

25



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

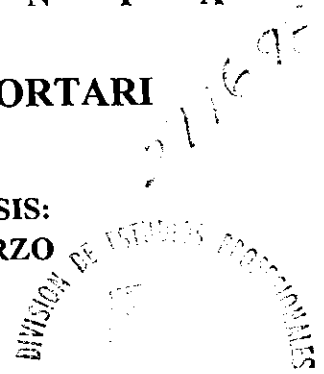
DEFENSA QUÍMICA Y POR HORMIGAS DURANTE LA ONTOGENIA DE *CECROPIA PELTATA* (CECROPIACEAE) EN LA SELVA LACANDONA

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I Ó L O G A
P R E S E N T A

EK DEL VAL DE GORTARI

DIRECTOR DE TESIS:
DR. RODOLFO DIRZO

1999



FACULTAD DE CIENCIAS
SECRETARÍA GENERAL

TESIS CON FALLA DE ORIGEN





Universidad Nacional
Autónoma de México

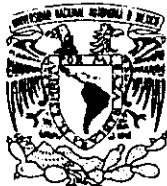


UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

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
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Defensa Química y por Hormigas durante la Ontogenia de
Cecropia peltata (Cecropiaceae) en la Selva Lacandona.

realizado por Ek del Val de Gortari

con número de cuenta 9455611-7 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Rodolfo Dirzo Minjares

Propietario

Dr. Carlos Vázquez Yanes

Propietario

Dr. Ken Oyama Nakagawa

Suplente

Dra. Rachel Mata Essayag

Suplente

Ing. Agr. Néstor A. Mariano Bonigo

Consejo Departamental de Biología

Edna María Suárez Díaz

Dra. Edna María Suárez Díaz

2

Nothing in biology makes sense except in the light of evolution
Dobzhansky (1973)

AGRADECIMIENTOS

A Rodolfo por dirigirme la tesis; enseñarme la entrada al mundo de la investigación en ecología; por todas las discusiones; y por el apoyo moral en todo momento que me han permitido comenzar a formarme académicamente y como ser humano. Espero poder heredar esa capacidad de maravillarse por la naturaleza y tratar de entender lo que ocurre.

A la Dra. Rachel Mata por permitirme realizar los ensayos químicos en su laboratorio; por su asesoría y por proporcionarme toda la ayuda técnica necesaria.

A los sinodales que revisaron mi trabajo e hicieron comentarios de suma utilidad en un tiempo récord, y que permitieron enriquecer la discusión o moderarla cuando fue necesario. Gracias: Ing. Agr. Néstor Mariano, Dr. Ken Oyama, Dra. Rachel Mata y Dr. Carlos Vásquez-Yanes.

Desde la planeación del trabajo Karina estuvo presente en todo momento. Muchas gracias por el apoyo y la discusión. Ha sido fundamental nuestra coexistencia para incurrir en el mundo de la ecología tropical.

Gracias Maricarmen, Laura y Blanca; sin su ayuda la sección de química hubiera sido imposible.

En el trabajo de campo fueron muchas manos picadas por hormigas las que hicieron posible esta tesis; gracias a Chankin, Karina, Gabriel, Manuel, Pola, Praxedes, Rafa, Ricardo y Rodrigo. A Santiago, por supuesto, gracias por enseñarme el camino para el conocimiento de las selvas.

A los compañeros de laboratorio (LIPA) gracias por la ayuda en el análisis y discusión a deshoras: Armando, Yola, Raúl Alcalá, Raúl Iván, Lalo, Lalo M, Fernando, Gume, Luis, Reina, Gina, César, Laura.

Agradezco muchísimo a la Estación de Biología Chajul por el apoyo logístico brindado, y a todas las personas que ahí laboran por la agradable compañía y por la ayuda en todo momento: Marisol, Mayra, Delia, Manuel, Rafael, Mario, Chankin, Moisés, Doña Blanca y Ramón.

A Rodrigo gracias por siempre estar presente y ayudarme a seguir en el camino del descubrimiento; sin ti nada hubiera sido posible.

A mi familia por el apoyo incondicional en la vida; gracias pa, ma, Lico, Xiuh, Jacinto y Juan.

A todos mis compañeros de la H. Facultad por los buenos e inolvidables momentos de estudio y reventón. Gracias: Sole, Ale Fregoso, Aurora, Ale Valero, Demon, Sotres, Eduardo, Luis Lemus, Toño, Mauricio, Leo, Angélica, Keller.

Gracias al Sr. Froilán Meraz del CIMMYT por proporcionar las larvas de *Spodoptera fugiperda* para realizar los ensayos de aceptabilidad. Igualmente agradezco a la compañía Rogor por regalarme el insecticida.

El estudio se realizó con apoyo financiero proveniente del presupuesto operativo asignado por el Instituto de Ecología, UNAM a Rodolfo Dirzo, y por el Programa Pew Scholars in Conservation and the Environment (subsidio otorgado a Rodolfo Dirzo).

