrado que los depredadores son uno de los factores bióticos que tiene mayor impacto sobre el tamaño poblacional de las plantas

(Janzen 1971; Harper, 1977; Louda, 1982 a, b; Louda et al., 1990). Las plantas son susceptibles al ataque por depredadores en todos los estadios del ciclo de vida (Warren, 1989). Sin embargo, la muerte de individuos por la depredación es más frecuente durante las primeras etapas del ciclo de vida de las plantas, es decir, en las fases de óvulo, semilla y plántula (Harper, 1977; Cook, 1979). De igual manera, la depredación de semillas antes y después de la dispersión presenta efectos directos sobre la fecundidad de las plantas (Crawley, 1983; Janzen, 1969, 1971).

Los depredadores de semillas pertenecen a diversos grupos de animales, tales como insectos, aves, peces y mamíferos. De todos ellos los insectos son los principales depredadores de flores y semillas en muchas comunidades vegetales (Crawley, 1983). Los insectos depredadores de semillas que actúan en la fase de predispersión se pueden dividir en dos categorías. Los de vida corta, cuyo ciclo de vida puede estar en sincronía con la fenología de la planta de modo que completan su estadio larvario dentro de la flor, el fruto o la semilla. Los de vida larga, insectos polífagos que aprovechan las semillas durante estaciones de abundancia y comen otros alimentos durante el resto del año (Harper, 1977).

La depredación predispersión, realizada por insectos, puede causar la muerte de más del 80% de las semillas producidas en los pastizales (Louda, 1982 a), así como en distintos hábitats de la selva (Janzen, 1971; Andersen, 1988). Los insectos depredadores de semillas más comunes pertenecen a los Ordenes Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Hemiptera y Diptera (Warren, 1989). Los adultos de muchos insectos depredadores de semillas (especialmente escarabajos, palomillas y moscas) colocan sus huevecillos dentro de los frutos y/o semillas. Las larvas de estos insectos se desarrollan dentro de dichas estructuras, utilizando los nutrientes de los frutos y/o semillas. Otros insectos se alimentan de las semillas inmaduras o maduras destruyendo el embrión y sus reservas (Warren, 1989).

1.4 Impacto de la aborción de semillas en la dinámica de las poblaciones vegetales.

La aborción de semillas en muchas especies es un evento frecuente (Sptepheron, 1986). Entre las posibles explicaciones de este fenómeno se encuentran las siguientes :

1. Las plantas siguen diferentes estrategias para asegurar la calidad de la progenie. No todos los óvulos fecundados logran desarrollarse como semilla madura, en particular, cuando la disponibilidad de recursos es limitada. Por lo tanto, la aborción puede interpretarse como una manera de seleccionar la mejor calidad de la descendencia (Bawa y Webb, 1984; Aker, 1982, Janzen, 1971; Martín y Lee, 1993), tal como es el caso observado en la leguminosa Lotus conilatus (Sptepheron, 1986).

2. La depredación puede tener un efecto directo sobre la aborción mediante el daño del ovario en etapas muy tempranas de su desarrollo, interrumpiendo así el desarrollo del fruto (Sptepheron, 1981; Warren, 1989; Martín y Lee, 1993).

3. Cuando la polinización produce cruza que son genéticamente inviables ocurren impedimentos para la formación de un fruto (Shivanna, 1982; MacDade, 1985; Martín y Lee, 1993).

1.5 Heterogeneidad ambiental y el reclutamiento diferencial de plántulas de Aphelandra aurantiaca en los Tuxtlas.

La heterogeneidad ambiental generada por la apertura de claros y la regeneración natural del bosque, tiene un impacto demográfico importante en la planta herbácea Aphelandra aurantiaca (Calvo, 1989). En los claros, en promedio, un individuo reproductivo produce 73 veces más óvulos que uno encontrado en sitios maduros (Calvo, 1989). Así mismo, una planta adulta produce 7.5 veces más

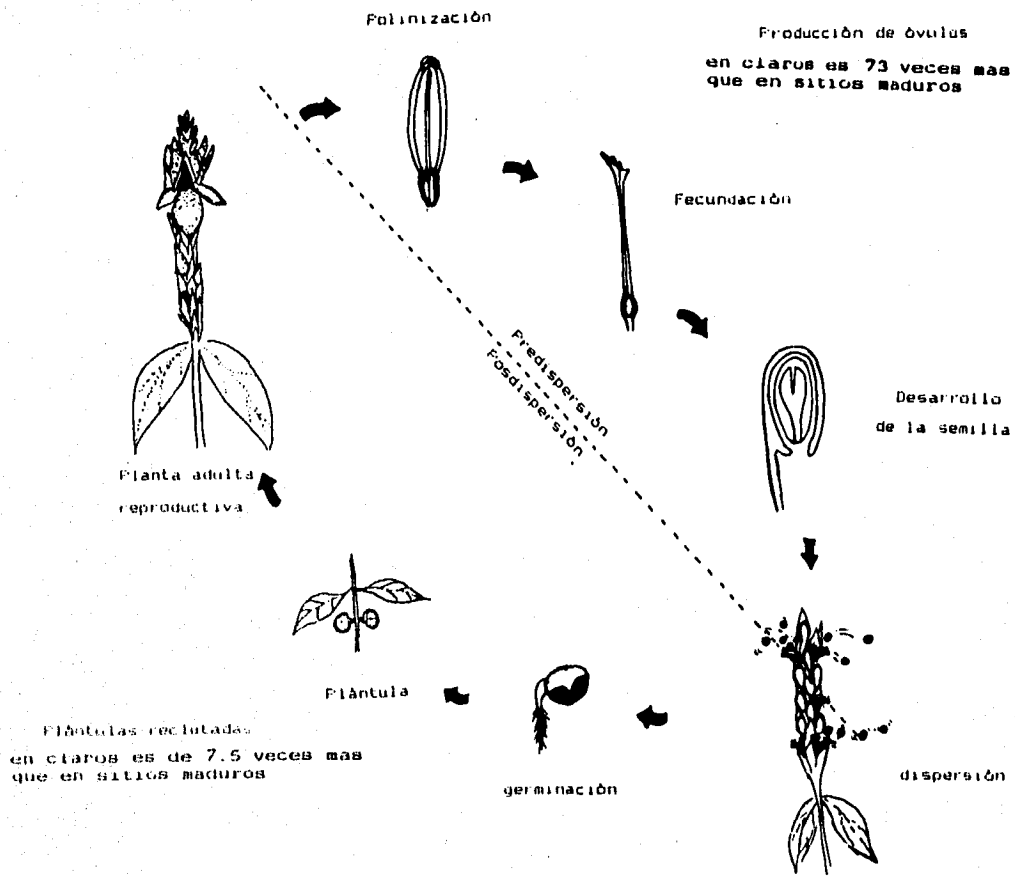


Figura 1. Producción de óvulos y reclutamiento diferencial de plántulas de *Aphelandra aurantiaca* en claros y sitios maduros.

plántulas en los claros que en los sitios maduros (Fig. 1). Esto sugiere un reclutamiento diferencial de individuos entre estos dos hábitats de la selva. Tal diferencia puede ser producto del efecto de factores (tanto físicos como bióticos) que actúan con intensidades diferentes sobre la transición óvulo-semilla-plántula en cada hábitat. A continuación se detallan algunos de estos factores posibles:

a) **Polinización.** Los polinizadores juegan un papel importante en determinar la frecuencia en que puede ocurrir la autopolinización o el entrecruzamiento, ya que el movimiento del polen es el principal determinante del flujo de genes, el cual configura la estructura genética de las poblaciones de plantas (Warren, 1989). Observaciones hechas por Calvo (1989) sugieren que los polinizadores (principalmente colibríes) son un recurso limitante en la reproducción de Aphelandra aurantiaca ya que sus visitas son poco frecuentes, sobre todo en los sitios maduros de la selva.

b) **Aborción.** La aborción es un mecanismo que la planta materna desarrolla para balancear el número de óvulos que puede producir, en función de la energía que ésta posee (Stephenson, 1981). Se ha sugerido que en los lugares sombreados donde la intensidad de la luz es baja, el número de abortos es mayor (Dahlem y Boerner, 1985). Datos demográficos revelan que la producción de óvulos en A. aurantiaca se encuentra correlacionada de manera positiva con el ambiente lumínico (Calvo, 1989).

c) **Depredación predispersión.** La fase de predispersión es una etapa vulnerable dentro del ciclo de vida de muchas plantas, ya que se encuentran expuestas a depredadores, herbívoros y patógenos, cuya acción parece variar dentro del mosaico de regeneración. Datos demográficos preliminares muestran que en la etapa de predispersión, la herbívora de inflorescencias e infrutescencias en Aphelandra aurantiaca, varía dependiendo del parche de regeneración, siendo los sitios maduros los que presentan un mayor porcentaje de daño (Calvo, 1989).

d) **Dispersión.** Aunque en muchas plantas los agentes dispersores pueden determinar la distribución diferencial de semillas, Aphelandra aurantiaca no requiere de agentes dispersores, ya que las semillas son expulsadas de las cápsulas por la acción de un retináculo (Calvo, 1989). Por esta razón no hay motivo para pensar que la dispersión se da preferentemente hacia alguno de los dos ambientes.

e) **Germinación.** Considerando que en los sitios maduros la radiación que llega al suelo es solamente una proporción pequeña del total (Chazdon y Fetcher, 1984) y tomando en cuenta que una gran cantidad de semillas fotoblásticas de distintas especies disparan la germinación con la apertura del dosel (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1987), se podría esperar que la luz fuera un factor limitante para la germinación de las semillas de Aphelandra aurantiaca. Sin embargo, Calvo (1989) mostró que la probabilidad de germinación de las semillas (entre 63.3 y 71.3%) es independiente de los ambientes lumínicos. Por lo que éste factor no explica las diferencias en el reclutamiento de plántulas entre los hábitats sucesionales.

La polinización, la aborción de frutos y la depredación predispersión son los factores que podrían determinar los patrones de reclutamiento de A. aurantiaca.

II. OBJETIVOS

El presente trabajo pretende evaluar en dos ambientes sucesionales contrastantes (claros y sitios maduros del mosaico de regeneración) el efecto de los herbívoros y polinizadores sobre el éxito de la transición de óvulo a semilla en la planta herbácea terrestre Aphelandra aurantiaca (Acanthaceae). Los objetivos particulares de este estudio son:

- (1) Evaluar el efecto de la calidad del polen, como producto de los diferentes tipos de polinización (autogámica, geneitogámica y de entrecruzamiento), sobre la producción de semillas de Aphelandra aurantiaca, en dos ambientes contrastantes de la selva.
- (2) Describir en los dos ambientes los niveles de aborción y daño de óvulos producido por herbívoros que se alimentan de flores y frutos de Aphelandra aurantiaca.
- (3) Evaluar experimentalmente el efecto de los herbívoros de Aphelandra aurantiaca sobre la probabilidad de transición óvulo-semilla, bajo las condiciones de claros y de sitios maduros de la selva.

III. SITIO Y SISTEMA DE ESTUDIO

3.1 Localidad

El presente trabajo se llevó a cabo en la Estación de Biología Tropical los Tuxtlas, Veracruz, perteneciente al Instituto de Biología de la U.N.A.M. Con una extensión total de 700 ha de selva alta perennifolia, localizada al oriente de la Sierra de San Martín Tuxtla, al sur del Estado de Veracruz (Lot, 1976). Geográficamente la Estación se sitúa entre los meridianos 95° 04' y 95° 09' de longitud oeste y los paralelos 18° 34' y 18° 36' de latitud norte, ocupando un rango altitudinal que va desde los 150 m en el extremo este hasta los 530 m en el oeste (Lot, 1976). Para mayor información en cuanto a aspectos de clima, flora, fauna y geología ver Flores (1971), Ibarra (1985), Estrada et al. (1985).

3.2 Taxonomía, morfología y ecología de Aphelandra aurantiaca.

La familia Acanthaceae agrupa aproximadamente a 200 géneros, que se distribuyen principalmente en los bosques húmedos densos, aunque algunos son característicos de zonas cultivadas. Más de 160 especies están confinadas a las selvas húmedas del nuevo mundo, que comprenden desde el Norte de Argentina y Bolivia hasta el Sureste de México (Wasshausen, 1975; McDade, 1984). Morfológicamente son plantas herbáceas o semileñosas, glabras o pubescentes. Sus hojas son opuestas, pecioladas enteras y presentan cistolitos ordenados en finas líneas (Gibson, 1978). El género Aphelandra constituye uno de los más grandes de esta familia. Se caracteriza por la ausencia de cistolitos y por la presencia de cuatro anteras monotecas, corola bilabial y granos de polen alargados y tricóspados (McDade, 1984). El género es de importancia ornamental por sus llamativas y

conspicuas flores y brácteas, por lo que es cultivada en invernaderos (Wasshausen, 1975).