INDICE

➤ RESUMEN	1
➤ INTRODUCCIÓN	2
• Interacciones entre plantas y animales	2
• Tipos de defensa	4
• Tolerancia	4
• Resistencia	5
a) Física	6
b) Química	6
c) Biótica	9
• Hipótesis de defensas alterativas	13
➤ HISTORIA NATURAL DEL SISTEMA DE ESTUDIO	18
➤ OBJETIVOS	26
➤ MATERIALES Y MÉTODOS	27
• El sitio de estudio	27
• Experimentos y observaciones	31
• Evaluación de la defensa por hormigas en plantas de <i>Cecropia peltata</i>	31
• Géneros de hormigas	33
• Comparación de los mecanismos defensivos entre dos estadios de desarrollo de <i>Cecropia peltata</i> : plantas juveniles pre-colonizadas y colonizadas	33
a) Tasa de herbivoría	33
b) Defensa química	35
c) Defensa física	37
d) Aceptabilidad por herbívoros	38
➤ RESULTADOS	39
➤ DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	59
➤ LITERATURA CITADA	71

RESUMEN

Cecropia peltata es una planta mirmecófito de amplia distribución en el neotrópico. Generalmente se encuentra asociada con hormigas del género *Azteca*. Se postula que éstas defienden a la planta del ataque de herbívoros, mientras que la planta proporciona alojamiento (en sus troncos huecos) y alimento (mediante la producción de cuerpos Mülllerianos) para la colonia de hormigas. En la Selva Lacandona, México, observé que estas modificaciones morfológicas no se presentan en plantas juveniles, y que, por lo tanto, dichas plantas juveniles no se encuentran colonizadas por las hormigas defensoras hasta que alcanzan una talla/edad mayor.

En primer término, realicé un experimento de remoción de la colonia de hormigas para comprobar su papel defensivo en las plantas colonizadas. Si bien, los resultados no fueron muy contundentes por las condiciones climáticas adversas, se observó un patrón marginalmente significativo en el que las plantas colonizadas por hormigas presentan un menor ataque por herbívoros y crecieron un poco más en términos de diámetro basal.

A fin de poner a prueba la hipótesis de que en la etapa previa a la colonización existe algún mecanismo defensivo alterno o complementario a la mirmecofilia, se comparó: la herbivoría, los metabolitos secundarios (fenoles totales y taninos condensados), la cantidad de tricomas, y se realizaron pruebas de aceptabilidad de follaje por herbívoros generalistas. Al mismo tiempo, se midió el crecimiento de las plantas en términos de altura, diámetro basal y número de hojas, como estimativa del desempeño.

La tasa de herbivoría resultó ser significativamente mayor en los individuos que aún no han sido colonizados por hormigas. La concentración de fenoles totales y taninos condensados fue mayor en los individuos colonizados, la densidad de tricomas también fue mayor en plantas colonizadas, y en los experimentos de aceptabilidad por herbívoros generalistas, se encontró que éstos prefieren el tejido vegetal proveniente de las plantas no colonizadas. El incremento en altura (compensado por la altura inicial de las plantas) resultó ser estadísticamente indistinguible para los dos estadios.

Es notable el hecho de que las plantas colonizadas, además de la defensa biótica en contra de los herbívoros, presentan una mayor concentración de metabolitos secundarios y tricomas, potencialmente defensivos. En contraste, a pesar de que las plantas pre-colonizadas sí tienen defensas químicas y físicas, las presentan en menor cantidad, y no encontré ningún mecanismo de defensa alternativo en ellos. Al parecer, los juveniles pre-colonizados tienen que lidiar con los herbívoros de otra manera. La tolerancia podría ser uno de estos mecanismos, y es una estrategia hasta ahora poco explorada.

Esto sugiere que la presión de selección por herbivoría podría ser muy alta en las plantas recientemente colonizadas, pues presentan varias estrategias de defensa: biótica, química y física.

INTRODUCCIÓN

Interacciones entre plantas y animales

Las interacciones entre plantas y animales constituyen una interfase biótica que nos permite estudiar y entender la complejidad del proceso evolutivo en la naturaleza (Howe y Westley 1989). Esto se debe a que todos los seres vivos (incluidos plantas y animales) presentan un conjunto de relaciones bióticas que pueden ser benéficas, antagónicas o neutras para los individuos que interactúan, de manera que la evolución de un determinado grupo de organismos depende de sus relaciones con los demás.

Por medio de estas interacciones nos podemos dar cuenta de que los organismos no evolucionan en un mundo vacío de manera independiente y únicamente en interacción con el ambiente físico, sino que se encuentran inmersos en una intrincada red de fuerzas selectivas bióticas y abióticas, que tiran en diferentes direcciones. El enfoque ecológico-evolutivo nos permite apreciar la naturaleza de las plantas y los animales como entidades dinámicas, debido a que las presiones de selección ejercidas por uno de los componentes puede originar respuestas adaptativas en el otro, que a su vez pueden convertirse en presión selectiva para el primero, y esto puede continuar de manera recurrente originando procesos de coevolución y especiación (Dirzo y Harper 1982; Harper 1977).

Dentro de las interacciones antagónicas entre los seres vivos sobresale la herbivoría. Esta interacción puede ser considerada como un tipo de depredación. Sin embargo, gracias al tamaño de las plantas, con frecuencia mayor con respecto al herbívoro, y a su estructura modular, el consumo de tejido vegetal rara vez tiene consecuencias letales para la planta (Harper 1977; White 1984). Por lo cual, las consecuencias ecológicas de la herbivoría son diferentes a las de la depredación (Dirzo 1984; Krebs 1994). No obstante, cuando el herbívoro se alimenta de la planta, ésta sufre una disminución en sus tejidos (p. ej. área fotosintética) lo cual puede repercutir directamente en su adecuación (Dirzo 1984; Marquis 1984,

1987). Al mismo tiempo, por medio de este consumo, el herbívoro adquiere nutrientes que por lo general le ayudan a incrementar su adecuación (Krebs 1994).

Desde la perspectiva de la planta, estas relaciones entre plantas y herbívoros no ocurren de manera aislada. La herbivoría en las comunidades naturales afecta también las relaciones de competencia de las plantas ya sea con individuos de la misma especie, como con individuos de otras. Así, aún en casos en los que la herbivoría no es muy alta, el crecimiento y la reproducción de los individuos se pueden ver considerablemente reducidos (Coley 1983; Coley y Barone 1996; Crawley 1989; Dirzo 1984). Podríamos decir que cuando un herbívoro prefiere una planta sobre otra, el desempeño y las posibilidades de sus plantas vecinas (tanto de la misma especie como de otras) de dejar descendencia con respecto a la planta preferida pueden aumentar, y la competencia por los recursos entre las plantas, verse alterada.

Por otra parte, con frecuencia y aún en ausencia del efecto adicional, sinérgico, debido a la presencia de plantas vecinas, los herbívoros, cuando tienen un hábito gregario, o cuando tienen un tamaño desproporcionadamente grande con relación al de la planta, pueden consumir tejido vegetal en tal magnitud que pueden afectar el éxito reproductivo o la sobrevivencia de la planta (Crawley 1989). Entonces, los herbívoros no sólo ejercen un impacto proximal (ecológico) al alterar las relaciones de competencia, abundancia y distribución de las plantas, sino que también pueden influir de manera diferencial sobre la reproducción y sobrevivencia de los individuos de una población (Dirzo 1984). Cuando aunado a esto existe heredabilidad de ciertos caracteres adaptativos de las plantas que determinan el daño diferencial, los herbívoros actúan como agentes de selección natural y pueden tener un impacto evolutivo (final) (Marquis 1984).

Los caracteres adaptativos de las plantas que les permiten afrontar el desafío ecológico y evolutivo de la herbivoría incluyen defensas de varios tipos, que enseguida reviso someramente.

Tipos de defensa

Debido al impacto que tienen los herbívoros sobre las plantas, éstas han desarrollado, en el curso de su evolución, numerosas estrategias para defenderse de los herbívoros. Los mecanismos defensivos pueden resumirse en dos grandes rubros: la tolerancia y la resistencia. La tolerancia es un sistema defensivo que involucra la capacidad de los vegetales para soportar la herbivoría, con pérdidas mínimas en su crecimiento y reproducción (Rosenthal y Welter 1995). En contraste, la resistencia implica el "enfrentamiento" de las plantas con los herbívoros, es decir, el despliegue de mecanismos que repelen, enferman, envenenan o advierten del peligro (Rosenthal y Kotanen 1994). El resultado neto es la reducción del daño presente en una planta dada. En una medición de la magnitud del daño proporcional (D) presente en una planta (p. ej., la proporción del área foliar dañada), la resistencia (R) se puede definir como $R = 1 - D$.

Con estas dos estrategias de defensa, una planta que presente un daño significativo (i.e. poca resistencia), podría no ser drásticamente afectada en su desempeño, a través de una alta tolerancia (Whitham *et al.* 1991).

Tolerancia

La tolerancia como estrategia defensiva en contra de los herbívoros, involucra dos tipos de factores:

- a) Intrínsecos: características genéticas y desarrollo ontogenético. Con base en estos factores, en respuesta a la herbivoría, la planta puede reflejarlos en atributos tales como la capacidad de almacenar nutrientes, flexibilidad en la tasa fotosintética, patrones de asignación de recursos, toma de nutrientes del ambiente y plasticidad en la arquitectura de la planta (Rosenthal y Kotanen 1994; Rosenthal y Welter 1995). Evidentemente en todos estos puntos, la plasticidad fenotípica juega un papel fundamental.
- b) Extrínsecos: Estas características se refieren más a las interacciones de la planta con el medio biótico y abiótico; incluyen disponibilidad de nutrientes en

el ambiente y el tipo de herbivoría que está sufriendo la planta (cantidad y calidad) (Rosenthal y Kotanen 1994; Rosenthal y Welter 1995).