La especie Aphelandra aurantiaca generalmente se encuentra en selvas húmedas, en un rango altitudinal de los 150 a los 1,300 m. distribuyéndose desde el sureste de México hasta Bolivia (Wasshausen, 1975; McDade, 1984). Es una planta herbácea aunque algo leñosa en la base del tallo. El tallo erecto de hasta 1 m de altura, es glabro o escasamente piloso, con entrenudos de 2 a 9 cm. de largo; hojas simples, opuestas decusadas, de consistencia coriácea glabrosa en ambos lados; flores hermafroditas y proterogíneas que se disponen en inflorescencias terminales con 1 a 4 flores que van madurando al mismo tiempo; corola es gamopétala, tubular cilíndrica, de 4 cm. de largo y 1.2 cm. de ancho en la parte superior; color rojo, naranja o escarlata; presenta brácteas aplanadas y aserradas de 3 cm. de largo; ovario súpero cilíndrico, glabroso, anátropo, sécil, bilocular y con 2 óvulos en cada lóculo; estilo simple, filiforme y comúnmente céntrico a las anteras, el estigma es pequeño terminal o corto recurrente; infundibular entero, bifido y raramente trifido; posee cuatro estambres que raramente exceden la altura de la corola (Wasshausen, 1975).

Las inflorescencias son de tipo espiga, generalmente grandes y vistosas, así como sus brácteas y bracteolas. Debido a éstas características y a las flores productoras de néctar, presentan síndrome de polinización ornitófila (principalmente por colibríes) y entomófila (por mariposas y hormigas) (Toledo, 1975). El fruto es una cápsula ovoide o cilíndrica de dispersión explosiva, las valvas de la cápsula poseen dehiscencia y retináculo cuculado. Presenta cuatro semillas que miden entre 2 y 4.5 mm. de diámetro, con un peso de 0.1 a 0.2 gr. algo aplanadas, casi circulares en el borde, de color café oscuro, usualmente papilosas y arrugadas con un embrión compreso (Wasshausen, 1975).

Aphelandra aurantiaca es utilizada como planta de ornato en varios países de Europa y Sudamérica, donde se le propaga vegetativamente (Halnchen, 1976).

En la selva de los Tuxtlas, esta especie florece de septiembre a febrero, presentando su punto máximo en diciembre y sus frutos tardan aproximadamente un mes en madurar. Dos meses después, en abril, ocurre la dispersión. La germinación se presenta principalmente en los meses de junio y julio (Calvo, 1989).

Esta especie de planta se distribuye ampliamente en el sotobosque de la selva de los Tuxtlas, en las diferentes fases del mosaico de regeneración natural.

Aphelandra aurantiaca es un componente importante de la comunidad de herbáceas, se encuentra entre las primeras cinco especies dominantes de los diferentes parches de regeneración (Calvo, 1989).

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Polinización

Dado que los polinizadores juegan un papel importante en la producción de frutos y semillas, se realizó un experimento para evaluar el efecto de la calidad del polen sobre la producción de frutos y semillas. Se eligieron dos sitios en claros y dos en selva madura, en cada uno se marcaron 50 individuos con flores abiertas y botones, se marcaron entre 3 y 5 flores por individuo. Se llevaron a cabo distintos tipos de polinizaciones manuales según se expone a continuación.

a) Polinización geneitogámica (polen de una flor en el estigma de otra flor del mismo individuo; Gola et al., 1965). Un día antes de que se realizara este tipo de polinización se quitaron las flores viejas y abiertas de las inflorescencias marcadas, dejando únicamente botones jóvenes y maduros para tener un control de la edad de las flores que abrieran. Las inflorescencias se encapucharon con bolsas de tul de un 1 mm de apertura (en todos los casos en que se encapucharon las inflorescencias fue con la finalidad de evitar la entrada de polinizadores). Al día siguiente se hicieron las polinizaciones. Se eligieron de 3 a 5 botones maduros por individuo, cada botón se abrió cuidadosamente con unas pinzas y se removieron los estambres. Posteriormente se tomaron las anteras de una flor abierta de primer día del mismo individuo y se pusieron en contacto con el estigma de la flor experimental. Por último se marcó con barniz de uñas en la base de la bráctea en cada una de las flores polinizadas para posteriormente identificarlas. Para determinar la viabilidad del polen y la receptividad del estigma se realizaron pruebas previas. El estigma permanece receptivo todo el tiempo desde botón maduro hasta flor abierta de segundo día mientras que el polen es viable a partir de flor de primer día.

b) Polinización autogámica (una flor es polinizada con el polen de esa misma flor). Para evaluar si ocurre autogamia en las flores de Aphelandra aurantiaca o si se requiere la presencia de un polinizador para que se lleve a cabo la depositación del polen en el estigma, se realizó lo siguiente. En las mismas inflorescencias del experimento de geneitogamia, se marcaron el resto de las flores abiertas, con barniz de otro color. Estas flores no se manipularon en absoluto, de tal manera que el contacto de las anteras con el estigma se diera únicamente por los movimientos florales.

Una vez aplicada estas dos tratamientos de polinización las inflorescencias experimentales se encapucharon con el tul. Los individuos fueron rociados cada cinco días con el insecticida Nuvacron® de acción sistémica y de contacto para evitar la entrada de los insectos que pudieran dañar las estructuras florales y las semillas.

c) Polinización heterogámica o de entrecruzamiento se da cuando se depositación de polen proveniente de las anteras de una planta en el estigma de las flores de otra planta de la misma especie (Wilson y Loomis, 1968). Este tratamiento de polinización se efectuó en botones maduros. Se abrió el botón floral a polinizar con unas pinzas, se emasculó dejando el estigma expuesto y se realizó la polinización manual de entrecruzamiento con polen proveniente de otros individuos. El número de flores polinizadas para cada tratamiento fue distinto. En los cálculos, se excluyó a todos aquellos ovarios y/o frutos que presentaran algún tipo de daño, con el propósito de evitar que el efecto de los herbívoros sobre la producción de semillas confundiera el análisis. Cada flor emasculada se marcó en la base de la bráctea con barniz para uñas para su posterior localización. Todo esto se realizó en el mes de noviembre y diciembre.

Las flores usadas de los tres tratamientos se dejaron desarrollar en fruto maduro y fueron colectados en el mes de marzo. Los frutos fueron revisados en el laboratorio, registrando: (i) número de cápsulas producidas, (ii) número de ovarios abortados y (iii) número de semillas sin desarrollar a partir de las cápsulas formadas.

La transición de óvulo a semilla un poco antes de ser dispersada es una etapa del ciclo de vida que involucra cierto número de fases, por lo que los resultados del experimento de polinización se analizaron en dos fases y una global.

a) Fase I. Transición de ovario a cápsula inmadura: comprende el período desde la fecundación hasta la formación y desarrollo de la cápsula y corresponde a la transición entre óvulos a semillas inmaduras.

b) Fase II. Transición de cápsula inmadura a cápsula madura: comprende la transición de una semilla inmadura hasta su estado maduro, cuando está se encuentra lista para ser dispersada.

c) Global. Transición de óvulo a semilla madura: comprende desde la fecundación del óvulo hasta la formación de la semilla madura. En ésta transición están involucradas las dos fases anteriores.

En la transición global, se obtuvo el número total de semillas maduras logrados a partir del número total de flores (óvulos) polinizadas (os). Sin embargo, con este registro no se puede detectar en qué momento se presentaron las mayores pérdidas de óvulos. Las dos primeras fases brindan información sobre las eventualidades a que están expuestos los óvulos hasta desarrollarse en semillas maduras. De esa manera es posible detectar en qué fase del desarrollo de una semilla se dan las pérdidas principales.

La proporción de semillas sanas resultantes de cada tratamiento de polinización se obtuvo de diferente forma, dependiendo de la transición analizada. Para la fase I, se dividió el total de semillas inmaduras sin daño obtenidas entre el

total de óvulos iniciales; en la fase II, se dividió el número total de semillas maduras sin daño obtenidas entre el número de semillas inmaduras sin daño obtenidas de la fase I. Dado que Aphelandra aurantiaca presenta cuatro óvulos por ovario y cuatro semillas por cápsula (inmadura o madura), para calcular las proporciones antes mencionadas se multiplicó el número de flores (ovarios) por cuatro para obtener el número de óvulos iniciales y el número de cápsulas (inmaduras o maduras) por cuatro para obtener el número de semillas inmaduras iniciales o maduras finales, respectivamente. La proporción de semillas sanas en la transición global, es decir de óvulo a semilla madura, se obtuvo dividiendo el número de flores polinizadas multiplicadas por cuatro entre el número total de cápsulas maduras sin daño obtenidas al final del experimento multiplicadas por cuatro.

Con la finalidad de describir el efecto del ambiente y los diferentes tratamientos de polinización sobre la producción de semillas en las fases de desarrollo antes mencionadas, se utilizó un análisis de devianza (Crawley, 1993). La variable de respuesta empleada en el análisis fue de tipo binomial ya que un óvulo o semilla inmadura tiene dos probabilidades de transición o pasa a la siguiente fase o muere. Por medio de una prueba a posteriori de comparación múltiple de proporciones (Zar, 1974) se evaluó qué tratamientos de polinización fueron estadísticamente diferentes.

4.2 Descripción del daño natural causado por los herbívoros en flores y frutos.

Con la finalidad de describir el daño que de manera natural se da en la época de floración y fructificación de Aphelandra aurantiaca, se colectaron 30 inflorescencias en claros y 30 en sitios maduros, distribuidas en diferentes

estadios de desarrollo: (i) inflorescencia joven, aquella que presenta botones jóvenes y botones maduros (n= 10), (ii) inflorescencia madura, aquella que presenta botones jóvenes, maduros y flores abiertas (n=10), (iii) inflorescencia senil, aquella que presenta botones maduros y flores abiertas (n= 10) (Fig. 2 y 3). Se evaluó la proporción de flores sin daño en individuos de Aphelandra aurantiaca en condiciones ambientales diferentes (claro y sitios maduros) para cada uno de los estadios de desarrollo floral (botón joven, botón maduro y flor abierta; Fig. 3). El daño en la flores de A. aurantiaca se clasificó en a) flores sanas, b) flores con daño.

Para cada ambiente se obtuvo la proporción de flores sanas y dañadas en diferentes estadios de desarrollo floral (botón joven, botón maduro y flor abierta), el cual se obtuvo dividiendo el número de flores en cada categoría entre el total de las flores resultantes de las inflorescencias colectadas en claros y sitios maduros. Para evaluar si la proporción de flores sanas y dañadas variaba dependiendo del ambiente se utilizó la prueba de Ji^2 .

En las infrutescencias se colectaron 30 infrutescencias en total para cada ambiente, distribuidas en dos estadios de desarrollo: infrutescencia inmadura con frutos inmaduros (n=15) e infrutescencia madura con frutos maduros (n=15). Se obtuvo la proporción promedio de cápsulas y semillas dañadas por infrutescencia en distintas categorías de pérdidas bajo condiciones de claros y sitios maduros.