Los dos factores en conjunto constituyen la estrategia que proporciona tolerancia al daño por herbívoros de una planta. Cuando una planta es atacada puede tolerar la herbivoría si tiene la capacidad genética de movilizar nutrientes de los tejidos fuente (fotosintéticos o de almacén) hacia los tejidos dañados, o bien de acelerar la toma de nutrientes del ambiente (luz y agua principalmente) para acelerar el metabolismo que permita la compensación del tejido dañado.

Generalmente los mecanismos de tolerancia están relacionados con el crecimiento y la reproducción de las plantas, por lo que resulta difícil separar los efectos de cada uno de los mecanismos, y no se puede hablar con certeza de que el carácter tolerante de una planta está siendo el blanco de la selección natural. Pudiera ser que los agentes selectivos que favorecen este tipo de defensa fuesen diferentes a los herbívoros, y que en realidad el mecanismo seleccionado fuese el crecimiento acelerado o algún otro (Rosenthal y Kotanen 1994).

Debido a la gran cantidad de insectos y mamíferos herbívoros, y a la imposibilidad de escapar completamente de su ataque, la tolerancia de las plantas debe jugar un papel importante en la evolución de las interacciones planta-herbívoro. Sin embargo, la tolerancia no puede equipararse con la resistencia, pues la tolerancia no reduce la adecuación de los herbívoros y, al mismo tiempo, es difícil visualizar que los herbívoros puedan consumir diferencialmente a las plantas debido a los caracteres que proporcionan la tolerancia, por lo que los herbívoros podrían no estar actuando como agentes selectivos (Rosenthal y Kotanen 1994).

Resistencia

La otra estrategia defensiva de las plantas, la resistencia, implica varios mecanismos para afrontar a los herbívoros. Enseguida los reviso.

a. Resistencia Física

La defensa física de las plantas implica una resistencia mecánica proporcionada por las partes externas y las fibras internas de las estructuras vegetales. Los principales mecanismos involucrados son: espinas, dureza del tejido (dada por lignina, celulosa y otras moléculas), silicatos y tricomas.

El impacto de la defensa física sobre los herbívoros ha sido documentado en varios trabajos, pero la eficiencia de dichas defensas varía dependiendo de la planta (Coley 1983) y de la capacidad de los herbívoros para contrarrestarla.

b. Resistencia Química

La resistencia química se ha observado en las plantas desde hace mucho tiempo. La naturaleza de las sustancias químicas involucradas en la defensa es muy diversa, pero se sabe que las moléculas más distribuidas en el reino vegetal y también con mayor eficiencia, son los metabolitos secundarios derivados del fenol (como polifenoles y taninos), así como derivados del cianuro, alcaloides y terpenoides (Harborne 1997). También se ha encontrado que esta defensa química puede estar presente en la planta cuando el herbívoro la ingiere, o puede ser inducida por éste, de tal manera que cuando la planta es consumida, la producción de metabolitos químicos defensivos se dispara. La defensa inducida se ha encontrado en muchas familias y hábitats, incluyendo plantas de sitios intersticiales, bosques templados y tropicales, desiertos y pastizales (Karban y Baldwin 1997). Además, dentro del género *Cecropia*, Agrawal (1998) demostró un tipo particular de defensa inducida. Cuando esta planta es dañada por herbívoros, se liberan ciertos metabolitos que atraen a las hormigas defensoras que viven en su interior para atacar a los depredadores.

Variación en la defensa

Los mecanismos defensivos en contra de los herbívoros no se encuentran distribuidos en el reino vegetal de una manera homogénea. Entre las diferentes especies de plantas existen algunas que presentan una gran cantidad (tipo y/o concentración) de metabolitos secundarios, mientras que otras no tienen tal

abundancia o diversidad. Pero la variabilidad entre las especies no se limita a la cantidad de defensa que presentan, sino que también difieren en la forma de defenderse. Mientras que algunas especies son tolerantes a los herbívoros, otras son resistentes; y dentro de la resistencia, algunas plantas utilizan mecanismos químicos y otros mecanismos físicos o biológicos (Coley 1983).

Dentro de las poblaciones de una misma especie también encontramos variación. Hay individuos que se defienden más que otros. Un ejemplo de esta variabilidad, ha sido descrita en una población de *Trifolium repens* en Gales, donde la distribución de cianógenos defensivos no es igual entre los individuos. En este sistema polimórfico existen algunas plantas que producen este tipo de compuestos y otras que no. Aún más, entre las plantas cianogénicas de este sistema, la magnitud de la respuesta cianogénica también difiere entre individuos (Dirzo y Harper 1982).

En una sola planta, la defensa tampoco es necesariamente igual para todos los tejidos. Por lo general las hojas jóvenes son defendidas por metabolitos secundarios de bajo peso molecular, del tipo de los glucosinatos, mientras que las maduras son defendidas por reductores de digestibilidad como lignina y celulosa. Entre los diferentes módulos de una planta también puede haber variabilidad, y las flores pueden estar menos defendidas que las hojas, dependiendo del tipo de planta (Harper 1977).

Las evidencias sobre la gran variación en la defensa en el reino vegetal, han derivado en que numerosos investigadores hayan buscado explicaciones para este fenómeno.

Una primera explicación la postula la Teoría de la Apariencia (Feeny 1976), la cual propone que las plantas pueden dividirse en dos grandes grupos: las aparentes y las no aparentes. Las que son aparentes para los herbívoros se encuentran disponibles y evidentes en el tiempo y el espacio. Ejemplos de esto incluirían a las plantas perennes, de gran abundancia o de gran tamaño. Las no aparentes, en contraste, no son tan detectables o predecibles en el tiempo y/o espacio. Los ejemplos representativos incluyen plantas efímeras, de poca abundancia y/o tamaño pequeño. Esta dicotomía de apariencia se aplica tanto

para especies como para los diferentes tejidos, individuos y poblaciones. Como la relación de estos dos tipos de recursos (plantas) con los herbívoros no es igual en términos de su susceptibilidad para ser descubiertos, la teoría predice que existen diferencias en la manera de resistir a éstos. Se postula que las plantas menos aparentes deben presentar defensas cualitativas que son eficientes contra los herbívoros generalistas (p. ej., glucosinolatos), mientras que las plantas aparentes tienen defensas cuantitativas que dependen de su concentración para ser efectivas (p. ej. reductores de digestibilidad, taninos) y sirven para enfrentar tanto herbívoros generalistas como especialistas.

Otra explicación teórica relacionada con la anterior, la Teoría de la Defensa Óptima, fue propuesta por Rhodes y Cates (1976). Estos autores postulan que las plantas presentan una distribución de los mecanismos defensivos en contra de herbívoros que permite una estrategia de defensa óptima, es decir, la defensa que maximice los beneficios con el costo energético más bajo posible. Similar a la teoría de la apariencia, en la Teoría de Defensa Óptima se postula que las plantas y los tejidos vegetales pueden ser aparentes o efímeros (*sensu* Feeny 1976) desde el punto de vista de los herbívoros, y la defensa en contra de éstos depende de tal característica. Así, las plantas y tejidos efímeros escapan en tiempo y espacio de los herbívoros especialistas, y para defenderse de los generalistas, utilizan metabolitos secundarios baratos, tóxicos y divergentes. Por el contrario, las plantas y tejidos aparentes no escapan, y por lo tanto utilizan defensas más costosas que reducen la digestibilidad y son eficientes tanto para herbívoros generalistas como especialistas.

Otro enfoque teórico para explicar la distribución diferencial de la defensa en contra de los herbívoros entre las plantas, fue propuesto por Coley *et al.* (1985), bajo el marco de la Teoría de Disponibilidad de Recursos. Estos autores argumentan que la disponibilidad de recursos es el factor que explica la distribución diferencial de la defensa en contra de herbívoros. En esencia afirman que las plantas pueden diferenciarse por su estrategia adaptativa de crecimiento, determinada por la abundancia de recursos en su ambiente típico. Así, las plantas que crecen en sitios con abundancia de recursos se desarrollan muy rápido y

generalmente no invierten muchos recursos y energía en defensa, al tener la capacidad de reemplazar el tejido que pierden por herbivoría. En contraste, las plantas adaptadas a sitios más pobres, despliegan un crecimiento más lento y se defienden más, porque no pueden producir nuevos tejidos de reemplazo con la misma frecuencia. Un punto muy importante de la teoría de asignación de recursos, subyacente a la hipótesis de disponibilidad de recursos, es la existencia de un conflicto ("trade-off") entre los recursos asignados a diferentes funciones. *Es decir, que la energía disponible para todas las funciones de una planta conforma un conjunto finito, por lo que la plantas no pueden invertir todos los recursos para dos o tres funciones al mismo tiempo: si crecen muy rápido esto es a la expensa de producir defensas o reproducirse en el mismo momento y/o magnitud y viceversa* (Coley *et al.* 1985; Bazzaz *et al.* 1987).

c. Resistencia Biótica

Además de la defensa química y física, las plantas han evolucionado en conjunto con otros animales (en particular con las hormigas), estableciendo una relación de beneficio mutuo, donde los animales proveen la defensa contra herbívoros y las plantas proporcionan el alimento necesario para sus guardias (Hölldobler y Wilson 1991; Huxley y Cutler 1991; Jolivet 1998). Este mutualismo puede definirse como una interacción entre especies en la cual la adecuación de cada especie interactuante se incrementa por la acción de la otra especie (Janzen 1985). La asociación mutualista defensiva más abundante sucede entre hormigas (varios linajes) y plantas (incluyendo también varios linajes) y se denomina mirmecofilia.

La hipótesis evolutiva mejor aceptada para la aparición de la mirmecofilia es la presión ejercida por los herbívoros sobre las plantas (Fonseca 1994; Janzen 1969). Este tipo de relación implica que, a cambio de una defensa en contra de los herbívoros, las plantas suministran alimento para las hormigas en forma de nectarios extraflorales o de otros cuerpos alimenticios y también proporcionan un refugio para la colonia en su interior, en estructuras denominadas domacios. El ejemplo clásico de mirmecofilia es el de plantas del género *Acacia* y hormigas *Pseudomyrmex* (Janzen 1969). Además de este caso, se ha demostrado la

existencia de mirmecofilia en otras formas de vida de las plantas (hierbas, arbustos, árboles y lianas); así como en ambientes tropicales, templados y áridos (Schupp y Feener 1990). En varias asociaciones mirmecófilas, las hormigas cultivan homópteros en los domacios para ordeñarlos y complementar la dieta de la colonia (Bentley 1977; Frías 1996; Hölldobler y Wilson 1990).