Los daños observados en las infrutescencias inmaduras y maduras se agruparon en las siguientes categorías: i) semilla sanas, ii) semillas dañadas, iii) óvulos dañados (ovarios claramente dañados) y vi) óvulos abortados (ovarios abortados). Para evaluar si la proporción promedio de cápsulas y semillas en las diferentes categorías de daño varían con el ambiente (claros y sitios maduros) se utilizó un análisis de contingencias, controlando dos factores ambiente con dos tratamientos y categorías de daño con cuatro tratamientos anteriormente

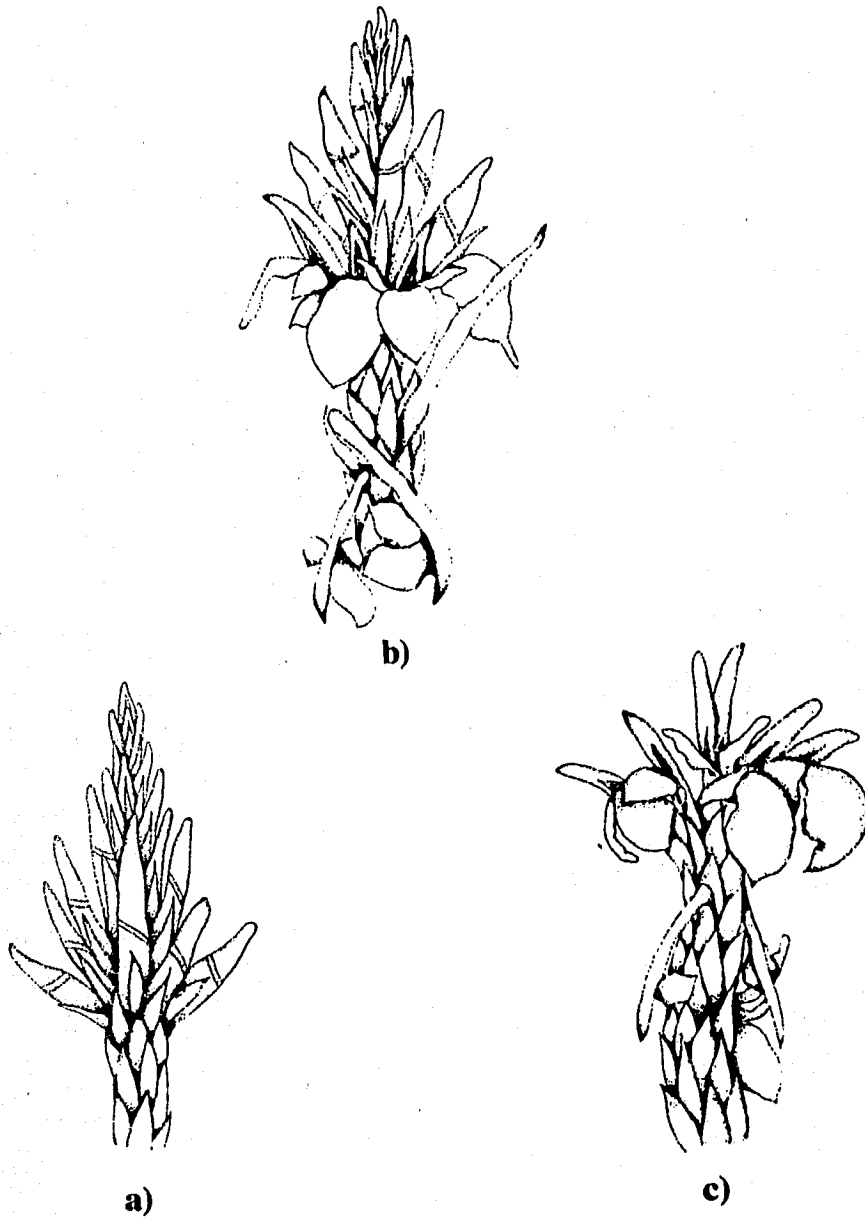


Figura 2. Inflorescencias de *Aphelandra aurantiaca* en diferentes estadios de desarrollo: a) juvenil, b) madura y c) senil.

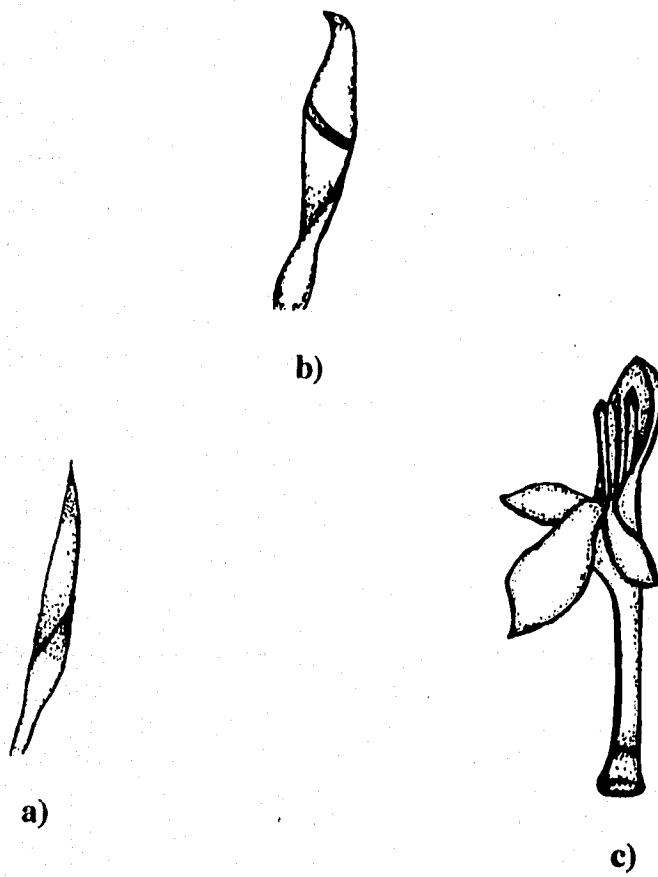


Figura 3. Flores de Aphelandra aurantiaca en diferentes estadios de desarrollo: a) botón joven, b) botón maduro y c) flor abierta.

mencionados. Se utilizó un análisis de devianza (Crawley, 1993). La variable de respuesta empleado en el análisis fue de tipo binomial, ya que varía el tamaño de las muestras en cada categoría. Después se obtuvieron las comparaciones múltiples de las proporciones promedio de cápsulas y semillas para cada edad de infrutescencia.

4.3 Experimento de exclusión de depredadores.

Para evaluar el efecto de los depredadores en la transición de óvulo a semilla, se realizó un experimento. Se eligieron doce sitios, seis en claros y seis sitios de selva madura. Por cada ambiente, se eligieron tres sitios al azar y los individuos experimentales en estos sitios se le aplicó insecticida (Nuvacron® de tipo sintético y de contacto) y fueron rociados cada 5 días. Los seis sitios restantes (tres sitios maduros y tres claros) permanecieron como control. Se polinizaron en total 400 individuos de *Aphelandra aurantiaca* repartidos tal como se muestra en el cuadro 1. El criterio que se utilizó para elegir a los individuos fue que presentaran inflorescencias en desarrollo y sin daño alguno.

Cuadro 1. Número total de flores polinizadas en individuos reproductivos de *Aphelandra aurantiaca* en cada tratamiento.

TRATAMIENTOS	CLARO	MADURO
Sin insecticida	361 flores en 83 individuos	186 flores en 111 individuos
Con insecticida	309 flores en 105 individuos	184 flores en 114 individuos

De cada una de las inflorescencias marcadas, se escogieron entre 3 y 5 botones florales maduros. Se eligió este estadio ya que los estambres aún no han

liberado el polen, lo cual asegura que el estigma de dicha flor no se encuentre contaminado con su propio polen. Con el objetivo de asegurar la producción de semillas y mantener constante la calidad del polen, estas flores se polinizaron manualmente con polen proveniente de otros individuos. Se abrió el botón floral a polinizar con unas pinzas, se emascularon las anteras, dejando el estigma expuesto y se realizó la polinización de entrecruzamiento. Cada flor emasculada se marcó en la base de la bráctea con un barniz de color para su posterior localización.

Los frutos que resultaron de las polinizaciones manuales de los doce sitios se colectaron un poco antes de ser dispersados en el mes de marzo. Se registraron los siguientes datos. (i) número de cápsulas sanas, (ii) número de ovarios dañados, (iii) número de ovarios abortados, (iv) número de semillas sanas, (v) número de óvulos y semillas dañadas y (vi) número de óvulos abortados.

La producción de semillas viables es producto de un proceso que incluye desde la fertilización del óvulo hasta la formación de la semilla, pueden darse pérdidas a lo largo de dicho proceso. Los resultados del experimento al igual que aquel realizado con polinización, fueron divididos en dos fases de desarrollo y una global.

- a) Fase I. Transición de ovario a cápsula inmadura: comprende desde la fertilización del óvulo hasta la formación y desarrollo de la cápsula.
- b) Fase II. Transición de cápsula madura a semilla: comprende de la etapa de cápsula madura hasta el desarrollo de la semilla antes de la dispersión.
- c) Global. Transición de óvulo a semilla: comprende desde la fecundación del óvulo hasta la formación de la semilla madura.

Para el análisis de los resultados obtenidos en el experimento de depredación, la variable de respuesta se dividió en dos grupos:

- 1) **Semillas sin daño:** Para el análisis de los resultados obtenidos en el experimento de depredación se calculó la proporción de semillas sin daño. Este

análisis da información general de la producción total de semillas de Aphelandra aurantiaca, pero no da información acerca de cual de las dos vías de pérdidas (depredación y abortión) es la que esta teniendo mayor impacto sobre la proporción resultante de semillas sanas.

2) Semillas dañadas y abortadas: es la proporción de óvulos dañados mas semillas dañadas y óvulos abortados. Esto con la finalidad de obtener información sobre qué proporción de pérdidas es producida por depredación y qué proporción por abortión.

Para cada uno de los grupos antes mencionados (semillas sin daño y semillas dañadas-abortadas), las variables dependientes que se consideraron en el experimento fueron:

Proporción de semillas sin daño.

Fase I. Proporción de ovarios sin daño (POSD).

$$\text{POSD} = \frac{\text{No. de Ovarios sanos}}{\text{No. total de flores polinizadas}}$$

Fase II. Proporción de semillas sin daño (PSSD).

$$\text{PSSD} = \frac{\text{No. de semillas. sanas}}{*4 (\text{No. de flores polinizadas que formaron cápsula})}$$

Fase global. Proporción global de semillas sanas (PGSS). Rendimiento neto en toda la fase de predispersión.

$$\text{PGSS} = \frac{\text{No. de semillas sanas}}{*4 (\text{No. total de flores polizadas})}$$

* 4 = número de óvulos que contiene un ovario de Aphelandra aurantiaca

Proporción de daños.

Fase I. Proporción ovarios dañados (POD).

$$POD = \frac{\text{No. de Ovario dañado}}{\text{No. Ovario dañado} + \text{Ovario abortado}}$$

Fase II. Proporción de semillas dañadas (PSD) de la siguiente manera:

$$PSD = \frac{\text{No. de semillas dañadas que formaron cápsulas}}{\text{No. de semillas dañadas} + \text{óvulos abortados que formaron cápsulas}}$$

Fase global. Proporción global de semillas dañadas (PGSD)

$$PGSD = \frac{\text{No. de semillas} + \text{Ovario dañado}}{\text{No. Ovarios} + \text{Semillas dañadas} + \text{Ovario abortado}}$$

Para evaluar el efecto del ambiente y del insecticida sobre la producción de semillas ya sea sanas o dañadas en las distintas fases de desarrollo **a) ovario a cápsula, b) cápsula a semilla y c) óvulo a semilla en Aphelandra aurantiaca**, se utilizó un análisis de devianza (Crawley, 1993). La variable de respuesta empleado en el análisis fue de tipo binomial ya que un óvulo o semilla inmadura tiene dos probabilidades de transición o pasa a la siguiente fase o muere. Por medio de una prueba a posteriori de comparación múltiple de proporciones (Zar, 1974) se evaluó qué tratamientos de polinización fueron estadísticamente diferentes.

V. RESULTADOS

5.1 Tratamientos de polinización.

La proporción de óvulos que se desarrollaron en semillas jóvenes (inmaduras) fue afectado por el tratamiento de polinización y por el tipo de ambiente, siendo el primer factor el más importante (es decir, explicó un porcentaje mayor de la devianza total) que el segundo, en definir las diferencias entre los tratamientos (Cuadro 2). Tanto en los claros como en los sitios maduros, la mayor proporción de óvulos que pasaron a semillas inmaduras se obtuvo con la polinización autogámica. En los claros los diferentes tratamientos de polinización, excepto en el de entrecruzamiento, dieron como resultado una mayor proporción de semillas inmaduras que en los sitios maduros. En los claros, la proporción de semillas inmaduras obtenida con la polinización geneitogámica fue significativamente mayor que la obtenida por medio del entrecruzamiento, mientras que en los sitios maduros se invirtió éste comportamiento; por lo tanto existió un efecto interactivo entre ambiente y tratamiento de polinización (Fig.4a).

Esta situación se mantuvo en la transición de semilla joven a semilla madura pero aquí el ambiente fue más importante que el tratamiento de polinización y no existió un efecto interactivo significativo entre estos factores (Cuadro 2). Excepto en la polinización geneitogámica, se obtuvo una mayor proporción de semillas maduras en los claros que en los sitios maduros. En ambos ambientes la proporción de semillas maduras fue significativamente mayor en la polinización geneitogámica que la autogámica. La polinización autogámica y de entrecruzamiento no difirieron significativamente dentro de cada ambiente (Fig. 4b). Entre ambientes, la polinización autogámica y de entrecruzamiento produjeron significativamente una mayor proporción de semillas sanas en los claros que en los sitios maduros. Sin

embargo, la proporción de semillas sanas obtenidas con la polinización geneitogámica no difirió significativamente entre los ambientes estudiados (Fig.4b).