Se conoce, además, algunos casos aislados de resistencia biótica ejercida por avispas (*Polistes inestabilis*) sobre la planta *Croton suberosus*, aunque la evidencia sugiere que en este caso, la relación es más de carácter próximo que evolutivo, y los autores de este estudio lo interpretan como un mutualismo oportunista (Dominguez *et al.* 1989).

Al igual que en el caso de la defensa química y física, dentro de la defensa biótica también se presenta una considerable variación espacio-temporal, así como específica. Dado que el presente estudio concierne directamente a la defensa biótica, aquí presento los patrones más sobresalientes de la variación en la mirmecofilia, derivados de una revisión de la literatura disponible hasta 1998. Tal revisión encara tres preguntas fundamentales.

- ¿Dónde es más abundante la mirmecofilia?

La relación mirmecófila se conoce en 465 especies de plantas distribuidas en 52 familias, sin embargo este número se ve incrementado cada año con los nuevos estudios enfocados al tema (Jolivet 1998).

La distribución de plantas mirmecófitas está concentrada cerca de la región ecuatorial, de manera que es más abundante en los trópicos con respecto a las regiones templadas. Una explicación para esta distribución tiene que ver con los cambios de temperatura a lo largo del día y entre las estaciones del año, pues en climas fríos las plantas no tendrían la capacidad de albergar hormigas en su interior de manera permanente (Davidson *et al.* 1989).

Dentro de la región tropical, la mirmecofilia es más común en el nuevo mundo. En esta región se han descrito 250 especies de plantas (i.e. el 53% del total conocido) pertenecientes a 19 familias, y 180 especies de hormigas dentro de cinco subfamilias que presentan este tipo de mutualismo (Janzen 1969). *Groso*

modo, se calcula que en África existen 65 especies de plantas mirmecófitas y 150 en Asia (Jolivet 1998). En los neotrópicos, los porcentajes de plantas mirmecófitas son relativamente bajos a escala local. Por ejemplo, para la selva de Los Tuxtlas en Veracruz, encontraron que de 289 especies de plantas analizadas 9 (3.1%) son mirmecófitas, asociadas a 26 especies de hormigas (Ibarra y Dirzo 1990); en la reserva del Manu, Perú, Davidson *et al.* (1989) observaron un porcentaje un poco mayor, 8 de 229 especies analizadas (13.1%)

Por otra parte, se sabe que el carácter mirmecófilo de las plantas está relacionado con su filogenia. Por ejemplo, en la región de Panamá, Schupp y Feener (1990) descubrieron que la mayoría de los géneros de plantas mirmecófilas (87%) tienen al menos dos especies que se asocian con hormigas. Es decir que a pesar de que el carácter mirmecófilo esté presente en especies de varias familias de plantas, generalmente dentro de una familia esta característica es compartida por varias especies, por lo que seguramente la heredaron de un ancestro común. La familia Melastomataceae es un ejemplo de que la mirmecofilia puede relacionarse en alguna medida con la filogenia. Del total de las mirmecófitas descritas (*i.e.*, 465), 80 (17%) pertenecen a esta familia (Vasconcelos 1991). Otro caso que sirve de ejemplo es el del género asiático *Neonauclea* (Rubiaceae), con 17 especies (*i.e.*, 28%) que son mirmecófitas (Maschwitz y Fiala 1995). Estos dos ejemplos sugieren que la mirmecofilia puede presentarse como consecuencia de un fuerte arrastre filogenético.

- ¿Qué forma de vida tienen las plantas mirmecófitas?

La mayoría de las especies mirmecófitas de los trópicos (61%) son plantas demandantes de luz, de rápido crecimiento, conocidas como pioneras (Schupp y Feener 1990). Esto tiene dos explicaciones posibles: por un lado, si seguimos los parámetros de la teoría de asignación de recursos, las plantas pioneras que habitan en sitios de abundancia de recursos, deberían tener defensas cualitativas y se cree que la asociación con hormigas es relativamente barata de producir, por lo que pueden ser consideradas como una defensa de este tipo (Fonseca 1994), aunque requiere de una manutención constante.

La otra explicación se refiere a la limitación por hormigas. Esta hipótesis propone que el origen y la manutención de la defensa por hormigas, están restringidos por aspectos de la comunidad de los insectos. Debido a que las hormigas son organismos principalmente carnívoros, los insectos son el alimento más importante para las colonias, y éstos son más abundantes en los lugares abiertos. Entonces las hormigas son menos abundantes en lugares con pocos insectos, y esto se ve reflejado en la menor cantidad de plantas mirmecófitas en sitios cerrados (Schupp y Feener 1990); cabe señalar que esta explicación responde al origen de la mirmecofilia, más que a su manutención, puesto que las hormigas que habitan dentro de las plantas, generalmente ya dejaron de depender de los insectos forrajeadores, por lo tanto es una hipótesis de tipo evolutivo.