En los claros se obtuvo una mayor proporción de semillas sanas que en los sitios maduros, excepto en el tratamiento de entrecruzamiento (Fig. 4c). Los tratamientos de polinización tuvieron un efecto significativo sobre la transición de óvulo a semilla; en general, la autogamia produjo mayor proporción de semillas maduras que los otros dos tratamientos de polinización (Fig. 4c). Existió una interacción estadísticamente significativa entre los factores experimentales de manera que los tres tratamientos de polinización fueron diferentes en los claros, pero en los sitios maduros la geneitogamia y el entecruzamiento produjeron una misma proporción de semillas maduras.

Los resultados anteriores reflejan en mayor grado aquellos que se produjeron en la transición de óvulo a semilla inmadura (Fig. 4a). La transición ovario a semilla inmadura fue la menos probable, ya que en esta se perdió alrededor del 65% de los óvulos. Una vez que se formaron las cápsulas, las pérdidas posteriores se redujeron notablemente alrededor del 25%. Por lo tanto, la transición global de óvulo a semilla madura estuvo determinada primordialmente por la probabilidad que tiene un óvulo de pasar a la etapa de semilla inmadura (Fig. 4b).

CUADRO 2. Efecto del ambiente y el tratamiento de polinización sobre la proporción de semillas en las transiciones de (a) ovario a semilla inmadura, (b) semilla inmadura a madura, (c) óvulo a semilla madura en Aphelandra aurantiaca. en Los Tuxtlas, Ver. NS= no hay diferencias significativas $p < 0.01$ (*), $p < 0.05$ (**), $p < 0.001$ (***) .

a)

FUENTE	DEVIANZA	gl	R ²	Nivel de significancia
Ambiente	9.030	1	6.3	**
Polinización	114.8	2	80.5	***
Ambiente x polinización	18.7	2	13.1	***
Total	142.55	5	100	

b)

FUENTE	DEVIANZA	gl	R ²	Nivel de significancia
Ambiente	15.0	1	67.50	***
Polinización	6.3	2	28.50	***
Ambiente x polinización	.859	2	3.87	NS
Total	22.3	5	99.9	

c)

FUENTE	DEVIANZA	gl	R ²	Nivel de significancia
Ambiente	22.08	1	12.49	***
Polinización	61.36	2	34.87	***
Ambiente x polinización	92.51	2	52.14	***
Total	175.95	5	99.50	

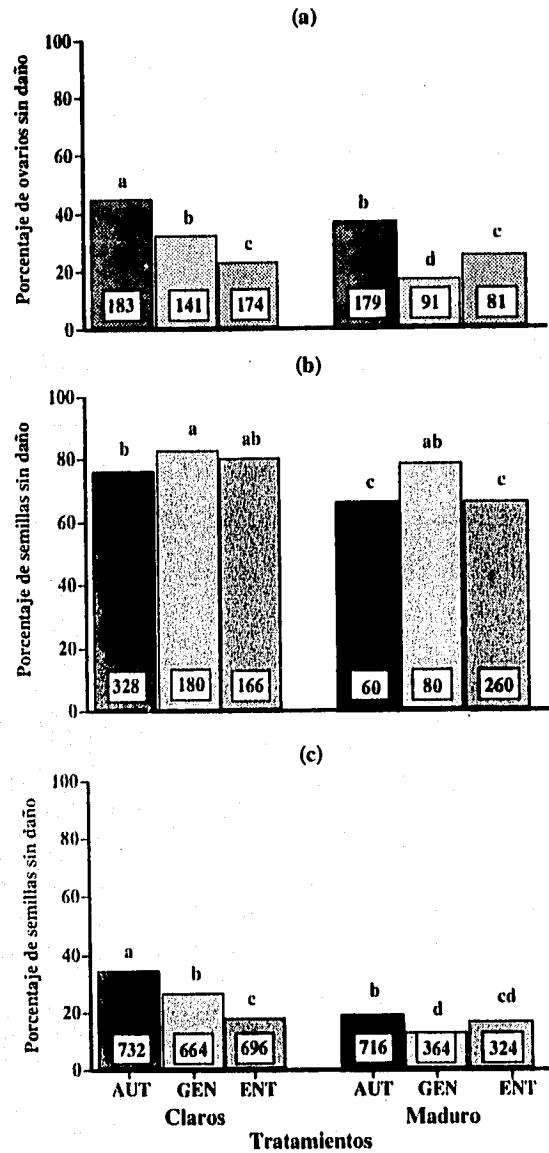


Figura 4. Efecto del tratamiento de polinización en las transiciones: a) ovario-semilla inmadura b) semilla inmadura-semilla madura c) óvulo-semilla madura en *Aphelandra aurantiaca*. Las barras que tienen letras diferentes denotan diferencias significativas ($p < 0.05$). Los números dentro de las barras indican el tamaño de la muestra. AUT= autogamia, GEN= gencitogamia y ENT= entrecruzamiento.

5.2 Daño natural

Botones jóvenes. En los claros como en los sitios maduros, la mayoría de los botones jóvenes se encontraron sin daño (Cuadro 3). Sin embargo, la proporción de botones sin daño fue significativamente mayor en los claros que en los sitios maduros (Cuadro 3).

Botones maduros. En ambos ambientes, la mayor proporción de botones maduros se encontró sin daño. Esta proporción fue significativamente mayor en los sitios maduros que en los claros (Cuadro 3).

Flores abiertas. Tanto en los claros como en los sitios maduros, la mayor proporción de flores abiertas se encontró sin daño. La proporción de flores dañadas en los claros fue significativamente mayor que en los sitios maduros (Cuadro 3).

Cuadro 3. Relación entre el porcentaje de estructuras florales sin daño y el tipo de ambiente en *Aphelandra aurantiaca* en Los Tuxtlas, Ver. Nivel de significancia estadística: $p < 0.01 = **$, $p < 0.05 = *$. Los números en paréntesis indican el tamaño de muestra por tratamiento.

Estadio	Ambiente	%	X ²	g.l	Nivel de Significancia
Botón joven	Claro (453)	79.4	21.3	1	**
	Maduro (230)	63.0			
Botón maduro	Claro (154)	69.0	4.7	1	*
	Maduro (222)	79.0			
Flor abierta	Claro (384)	67.4	8.0	1	**
	Maduro (288)	77.4			

Infrutescencias.

Infrutescencias inmaduras. Las proporciones de semillas sin daño, óvulos abortados y óvulos dañados fueron estadísticamente diferentes ($X^2= 319.0$, g.l= 3, $p<0.05$). La mayoría de los frutos inmaduros presentaron óvulos dañados y hubo un porcentaje semejante de óvulos abortados y de frutos sin daño (Fig. 5a). En los claros existió un porcentaje significativamente mayor de óvulos abortados que en los sitios maduros, lo cual produjo una interacción significativa entre el tipo de ambiente y la categoría de daño ($X^2= 10.5$, g.l= 3, $p<0.05$).

Infrutescencias maduras. El porcentaje de semillas encontrados sin daño fue significativamente mayor que el de óvulos abortados y el de óvulos con daño ($X^2= 1411.0$, g.l= 3, $p<0.001$). Esta tendencia se mantuvo en los dos ambientes estudiados (Fig. 5b). Las pérdidas principales se dieron en el estadio de ovario. El porcentaje de óvulos dañados en los claros fue menor que en los sitios maduros y el porcentaje de óvulos abortados fue mayor en los claros que en sitios maduros (Fig. 5b; $X^2= 74.1$, g.l= 3, $p<0.01$).

5.4 Experimento de exclusión de depredación

Proporción de semillas sin daño. El ambiente y la exclusión de herbívoros tuvieron un efecto significativo sobre la proporción de óvulos que pasaron a la etapa de semilla inmadura y en la proporción de semillas inmaduras que pasaron a la etapa de semilla madura (Cuadro 4). Estos factores tuvieron un efecto interactivo y significativo en la transición de óvulo a semilla inmadura y consecuentemente en la transición global de óvulo a semilla madura (Cuadro 4).

Cuadro 4. Efecto de ambiente (claros y sitios maduros) y exclusión de herbívoros (insecticida) sobre la producción de semillas en las transiciones de a) óvulo a semilla inmadura, b) semilla inmadura a madura y c) óvulo a semilla madura, en Aphelandra aurantiaca en Los Tuxtlas, Ver. NS= no hay diferencias significativas $p < 0.01$ (*), $p < 0.05$ (**), $p < 0.001$ (***)).

a)

FUENTE	DEVIANZA	gl	R ²	Nivel de significancia
Ambiente	28.390	1	28.4	***
Insecticida	16.032	1	16.1	***
Ambiente x insecticida	55.260	1	55.4	***
Total	99.682	3	99.9	

b)

FUENTE	DEVIANZA	gl	R ²	Nivel de significancia
Ambiente	8.5	1	23.6	***
Insecticida	26.8	1	74.1	***
Ambiente x insecticida	0.8	1	2.2	NS
Total	36.1	3	99.9	

c)

FUENTE	DEVIANZA	gl	R ²	Nivel de significancia
Ambiente	35.6	1	36.7	***
Insecticida	29.6	1	30.7	***
Ambiente x insecticida	31.8	1	32.7	***
Total	97.22	3	99.9	

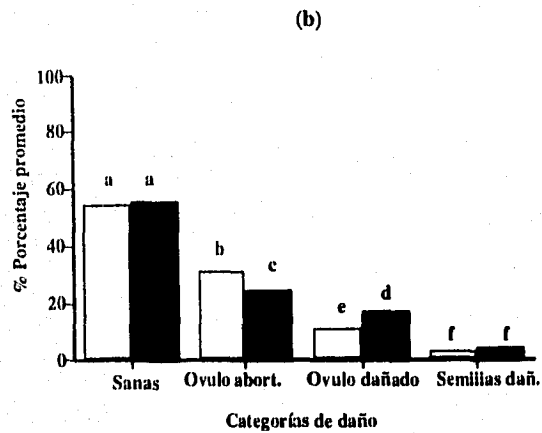
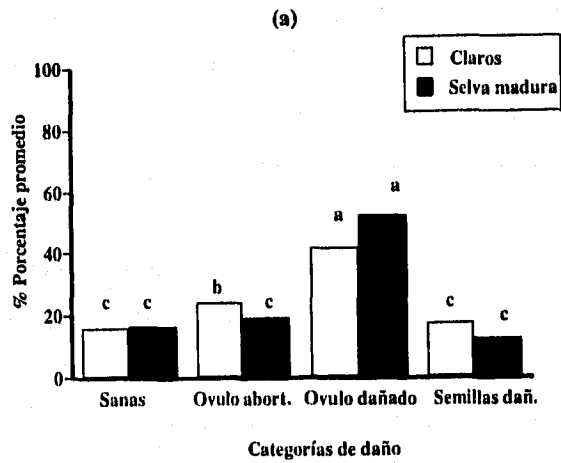


Figura 5. Repartición de óvulos y semillas en distintas categorías de pérdidas y ganancias en: a) infrutescencia inmadura y b) infrutescencia madura con claros y selva madura. Las barras con letras diferentes denotan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Transición óvulo-semilla inmadura. En los claros, el efecto de la exclusión de herbívoros no afectó la proporción de semillas inmaduras obtenida en el tratamiento control (sin insecticida). En los sitios maduros, la exclusión de herbívoros aumentó significativamente la proporción de óvulos que pasaron a la etapa de semilla inmadura e igualó a aquella obtenida en los claros (Fig. 6a).

Transición semilla inmadura a madura. En los claros, la exclusión de herbívoros aumentó significativamente la proporción de semillas inmaduras que llegaron al estado maduro, respecto al tratamiento control (Fig. 6b). La misma tendencia se observó en los sitios maduros. Sin embargo, la diferencia observada cuando se aplicó insecticida fue mayor en los sitios maduros, con un aumento del 43%, que en los claros, con un aumento de solo 26% (Fig. 6b). En condiciones naturales (tratamiento control), la proporción de semillas sanas fue significativamente mayor en los claros que en los sitios maduros.

Transición óvulo-semilla madura. En ambos ambientes la aplicación del insecticida aumentó significativamente la proporción de óvulos que transitaron al estado de semilla madura, sobre todo en los sitios maduros donde bajo el tratamiento control virtualmente no se obtuvieron semillas (0.1%; Fig. 6c). Estos resultados, más el hecho de que en los claros se obtuvo un porcentaje considerable de semillas maduras (6%), indican que los herbívoros son un factor negativo para la transición óvulo-semilla, el cual actúa con mayor intensidad en las plantas localizadas en los sitios maduros (Fig. 6c).

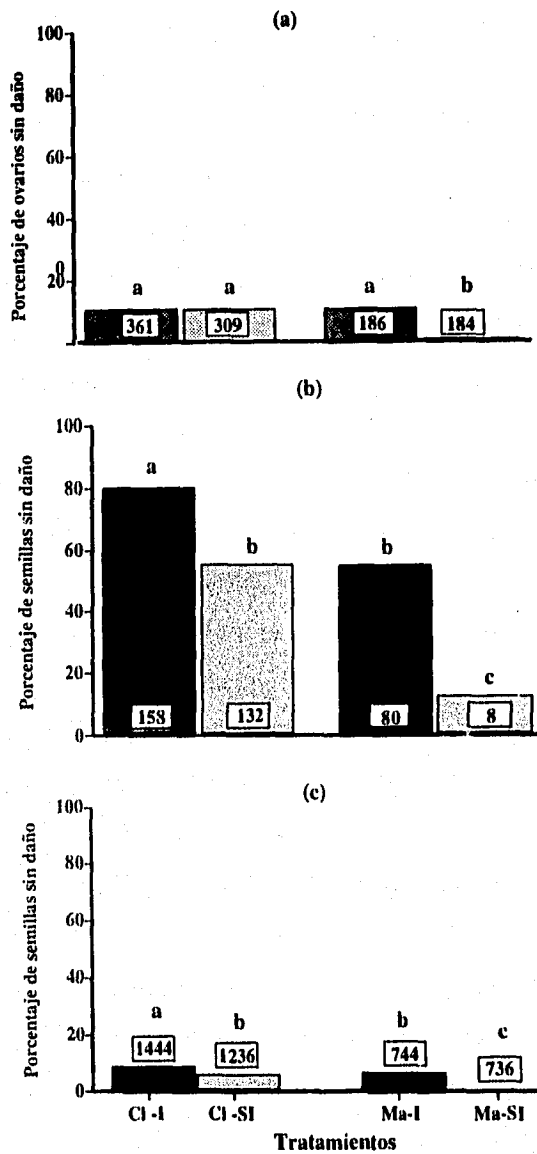


Figura 6. Efecto del ambiente y de los herbívoros en las transiciones a) ovario-semilla inmadura, b) semilla inmadura-semilla madura c) óvulo-semilla madura en *Aphelandra aurantiaca*. Las barras que comparten letras diferentes para cada gráfica difieren estadísticamente ($p < 0.05$). Los números en los cuadros indican el tamaño de la muestra. Cl= claro, Ma= maduro, I= con insecticida y SI= sin insecticida.

Proporción de óvulos semillas dañadas y abortos. Considerando únicamente los óvulos y las semillas inmaduras que no llegaron al estadio de semilla madura, se encontró que la exclusión de herbívoros (insecticida) y el tipo de ambiente afectaron la proporción de óvulos y semillas que se encontraron con daño, o bien, dicho de otra manera, la proporción de óvulos y semillas que se encontraron abortados (Cuadro 5). Exceptuando la transición óvulo-semilla inmadura, se registró un efecto interactivo entre los dos factores sobre estas proporciones (Cuadro 5).

Transición óvulo-semilla inmadura. Tanto en los claros como en los sitios maduros, la mayor proporción de los óvulos perdidos se debió a daños producidos por herbívoros (Fig. 7a). En contraste, la mayor proporción de las semillas que no llegaron a la etapa de semilla madura se debió al aborto de las semillas inmaduras (Fig. 7b). En el tratamiento de exclusión de herbívoros, en ambos ambientes, la pérdida de óvulos debido a los daños disminuyó de manera significativa respecto al control. Para los claros, la exclusión produjo una disminución del 12.5%, mientras que en los sitios maduros los daños se redujeron en un 20.4% (Fig. 7a). Esto significa que el nivel de depredación fue mayor en los sitios maduros.

Transición semilla inmadura-madura. Del total de semillas que no maduraron, la proporción general de semillas encontradas con dañados fue del 67.5%. En los tratamientos bajo condiciones naturales, en los sitios maduros se registró una mayor proporción de semillas dañadas que en los claros. Bajo la exclusión de herbívoros, en los claros se abatieron totalmente los daños, mientras que en los sitios maduros se redujeron en un 32.1%. Así, la proporción de semillas dañadas en presencia de insecticida en los sitios maduros fue igual a la obtenida en

claros sin insecticida; entre estos últimos tratamientos no existieron diferencias significativas (Fig. 7b).

Transición óvulo-semilla madura. En los tratamientos bajo condiciones naturales (sin insecticida), en los claros se registró una proporción de semillas dañadas significativamente menor que en los sitios maduros. En el tratamiento de insecticida, en los sitios maduros las pérdidas por daño se redujeron en un 21.9% en tanto que en los claros se redujeron en un 11.51% (Fig. 7c).

CUADRO 5. Efecto del ambiente (claros y sitios maduros) y el insecticida sobre la proporción de óvulos abortados en la transición de a) óvulo a semilla inmadura, b) semilla inmadura a madura y c) óvulo a semilla madura, en *Aphelandra aurantiaca* en Los Tuxtlas, Ver. NS= no hay diferencias significativas $p < 0.05$ (*), $p < 0.001$ (**), $p < 0.01$ (***)).

a)

FUENTE	DEVIANZA	gl	R ²	Nivel de significancia
Ambiente	38.6	1	25.9	***
Insecticida	93.9	1	63.3	***
Ambiente x insecticida	15.9	1	10.7	***
Total	148.4	3	99.9	

b)

FUENTE	DEVIANZA	gl	R ²	Nivel de significancia
Ambiente	3.8	1	19.7	***
Insecticida	12.8	1	65.8	***
Ambiente x insecticida	2.8	1	14.6	NS
Total	19.4	3	99.9	

c)

FUENTE	DEVIANZA	gl	R ²	Nivel de significancia
Ambiente	40.6	1	25.9	***
Insecticida	104.1	1	66.5	***
Ambiente x insecticida	11.8	1	7.5	***
Total	156.5	3	99.9	

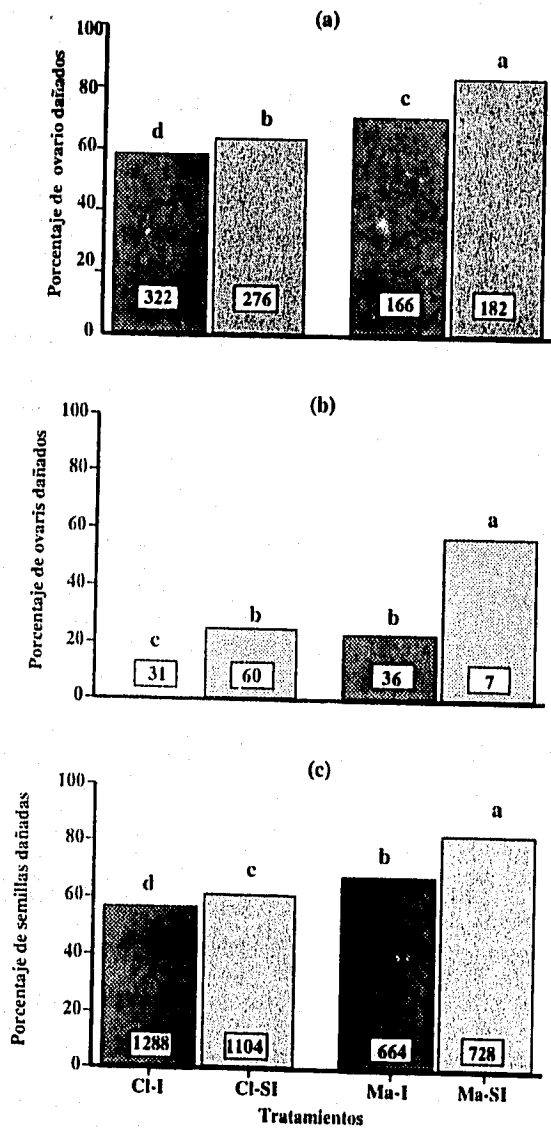


Figura 7. Efecto del ambiente y de los herbívoros en las transiciones a) ovario- semilla inmadura, b) semilla inmadura-semilla madura y c) óvulo-semilla madura en *Aphelandra aurantiaca*. Las barras que comparten letras diferentes denotan diferencias significativas ($p < 0.05$). Los números en los cuadros indican el tamaño de la muestra. CI=claros. Ma=maduro, I=con insecticida y SI= sin insecticida.

VI. DISCUSIÓN

6.1 Efecto de la polinización sobre la producción de semillas de Aphelandra aurantiaca en dos ambientes contrastantes.

Las angiospermas exhiben una gran diversidad de sistemas de cruzamiento que, generalmente, promueven el flujo de genes y confiere variabilidad genética a la nueva progenie (Darwin, 1859; Vuilleumier, 1967; Willson y Loomis, 1968; Bawa y Beach, 1983; Kress, 1983; Schemske y Landen, 1985). Varias especies del género Aphelandra poseen flores con características que presumiblemente reducen la autopolinización, tales como corolas tubulares de color rojizo (típicamente ornitófilas), producción de néctar, heterostilia y protandria (MacDade, 1985). Partiendo de estos atributos, se esperaba que las características florales de Aphelandra aurantiaca estuvieran relacionadas de manera estricta con un sistema de polinización de entrecruzamiento. Sin embargo, en el presente estudio no se obtuvo apoyo en este sentido. La polinización autogámica en Aphelandra aurantiaca casi siempre mostró una mayor producción de semillas que la polinización geneitogámica y de entrecruzamiento. Esto indica que el entrecruzamiento no es el único medio por el cual A. aurantiaca produce semillas. En otros estudios se ha encontrado que, en general, las herbáceas y los arbustos, aunque posean flores que promueven el entrecruzamiento, mantienen un grado alto de auto-compatibilidad (Bawa, 1974; 1979; Arroyo, 1981; Schemske, 1981, Kress, 1983 y McDade, 1985; Husband *et al.*, 1993; Ramírez, 1993; Tybirk, 1993). Esto significa que dicho sistema es importante en la reproducción sexual de estas plantas (Solbrig, 1976; Husband *et al.*, 1993;) y que, en general, la relación entre los síndromes de polinización (*sensu* Faegri y van der Pijil, 1979) y el sistema de cruzamiento es laxa.

Para todos los tratamientos de polinización, la probabilidad de transición óvulo-semilla inmadura fue siempre menor al 45%. La probabilidad de transición de semilla inmadura-madura aumentó a más del 65%. Por lo tanto, la probabilidad global que tuvo un óvulo en desarrollarse en semilla madura estuvo determinada, en gran medida, por los factores que median la polinización de los óvulos y su sobrevivencia hacia una semilla incipiente (Fig. 8).

El tipo de polinización afectó las probabilidades de transición. La polinización autogámica dió como resultado una mayor probabilidad de que un óvulo pase al estado de semilla inmadura, seguida de la polinización genecitogámica y por último la de entrecruzamiento (Fig. 8). Esto sugiere que el intercambio de genes entre individuos no necesariamente aumenta la adecuación de las plantas de Aphelandra aurantiaca durante la etapa inicial del ciclo de vida. Otra especie del género de Aphelandra (storkii) produce semillas por autofecundación que son tan viables como las semillas que provienen del entrecruzamiento (MacDade, 1985). Aphelandra golfodulcensis por su parte, presenta una gran variación entre individuos en el sistema reproductivo, pues se han encontrado individuos en los que la autogamia y el entrecruzamiento producen igual número de semillas, con una mayor proporción de flores auto-compatibles que auto-incompatibles (MacDade, 1985).

La mayor proporción de abortos en Aphelandra aurantiaca se presentó en la primera transición de óvulo a semilla inmadura (68%; Fig. 4a), donde el tipo de polinización fue muy importante. El éxito de esta transición está sujeta a los eventos que ocurren después de que el polen es depositado en el estigma. Por ejemplo, un evento crítico es el reconocimiento enzimático del polen sobre el estigma, antes de la fecundación del óvulo, donde pueden ocurrir inhibición del desarrollo del tubo polínico hasta la aborción del óvulo en desarrollo (Henny, 1978; 1981; Tybirk; 1993).