En su estudio de la mirmecofilia en Panamá, Schupp y Feener (1990) analizaron cómo estaba relacionado el carácter mirmecófilo con la forma de vida de las plantas. Encontraron que a nivel de especie, la mayoría de las plantas son lianas. Sin embargo, a nivel de género y familia, no existe esta relación porque tanto los géneros como las familias estudiadas no presentan un sólo tipo de forma de vida. Por otro lado, Bentley (1981) postula que seguramente la mirmecofilia puede estar favorecida en las lianas porque esta forma de vida resulta benéfica para aumentar el área de forrajeo de la colonia de hormigas, ya que las lianas están en contacto con un gran número de ramas de diferentes árboles, donde las hormigas podrían conseguir un mayor número de presas. De nueva cuenta, este argumento se refiere a la hipótesis del origen de las plantas mirmecófitas, mas no explica el mantenimiento de esta asociación. Esta explicación podría aplicarse, en términos ecológicos, a las hormigas que mantienen una asociación con plantas mirmecófitas, pero que no dependen exclusivamente del alimento que les proporcionan las plantas en donde viven.

- ¿En qué ambientes viven?

Como la mayoría de las especies mirmecófilas son plantas pioneras, los ambientes en los que se desarrollan principalmente son lugares con abundancia de recursos (luz y nutrientes en el suelo), es decir en claros y a los costados de

caminos y cerca de fuentes de agua. En América tropical, los géneros *Cecropia* (Cecropiaceae), *Ochroma* (Bombacaceae), y *Pouruma* (Moraceae) son muy abundantes tanto en los claros selváticos como a la orilla de los caminos (Jolivet 1987). En Asia, las especies del género *Macaranga* (Euphorbiaceae) (Fiala *et al.* 1994) y *Neonauclea* (Rubiaceae) (Maschwitz y Fiala 1995) también habitan en lugares similares. En Africa *Barteria* (Passifloraceae) (Janzen 1972) y *Bracystephanus* (Acanthaceae) (Champluvier 1994) son representantes de especies pioneras, que también viven en ambientes con gran disponibilidad de luz.

Sin embargo también existen mirmecófitas que habitan en lugares más umbrófilos de selva madura como *Maieta guianensis* (Melastomataceae) (Vasconcelos 1991), *Tachigali myrmecophila* (Caesalpinaceae), *Douroia* sp. (Rubiaceae) y *Cordia nodosa* (Boraginaceae) en Amazonia (Fonseca 1994), pero son menos comunes.

Hipótesis de defensas alternativas

Además de la variación espacio-temporal e interespecifica descrita anteriormente, las plantas mirmecófitas también presentan una variación en sus mecanismos defensivos. No todas las plantas presentan hormigas que las defiendan con igual eficiencia (Fowler 1993), y aún no ha sido descrito ningún caso de polimorfismo genético de mirmecofilia como en el caso de la defensa química (*cf.* Dirzo y Harper 1982). No obstante, al igual que el resto de los organismos vivos, las plantas pasan por varios estadios de desarrollo durante su vida, durante los cuales sufren cambios fisiológicos y morfológicos que implican modificaciones en las rutas metabólicas, pues desempeñan nuevas funciones y dejan de realizar otras. La relación de las plantas mirmecófitas con los herbívoros no es la excepción, y con frecuencia los mecanismos de defensa en contra de éstos, cambian a lo largo de su desarrollo.

Existen algunos trabajos que comprueban inequívocamente la defensa de las plantas mirmecófitas en contra de herbívoros por parte de sus hormigas asociadas. El común denominador de estos estudios es que la comprobación de la

defensa por hormigas se ha hecho utilizando plantas adultas o juveniles (Bentley 1977; Fiala *et al.* 1991; Fonseca 1994; Fías 1996; Gaume, *et al.* 1997; Janzen 1969; Schupp 1986; Vasconcelos 1991). Sin embargo, la defensa en contra de herbívoros en las plantas mirmecófitas que pasan por una etapa en la que todavía no han sido colonizadas por las hormigas, no se ha analizado.

Ya que las plántulas, individuos infantiles y juveniles tempranos de las especies mirmecófitas también están sometidos a una fuerte presión por parte de los herbívoros, surge la pregunta: ¿cómo se defienden las plantas mirmecófitas en los primeros estadios de desarrollo, previos a la colonización por hormigas?

Una respuesta tentativa sería que las plantas pequeñas presentan algún mecanismo de resistencia alternativo, que sustituye a la asociación con hormigas. Tales mecanismos de resistencia podrían ser químicos (una concentración de metabolitos secundarios mayor o diferente de la de los adultos) o físicos (tricomas, pelos, fibras o celulosa en mayor cantidad). La existencia de dichos mecanismos de resistencia en las plantas mirmecófitas en estadios infantiles y juveniles, determinaría su defensa en la etapa previa a la colonización por hormigas.