Una posible razón por la que tal vez las flores de Aphelandra aurantiaca conservan características que promuevan el entrecruzamiento, es la de "asegurar" semillas que tienen un alto valor de adecuación en otras etapas del ciclo de vida. Aunque la germinación de semillas, proveniente de cruces de autopolinización y de entrecruzamiento no muestran diferencias significativas (Calvo, 1989), en alguna parte del ciclo de vida posterior de la planta las semillas provenientes de entrecruzamiento podrían cobrar ventajas sobre las de origen autogámico en los componentes de sobrevivencia, crecimiento y/o reproducción. Así, por ejemplo, en la transición de semilla inmadura a madura, la polinización autogámica produjo la menor probabilidad de transición, por lo que pareciera que en Aphelandra aurantiaca es más importante asegurar semillas que tengan una combinación genética variada, como es presumiblemente el caso de las provenientes de la cruce genitogámica y de entrecruzamiento. De lo anterior resultaría interesante realizar un estudio, el cual se hiciera un seguimiento de individuos provenientes de semillas con distintos tipos de sistemas de polinización (es decir, diferente grado de variabilidad genética), con objeto de evaluar las ventajas de los distintos tipos de polinización a lo largo del ciclo de vida.

Una vez ocurridos estos eventos que determinan la fecundación del óvulo, en gran medida regulados por mecanismos intrínsecos a las plantas, otros factores ambientales extrínsecos cobran importancia, tales como la disponibilidad de recursos, condiciones físicas (luz, agua, humedad, temperatura) y la acción de depredadores (Shivanna, 1982; Martín *et al.*, 1993; Tybirk, 1993). Un de estos factores que parece haber afectado las probabilidades de transición fue la calidad ambiental del sitio de desarrollo. En los claros, generalmente, se presentaron los valores más altos en las probabilidades de transición con respecto a los sitios maduros. En los claros existe una mayor cantidad de recursos (por ejemplo, lumínicos, nutrimentos, polinizadores) que pueden usar las plantas para sus

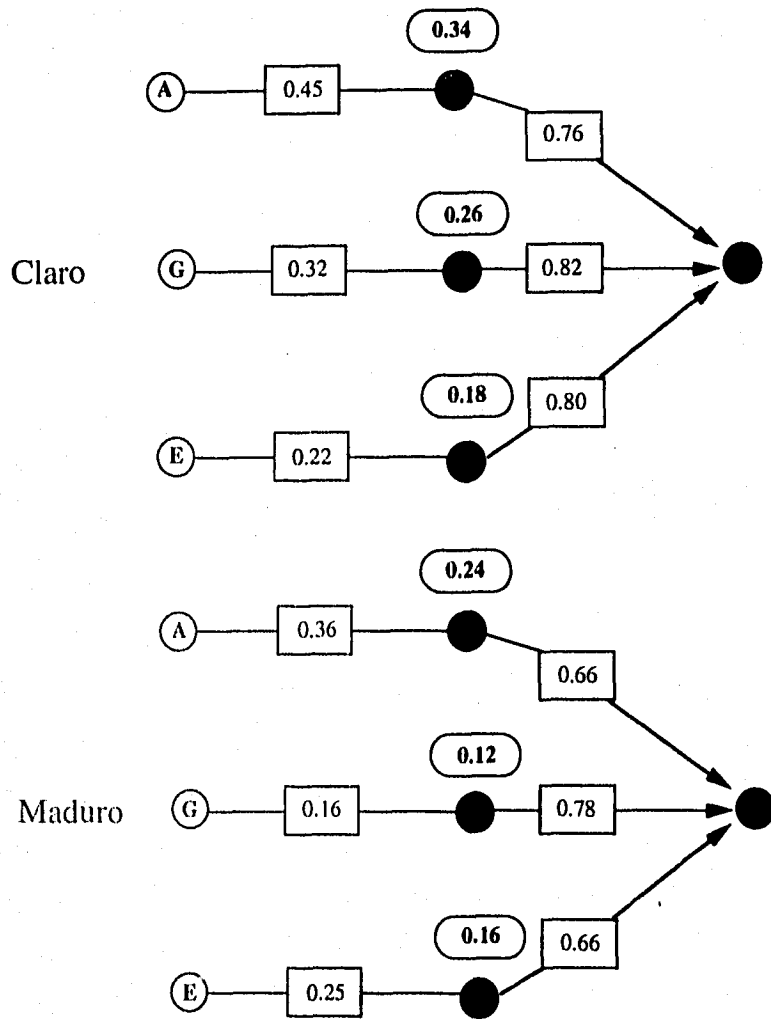


Figura 8. Probabilidad de transición de óvulo a semilla madura bajo el efecto de diferentes tipos de polinización y ambientes contrastantes. ○ = probabilidad de transición de óvulo a semilla inmadura. ● = probabilidad de transición de semilla inmadura a semilla madura. ● = probabilidad de transición de óvulo a semilla madura. A = autogámica, G = geneitogámica y E = entrecruzamiento. Los números dentro de los óvalos y en negritas indican los valores de la transición global óvulo-semilla madura.

actividades de mantenimiento, crecimiento y reproducción (Janzen, 1977; Augspurger 1981; Stepherson, 1981; Charnov, 1979 Stepherson, 1986; Martín y Lee, 1993). Por esto, los recursos que pueden ser destinados por las plantas a la formación de estructuras reproductivas y a la maduración de las semillas podrían ser mayores en los claros que en los sitios maduros (Stones, 1983; Smith, 1987; Levey, 1988; Calvo 1989; Denslow, et al., 1990).

6.2 Efecto de la exclusión de herbívoros y la aborción sobre la producción de semillas en dos ambientes contrastantes.

Existió un efecto del ambiente sobre el porcentaje de daños producidos por insectos en las distintas etapas de desarrollo de las semillas de Aphelandra aurantiaca. Sin embargo, los resultados fueron un tanto contradictorios con lo reportado por varios autores (Augspurger, 1984; Collins et al. 1985; Sork, 1987 y Levey, 1988) que argumentan que el nivel de daño por herbívoros, en general, es mas mayor en los sitios maduros que en los claros. En el presente trabajo se obtuvo que, en general, los claros presentaron las mayores proporciones de daño en las distintas etapas de desarrollo, excepto en el estadio de botón joven (óvulos; Cuadro 3). Sin embargo, la explicación a éste hecho posiblemente está relacionada con la temperatura del ambiente, pues los huevecillos y larvas de los depredadores se desarrollan mas rápidamente cuando hay aumento de la temperatura, provocando que haya mayor número de depredadores consumiendo simultáneamente (Green y Palmbald, 1975). Así mismo, se ha reportado que el número de individuos reproductivos de Aphelandra aurantiaca es mayor en los claros que en los sitios maduros, y por lo tanto se da una mayor densidad de flores (Calvo, 1989). Diversos autores refieren que la abundancia de alimento determina en buena medida, la cantidad de consumidores (Janzen, 1971; Augspurger, 1980;

Duggan, 1985; Auld, 1986). Esto podría traer como consecuencia una diferencia en la abundancia de depredadores entre ambientes que difieren en productividad.

Para los tres estadios florales (botón joven, botón maduro y flor abierta) más del 60% se encontraron sanos. Los daños ocurrieron principalmente en las estructuras reproductivas (ovarios, pistilos y estambres) y en la corola (obs.pers). Esto indica que los consumidores de flores de Aphelandra aurantiaca no presentaron una preferencia por alguna estructura floral, sino que una vez que se encuentran en la flor, consumen tanto la corola como otras partes de la flor. El efecto de este tipo de daño, sobre la producción de semillas puede ser, por lo tanto, considerable ya que el daño incluye a las estructuras reproductivas.

Comparando con otros trabajos, A. aurantiaca presenta niveles intermedios de daño en las flores. En la población de A. golfodulcensis y Justicia aurea, más del 40% de las flores muestreadas se encontraron dañadas en el estilo y en las anteras, lo cual tuvo efectos negativos en la producción de frutos (MacDade y Kinsman, 1980). Lo anterior sugiere que muchos herbívoros empiezan a contribuir en la pérdida de óvulos potenciales desde la etapa de floración, lo cual puede reflejarse en el proceso de reclutamiento (Harper, 1977; Crawley, 1983; Louda, 1983; Duggan, 1985; Sptehenson, 1986, Schemske, 1988; Louda et al., 1990, Lalonden et al., 1992; Toy et al., 1993).

La población de A. aurantiaca presentó pérdidas considerables en la transición de óvulo a semilla inmadura. Tanto en claros como en sitios maduros, en las primeras etapas de desarrollo de los frutos alrededor del 50% de los ovarios se encontraron dañados por larvas de insectos (obs. pers.). La abortición también contribuyó a la reducción en la producción de semillas, ésta representó alrededor del 20% de las pérdidas. Esto significa que aproximadamente el 70% de los óvulos se pierden en esa condición. Como resultado, esta primera etapa determinó el mayor riesgo de muerte de los individuos de A. aurantiaca, antes de que las

semillas sean dispersadas (Fig. 5a). El hecho que los herbívoros atacaron preferencialmente las flores y frutos inmaduros probablemente se debe que en estos estadios los tejidos son blandos y tiernos, el cual son más apetecible a los depredadores a diferencia de cuando la semillas se encuentra envuelta por una cápsula mas dura (Janzen, 1971; Warren, 1989; Lalonde y Roitberg, 1992; Greig, 1993).

En condiciones naturales, la proporción promedio de óvulos dañados en las infrutescencias (inmaduras y maduras) fue mayor en los sitios de selva madura que en los claros (Fig. 6a). Este mismo resultado se encontró en el experimento de exclusión de herbívoros. En el tratamiento sin insecticida (i.e., con presencia de herbívoros), en los claros se obtuvo una probabilidad de transición de óvulo a semilla inmadura de un poco más del 10%, mientras que en los sitios maduros ésta probabilidad fue menor al 0.5%. Esto indica que los herbívoros infligen mayor daño en los individuos que se encuentran en selva madura. Tal tendencia concuerda con otros estudios que indican que las semillas y plántulas reciben mayor daño por agentes bióticos en condiciones de sombra que en sitios abiertos de la selva (Auspurger 1984; Collins et al. 1985; Sork 1987).

En los claros existe una mayor disponibilidad de recursos nutricionales para las plantas que en el ambiente sombrío del sotobosque de los sitios maduros de la selva (Denslow et al. 1983; Bazzaz, 1984). La cantidad y calidad de productos secundarios que sintetiza una planta (que presumiblemente usa como defensas contra herbívoros) depende de la disponibilidad de recursos y energía que tiene disponible para ello (Mckey, 1974; Mckey, 1979; Leigh y Smythe, 1978). Posiblemente, en las condiciones reducidas de luz del sotobosque, Aphelandra aurantiaca asigna menor energía a la síntesis de compuestos secundarios que en los claros. Si esto fuese así, los mayores niveles de herbívora observados en las flores

y frutos en los sitios maduros podrían atribuirse a tales supuestas diferencias en los niveles de defensa química.

Los daños disminuyen notablemente cuando los frutos inmaduros alcanzaron su madurez (Fig. 5b). De los ovarios que no fueron dañados, la proporción que llegó a desarrollarse como fruto maduro fue mayor al 60%. Tal resultado podría estar relacionado con las características propias del fruto en esta etapa, el cual es una cápsula dura, lo que la hace más resistente a los herbívoros no importando la situación ambiental. Otra posible explicación podría ser que no existe un herbívoro importante que dañe las cápsulas y semillas maduras de Aphelandra aurantiaca.

Al aplicar el insecticida, en los sitios maduros la probabilidad de que un óvulo pase ser semilla inmadura aumentó 11% respecto al tratamiento control, mientras que en los claros esta probabilidad no fue afectada por la exclusión de herbívoros. Esto muestra que los herbívoros tienen un mayor impacto en los sitios maduros en las probabilidad que tiene un óvulo de convertirse en una semilla. La probabilidad de que una semilla inmadura pase al estadio de semilla madura aumenta en la mayoría de los casos a más del 50%, excepto en el tratamiento maduro sin insecticida con el 25% (Fig. 9). Este resultado muestra también la importancia que tienen los herbívoros para el destino demográfico que siguen los óvulos en los sitios maduros de la selva. Por lo tanto, a nivel global, aunque la transición óvulo-semilla madura, estuvo determinada en gran medida en la primera transición (óvulo a semilla inmadura), los daños producidos por los insectos son importantes para la sobrevivencia de las semillas antes de que estas se dispersen. Las probabilidad de transición óvulo-semilla madura fue para todos los tratamientos, siempre menor al 9%, siendo el valor más alto (8.8%) en el tratamiento con insecticida dentro de los claros y la menor en el tratamiento sin insecticida dentro de los sitios maduros (0.1%). Entre estos extremos existe una diferencia de 88 veces.

Comparado con lo encontrado en otros trabajos, el efecto de la exclusión de herbívoros por medio de insecticida sobre la proporción de óvulos que alcanzaron la etapa de semilla madura, fue relativamente pequeño en el caso de Aphelandra aurantiaca. En la planta anual Haplopappus squarrosus, al aplicar el insecticida la proporción de semillas producidas aumento un 53% respecto al control (Louda, 1982a). Asimismo, en una población de Haplopappus venetus la aplicación de insecticida aumentó cerca del 60% el número de reclutamientos respecto al control (Louda, 1983). Para una población de la planta anual Sarothamnus scoparius, la depredación de semillas disminuyó en un 75% con la aplicación de insecticida (Walof y Richards, 1977). Posiblemente, la elevada precipitación que se presenta en la selva de Los Tuxtlas disminuyó la efectividad del insecticida aplicado. En particular, en los meses en los que se llevó a cabo el experimento existe un gran aporte de lluvia (noviembre a febrero; Borgers y Popma, 1988) lo cuál posiblemente provocó un continuo lavado del insecticida, haciéndolo menos eficiente en la exclusión de insectos.

El porcentaje de óvulos y semillas dañados o abortados varió con la fase de desarrollo de estas estructuras. En la transición de óvulo a semilla inmadura las mayores pérdidas ocurrieron por daños de insectos mientras que la aborción produjo las mayores pérdidas en la transición de semilla inmadura a semilla madura. La transición global (óvulo a semilla madura) estuvo determinada principalmente por las pérdidas ocurridas en la primera fase de desarrollo (Fig. 8). La herbivoría pudo tener también un efecto sobre la aborción de semillas inmaduras a través del daño que producen los insectos sobre las cápsulas jóvenes. Existe evidencia de que el daño en ovarios puede interrumpir el desarrollo de los frutos (Sptepheron, 1981; Warren, 1989; Martín y Lee, 1993). La mayor temperatura prevaleciente en los claros puede acelerar el desarrollo de larvas de insectos herbívoros (Levey, 1988), aumentando a su vez el nivel de daño sobre las

flores y consecuentemente los niveles de abortión. Esto podría ser una explicación a la mayor proporción de abortos encontrada en los claros (Cuadro 3).

Como se discutió en la sección anterior sobre polinización, el entrecruzamiento puede ser un factor que también puede causar abortión en Aphelandra aurantiaca. Sin embargo, el mecanismo por el cual esto podría ocurrir queda por ser averiguado. El hecho de que el porcentaje de abortión fue mayor en los claros que en los sitios maduros desecha la posibilidad de que la falta de recursos sea un factor importante de abortión, como se ha hecho notar en otros trabajos (Dahlem y Boerner, 1985). Finalmente, existe la posibilidad de que un proceso de selección de genotipos a nivel de los óvulos y cigotos (Stephenson, 1981; Koptur, 1984; Augspurger, 1984; Bawa y Webb, 1984) sea también responsable de la abortión observada en Aphelandra aurantiaca.

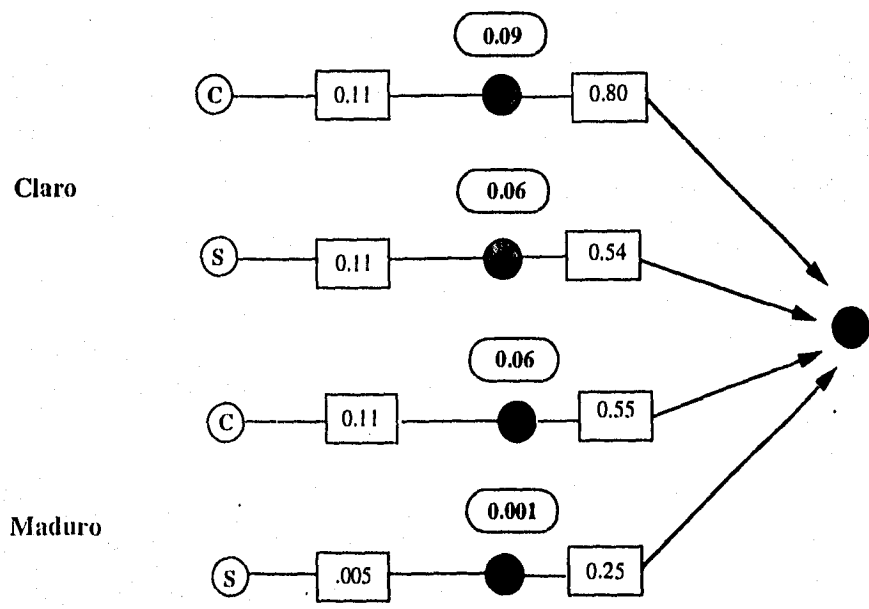


Figura 9. Efecto de herbívoros y el ambiente sobre: O=probabilidad de transición de óvulo a semilla inmadura. ● = probabilidad de transición de semilla inmadura a semilla madura. ● = probabilidad de transición de óvulo a semilla madura. La letra C indica el tratamiento con insecticida, la letra S el tratamiento control, sin insecticida. Los números dentro de los óvalos y en negritas indican los valores de la transición global óvulo-semilla madura.

VII. CONCLUSIONES

Bajo un sistema de polinización de entrecruzamiento, el presente estudio muestra que un óvulo producido por una planta de Aphelandra aurantiaca tiene una probabilidad de 9 en 100 de desarrollarse en una semilla madura en los claros pero de sólo 13 en 10,000 en los sitios maduros de la selva (Fig. 9). La exclusión de herbívoros a través de la aplicación de insecticida aumentó esta última probabilidad 69 veces. En contraste, bajo la exclusión de herbívoros, la probabilidad global de transición varió solo 2.8 veces debido a los diferentes tratamientos de polinización (Fig. 8). Estos resultados muestran que los insectos herbívoros tienen mayor relevancia que los polinizadores como mediadores del destino demográfico de los óvulos y semillas producidos por Aphelandra aurantiaca en la selva de Los Tuxtlas. Resultados particulares del presente estudio son los siguientes:

1. El ambiente, el tipo de polinización y la interacción de ambos factores determinan la proporción de semillas producidas. Los claros presentan mayor proporción de semillas sanas que los sitios maduros.
2. La polinización de mayor éxito en términos de producción de semillas fue la autogámica, seguida de la geitogámica y por último la de entrecruzamiento.
3. Bajo condiciones naturales, la mayor proporción de óvulos abortados ocurrió en los claros, en tanto que la mayor proporción de pérdidas por herbívoros se presentó en los sitios maduros.

4. La transición de óvulo a semilla inmadura es la etapa en la que se pierde la mayor proporción de óvulos potenciales a causa del daño por depredadores. Por este concepto se pierde mas del 80% de los ovarios.

5. En la fase de óvulo a semilla inmadura es dónde se presenta el mayor porcentaje de pérdidas óvulos por daño. La proporción general de óvulos dañados fue del 91%.

6. Más del 50% de semillas inmaduras son dañados antes de desarrollarse. La proporción de semillas inamaduras dañadas fue significativamente mayor en los sitios maduros que en los claros.

7. Una vez que los semillas maduran, menos del 6% son dañados. El ambiente no tiene un efecto significativo en el daño de las semillas maduras.

8. En términos demográficos, los individuos de Aphelandra aurantiaca que se encuentran en claros y que son polinizados por autogamia contribuyen en mayor medida al reclutamiento de plántulas, ya que en estos individuos se encontró la probabilidad más alta para la transición óvulo-semilla madura.

VIII. BIBLIOGRAFIA

- Aker, L. C. 1982. Regulation of flower, fruit and seed production by a monocarpic perennial, *Yucca whipplei*. Journal of Ecology 70:357-372.
- Andersen, A. N. 1988. Insect seed predators may cause far greater losses than they appear to. Oikos 52:337-340.
- Andersen, A. N. 1989. Pre-dispersal seed losses to insects in species of *Leptospermum* (Myrtaceae). Australian Journal of Ecology 14:14-18.
- Arizmendi, A. M. C. 1987. *Interacción entre los colibríes y su recurso vegetal en Chamela, Jal.* Tesis Profesional. (Biología) Facultad de Ciencias, UNAM, México. 180 pp.
- Arroyo, M. T. K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. Biotropica 17:287-301.
- Augspurger, C. K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): Influence pollinator attraction and movement. Evolution 34:475-488.
- Augspurger, C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: Experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae) Ecology 62:775-788.
- Augspurger, C. K. 1984. Light requirement of Neotropical tree seedlings a comparative study of growth and survival. Journal of Ecology 72:777-795.
- Auld, D. T. 1986. Variation in predispersal seed predation in several Australian *Acacia* spp. Oikos 47:319-326.
- Baker, H. G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. Evolution 9:347-348.
- Baker, H. G., R. W. Cruden e I. Baker. 1971. Minor parasitism in pollination biology and its community function in the case of *Ceiba acuminata*. Bioscience 21:1127-1129.
- Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of lowland tropical community. Evolution 28:85-92.

- Bawa, K.S. 1979. Breeding systems of trees in tropical wet forest New Zealand Journal of Botany 17:521-524.
- Bawa, K. S. y J. H. Beach. 1983. Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. American Journal of Botany 70:1281-1288.
- Bawa, K. S. y C. J. Webb. 1984. Flower, Fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of parental and maternal reproductive patterns. American Journal of Botany 71:736-751.
- Bazzaz, F.A. 1984 Dinámics of wet tropical forest and their species strategies. Pags. 233-243 *In*: Medina, E., H.A. Mooney. y C. Vázquez-Yanes (eds.). Physiological Ecology of plants of the Wet Tropic. Junk, La Haya.
- Beattie, A.J. 1971. A technique for the study of insect borne pollen. Pan Pacific Entomologist 47: 82.
- Begon, M., J. L. Harper y C.R. Townsend. 1986. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Pub., Oxford. 813 pp.
- Borgers, F. y J. Popma. 1988. *Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest*. Tesis Doctoral. Universidad Utrecht, Holanda.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Gap phase regeneration in tropical forest. Ecology 66:682-687.
- Búrquez, M. J. A. 1979. " *Biología floral de poblaciones silvestres y cultivadas de Phaseolus coccineus*." Tesis de Profesional (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México. 102 pp.
- Calvo, I. L. M. 1989. *Demografía y dinámica poblacional de Aphelandra aurantiaca en la selva alta perennifolia de los Tuxtlas, Ver.* Tesis Profesional (Biología) Facultad de Ciencias, UNAM, México. 210 pp.
- Charnov, R. L. 1979. Simultaneous hermaphrodites and sexual selection. Proceeding of the Natural Academy of Science 76:2480-2484.
- Chazdon, R. L. y Fetcher, N. 1984. Light environments of tropical forests. *In*: Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanes (Eds). Physiological Ecology of plants of the wet Tropic. Junk, La Haya. 254 pp.

- Crawley, M. J. 1983. Herbivory Dynamics of Animal-Plant Interactions. Blackwell Scientific publications, Londres. 437 pp.
- Crawley, M. J. 1993. Methods in ecology Glim for Ecologists. Blackwell Scientific Publications 379 pp.
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1985. Lista de las aves de la Estación de Biología Los Tuxtlas. Instituto de Biología, México. 41 pp.
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1986. Manual de identificación de los mamíferos de la estación de biología "Los Tuxtlas", Universidad Nacional Autónoma de México, México. 115 pp.
- Collins, B. S, K. P. Dunne and S.T.A. Pickett. 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. Págs. 218-234 In: White, L y S.T.A Pickett (eds.). The Ecology of Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press. *Rose en el pedregal de San Angel México. D.F.* Tesis Profesional (Biología). Facultad de Ciencias. U.N.A.M. México. 72 pp.
- Cook, R. E. 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. Págs. 207-231 In: Solbrig, O.T., S. Jain y P.H. Raven. (Eds) Topics in plant population Biology. Columbia Univ. Press. Nueva York.
- Cordova, B. 1985. Demografía de árboles. pags. 103-128 In: Gómez-Pompa, A. S. del. Amo (eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II. Alhambra Mexicana, México.
- Dahlem, T.S. y E.J. Boerner. 1985. Effects of canopy light gap and early emergence on growth and reproduction of *Geranium maculatum*. Canadian Journal of Botany. 65(2):242-245.
- Darwin, C. R. 1859. The different forms of flowers on plants of the same species. Londres 352 pp.
- Denslow, J. S., C. Schultz, P. M. Vitousek y B. R. Strain. 1983. Ecosystem processes in trefall of a tropical rain forest (Eds) Organizaton for Tropical Studies.
- Denslow, J. S., C. Schultz, P. M. Vitousek y B. R. Strain 1990. Growth responses of tropical shrubs to trefall gap environments. Ecological Monographs.

- De Steven, D. 1983. Reproductive consequences of insect seed predation in *Hamamelis virginiana*. Ecology 6:89-98.
- Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtlas" Veracruz. Revista de Biología Tropical. Supl 1:119-137.
- Dirzo, R., C.C. Horvitz., M. A. Quevedo y M. A. López. 1992. The effects of gap size and age on the understory herb community of a tropical Mexican rain forest. Journal of Ecology 80:809-822.
- Duggan, A. E. 1985. Pre-dispersal seed predation by *Anthocharis cardamines* (Pieridae) in the population dynamics of the perennial *Cardamine pratensis* (Brassicaceae). Oikos 44: 99-106.
- Eguiarte, F. E. L. 1983. *Biología floral de Manfreda brachystachya* (Cav.) Aker, L. C. 1982. Regulation of flore, fruit and seed production by a monocarpic perennial, *Yucca whipplei*. Journal of Ecology 70:357-372.
- Estrada, A. R. Coates-Estrada y M. Martínez-Ramos. 1985. La Estación de Biología "Los Tuxtlas": un recurso para la coservación y estudio del trópico húmedo en México. Pags. 379-394. In: Gómez-Pompa, A. S. del Amo (eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II. Alhambra Mexicana, México.
- Faegri, K. y Pijil Vander De, L. 1979. The Principles of Pollination Ecology. (eds.) Pergamon Press, Oxford England. 421 pp.
- Feinsinger, P. 1978. Ecological interaction between plants and hummingbirds in asuccessional tropical community. Ecological Monographs 48:269-287.
- Feinsinger, P. W.H. Busby, K.G. Murray, J.H. Beach, W.Z. Pounds y Y.B. Linhart 1988. Mixed Support for spatial heterogeneity in species interactions: hummingbirds in a tropical disturbance mosaic. American Naturalist. 131: 33-57.
- Fenner, M. 1985. Seed Ecology. Chapman y Hill. Nueva York. 151 pp.
- Flores, J. S. 1971. *Estudios de la vegetación del cerro del vigía de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver.* Tesis Profesional (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México.

- Green, T. W. y G. I. Palmald. 1975. Effects of seed predators on *Astragalus cibarius* and *Astragalus utahensis* (Leguminosae). Ecology 56:1435-1440.
- Gibson, D. N. 1978. Flora de Guatemala. Fieldiana: Botany 24: 328-340.
- Gola, G. G., C. Negri C. y Cappelletta 1965. Tratados de Botánica. Labor, Barcelona. 1137 pp.
- Grant, V. 1975. Genetics of Flowering Plants. Columbia Univ. Press, Nueva York. 514 pp.
- Greig, N. 1993. Predispersal seed predation on five *Piper* species in tropical rainforest. Oecologia 93:412-420.
- Hainsworth, F.R. y L.L. Wolf. 1972. Energetic of nectar extraction in a small high altitude tropical hummingbird, *Selasphorus flammula*. Journal Comp. Physiology, 80: 377-387.
- Halnchen, H. 1976. Nuestras Flores y Plantas: como identificarlas y cuidarlas. HMB, Barcelona.
- Harper, J. L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press. New York. 892 pp.
- Heinrich, B. 1975. Energetic of pollination. Annual of Review Ecology and Systematics 6:139-170.
- Heinrich, B. y P. Raven. 1972. Energetic and pollination ecology. Science 176:597-602.
- Heithaus, E. R., E. Stashko and P. K. Anderson. 1982. Cumulative affects of plant-animal interactions on seed production by *Bauhinia unguolata*, a neotropical legume. Ecology 63:1294-1302.
- Henny, R. J. 1978. Pollen tube growth following self and cross pollination of *Aphelandra squarrosa* "Danian" and *Aphelandra sinclairiana*. Incomp Newsl 10: 20-22.
- Hubbell, S. P. y P. A. Werner. 1979. On measuring the intrinsic rate of increase of populations with heterogeneous life histories. American Naturalist 113: 277-293.

- Hubbell, S. P. y R. B. Foster. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest implications for conservation. Pags. 25-41. In: Sutton, S.L., Whitmore, T.C. y A.C. Chadwick. (eds.). 1983. Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Blackwell Scientific Publications, Londres.
- Husband, B. C. and C.H. Spencer. 1993. Multiple origins of self-fertilization in tristylous *Eichhrnia paniculata* (Pontederiaceae): inferences from style morph and isozyme variation. Journal of Evolution Biology 6:591-608.
- Ibarra-Manríquez, G. N. 1985. *Estudios preliminales sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México*. Tesis Profesional (Biología) Facultad de Ciencias, UNAM, México. 264 pp.
- Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, Toxicity and dispersal. Evolution 23:1-27.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. Annual Review of Ecology and Systematics 2:465-492.
- Janzen, D. H. 1972. Predation of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pocysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigeria rain forest. Ecology 53:885-892.
- Janzen, D. H. 1974. Tropical backwater rivers, animals, and mast fruiting by Dipterocarpaceae. Biotropica 6:69-103.
- Janzen, D. H. 1977. Promising directions of study in tropical animal-plant interaction. Annual of the Missouri Botanical Garden 64:706-736.
- Janzen, D. H. 1978. Seeding patterns in tropical trees. Pags. 83-128 In: Tomlinson, P.B. and M. Zimmermann (eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press.
- Koptur, S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosoideae). Evolution 38:1130-1143.
- Kress, W. J. 1983. Self-incompatibility in Central American *Heliconia*. Evolution 37:735-743.
- Lalonde, R. G y B. D. Roitberg. 1992. Field studies of seed predation in an introduced weedy thistle. Oikos 65:363-770.

- Lande, R. y D. W. Schemske. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants genetic models. Evolution 39:24-40.
- Lee, T. D. y F.A. Bazzaz. 1982. Regulation of fruit and seed production in a annual Legume, *Cassia fasciculata* . Ecology 63:1363-1373.
- Leigh, E. G., and N. Smythe. 1978. Leaf production, leaf consumption and regulation of folivory on Barro Colorado Island. Pags. 33-50 In G.G. Montgomery, editor. The ecology of arboreal folivores. Smithsonian Institution. Press, Washington, D.C., USA.
- Levin, D. A. y H. W Kerster. 1974. Gene flow in seed plants. Evolutionary Biology 7:139-220.
- Levey, D. J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distribution of understory birds and plant. Ecology 69:1076-1089.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. Pags. 676. En: A. Gómez-Pompa, C., Vázquez-Yanes y A., Butanda. (eds.). Regeneración de selvas. CECSA, México.
- Louda, S. M. 1982a. Limitation of the recruitment of the shrub *Haplopappus squarrosus* (Asteraceae) by flower and seed feeding insect. Journal of Ecology 70:43-53.
- Louda, S. M. 1982b. Distribution ecology: variation in plant reclutament over a gradient in relation to insect seed predation. Ecological Monographs 52: 25-41 pp.
- Louda, S. M. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, *Haplopappus venetus* (Asteraceae) along a climatic gradient. Ecology 64: 511-521 pp.
- Louda, S. M, M. A. Potvin y S.K. Collinge. 1990. Predispersal seed predation, postdispersal seed predation and competition in reclutament of seedlings of a native thistle in *Sandhills prairie*. American Midl. Naturalist 124:105-113.
- Martín, M. E. y T. D. Lee. 1993. Self pollination and resource availability affect ovule abortion in *Cassia faciculata* (Caesalpinaceae). Oecologia 94:503-509.

- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. Pags.191-240 En: Gómez-Pompa A. y S.R. Del Amo. (eds.). 1976. Investigaciones sobre la regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México II. Alhama, México.
- Martínez-Ramos, M., E Alvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. Journal of Ecology 76:1-17.
- McDade, L. A. 1984. Systematic and reproductive biology of the Central American species of the *Aphelandra pulcherrima* complex (Acanthaceae). Annual Monographs Botanical Garden 71:104-165.
- McDade, L. A. 1985. Breeding systems of central American *Aphelandra* (Acanthaceae) American Journal of Botany 72:1515-1521.
- McDade, L. A. and S. Kinsman. 1980. The impact of floral parasitism in two Neotropical hummingbird-pollinated plant species. Evolution 34:944-957.
- McKey, D. 1974. Adaptive patterns in alkaloid physiology. American Naturalist 108:305-320.
- McKey, D. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. Pags. 55-133 In G.A. Rosenthal and D. H. Janzan, editors. Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, New York, USA.
- Núñez, F. J. S. 1991. *Biología evolutiva de **Datura stramonium** L. en el centro de México: Selección natural de la resistencia a los herbívoros, sistemas de cruzamiento y variación genética intra e interpoblacional*. Tesis de Doctorado en Ecología. Centro de Ecología. México. UACP y CCH, UNAM. 125 pp.
- Orians, G. H. 1982. The influence of tree-falls in tropical forest in tree species riches. Tropical Ecology 23:255-279.
- Percival, M. 1965. Floral Biology. Pergamon Press, Oxford. 423 pp.
- Ramírez, N. 1993. Reproductive biology in tropical shrub land of Venezuela Guayana. Journal of Vegetation Science 4: 5-12.

- Robertson, A. I., R. Giddins y T.J. Smith. 1990. Seed predation by insects in tropical mangrove forests. extent and effects on seed viability and the growth of seedlings. Oecologia **83**:213-219.
- Schemske, D. W. 1981. Floral convergence and pollinator Sharing in two bee-pollinated tropical herbs. Ecology **62**:946-954.
- Schemske, D. W. 1988. Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: a path analysis. Ecology **69**:1128-1137.
- Schemske, D. W. y Lande 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. Evolution **39**:41-52.
- Shivanna, K. R. 1982. Pollen-pistil interaction and control of fertilization. Pags. 131-174 In: B.M. Joni (eds.). Experimental embryology of vascular plants. Springer-Verlag. Berlín, Heidelberg.
- Smith, A. P. 1987. Respuesta de hierbas del sotobosque a los claros ocasionados por la caída de árboles. Revista de Biología Tropical **35**:111-118.
- Solbrig O. T. 1976. On the relative advantages of cross and self-fertilization. Annals of the Missouri Botanical Garden **63**:262-276.
- Sork, V. L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. Ecology **68**:1341-1350.
- Stebbins, L. G. 1957. Self fertilization and population variability in the higher plants. The American Naturalist **91**: 337-355.
- Stepherson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Annual Review and Ecology Systematics **12**:253-279.
- Stepherson, A. G. 1986. *Lotus corniculatus* regulates offspring quality through selective fruit abortion. Evolution **40**: 453-458.
- Stiles, F. G. 1971. Time, energy and territoriality of the Anna hummingbird (*Calyptanna*). Science **173**:818-821.
- Stiles, F. G. Temporal organization of flowering among the hummingbird plant wet forest. Biotropica. **10**: 735-743.

- Stiles, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution with particular reference to Central America. Annual Missouri Botanical Garden. 68:323-351.
- Stone, S. B. 1983. Costs and benefits of flower abscission and fruit abortion in *Asclepias speciosa*. Ecology 62:264-273.
- Thomson, J. D. 1983. Component analysis of community level interactions in pollination systems. In Feinsinger, P., K. Greg Murray, S. Kinsman and H.B. Willam. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. Ecology 67:449-464.
- Toledo, V. M. 1975. La estacionalidad de las flores utilizadas por los colibríes de una selva húmeda en México. Biotropica 7:63-70.
- Toy, J. B. y J. S. Toy. 1992. Oviposition preferences and egg survival in *Nanophyes shoreae* (Coleoptera, Apionidae), a weevil fruit-predator in south-east Asian rain forest. Journal of Tropical Ecology 8:195-203.
- Tybirk, K. 1993. Pollination, breeding system and seed abortion in some African acacias. Botanical Journal of the Linnean Society 112:107-137.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la estación de Biología tropical "Los Tuxtlas" Veracruz, México. Revista de Biología Tropical 35 :85-96.
- Vuilleumier, B. S. 1967. The origin and evolutionary development of heterostyly in the angiosperms. Evolution. 21: 210-226.
- Warren, G.A. 1989. (eds.) Plant-animal interactions. McGraw-Hill book company Nueva York, USA. 480 pp.
- Waser, N. M. y M. V. Price. 1991. Outcrossing distance effects in *Delphinium helsonii*: Pollen loads, pollen tubes and seed set. Ecology 72:171-179.
- Wasshausen, D. C. 1975. The genus *Aphelandra* (Acanthaceae) Smithsonian Contributions to Botany 18:1-157.
- Walof, N. and O.W. Richards. 1977. The effect of insect fauna on growth mortality and nativity of broom, *Sarothamnus scoparius*. Journal Ecology. 14: 787-798.

Whitmore, T. C. 1975. Tropical Rain Forests of the and East. Clarendon Press, Oxford. 281 pp.

Wilson L.C. y W.E. Loomis. (eds.).1968. Botánica. Hispano Americana, México. 682 pp.

Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis Prentice-Hall Inc., Nueva Jersey. 697 pp.