Otra estrategia diferente podría ser que las plántulas y los juveniles tempranos no utilicen mecanismos de resistencia y que escapen de los herbívoros por medio de un *crecimiento acelerado, conducente a que los primeros estadios ontogenéticos, sean muy cortos*. De este modo, la adquisición de las características fisiológicas y morfológicas, que les permitieran comenzar la asociación con las hormigas sucedería también en un lapso muy corto.

Estos dos mecanismos son compatibles con la explicación de los conflictos energéticos propuestos por la teoría de asignación de recursos. En esencia, en los primeros estadios de desarrollo de la planta, la energía utilizada por los adultos para mantener la asociación mirmecófila, se comprometería a otras funciones, ya sea defenderse (química y físicamente) o crecer aceleradamente.

Pero existen otras posibilidades para las plantas mirmecófitas juveniles. La tolerancia a la herbivoría puede ser un camino concebible. En esta ruta las plantas *no generarían mecanismos de resistencia alternativos, sino que soportarían la herbivoría sin pérdidas en el crecimiento, a través de compensaciones*

metabólicas en términos de fotosíntesis o reemplazo de tejidos. Podría argumentarse que este mecanismo también puede explicarse por un conflicto energético. Sin embargo, en la postulación de la teoría de asignación de recursos, no se ha tomado en cuenta este tipo de defensa. En términos generales, los estudios disponibles no explican cómo serían los compromisos energéticos de una planta que tiene como estrategia defensiva el tolerar la herbivoría.

Para encontrar una respuesta a la pregunta de cómo afrontan la herbivoría las plantas mirmecófitas durante los estadios tempranos, podríamos basarnos en los patrones observados en plantas no mirmecófitas, donde sí se han realizado estudios relacionados con el cambio de mecanismos defensivos durante la ontogenia de las plantas (Brahmachary 1982, Kearsley y Whitham 1989, Herms y Mattson 1992). Sin embargo, los estudios realizados no proporcionan un patrón general en el cambio en la defensa en contra de los herbívoros a través de su ontogenia. Dependiendo del tipo de planta, se han observado diferentes comportamientos.

Algunos autores han encontrado que, dependiendo del herbívoro, puede aumentar o disminuir la resistencia de la planta conforme envejece. Kearsley y Whitham (1989) demostraron cómo la resistencia de *Populus angustifolia* (Betulaceae) contra ciertos escarabajos (Chrysomelidae) aumenta conforme la planta envejece, mientras que la resistencia a los áfidos disminuye. Otros estudios realizados con semillas y con plántulas demuestran que existe una mayor concentración de metabolitos secundarios en las semillas; y también se ha encontrado que hay más sustancias defensivas en los meristemas con respecto a la hoja expandida (Herms y Mattson 1992).

Al analizar la defensa física en poblaciones de *Acacia* sp. en la región Este de África, se encontró que el número de espinas disminuye conforme aumenta la altura de la planta (Brahmachary 1982), por lo que los estadios ontogénicos tempranos son más defendidos que los tardíos.

Si tomamos en cuenta las teorías de defensa química, de la asignación de recursos, defensa óptima y apariencia, se podría sugerir un patrón compatible con el cambio ontogénico: las plantas más jóvenes tendrían defensas cualitativas

mientras que las adultas tendrían cuantitativas (Coley *et al.* 1985; Feeny 1976; Rhodes y Cates 1976).

Cabe resaltar que por lo general la defensa de las plantas en contra de herbívoros funciona como un conjunto con varios elementos. Las plantas no necesariamente tienen un sólo factor defensivo, sino que pueden adoptar una estrategia con múltiples tácticas, dependiendo el estadio de desarrollo y de las condiciones ambientales (Brahmachary 1982; Dirzo y Harper 1982; Herms y Mattson 1992; Kearsley y Whitham 1989; Stapley 1998).

En ausencia de estudios que aporten evidencia empírica, no es posible avanzar una respuesta al problema de qué tipo de defensa o resistencia en contra de herbívoros adoptan las plantas mirmecófitas en estadios tempranos de desarrollo. El campo de trabajo está abierto para continuar con las investigaciones que permitan esclarecer los mecanismos defensivos durante la ontogenia de las plantas mirmecófitas.

En este estudio intento contribuir al campo referido, a través de una investigación de los mecanismos potenciales de defensa en plantas juveniles, pre-colonizadas, de una planta tropical mirmecófita por excelencia: *Cecropia peltata* (Fig. 1), que mantiene una relación mutualista, presumiblemente defensiva-alimenticia con hormigas del género *Azteca*. El enfoque adoptado consiste en comparar diferentes componentes de la herbivoría y de la defensa entre plantas colonizadas y plantas en una etapa ontogenética tal que no son colonizadas por hormigas mutualistas.

Hipótesis de trabajo

- Las hormigas que habitan en plantas de *Cecropia peltata* defienden a la planta en contra de los herbívoros.
- Las plantas juveniles de *Cecropia peltata*, que todavía no tienen asociación con hormigas, deben presentar algún mecanismo diferente de defensa en contra de los herbívoros.
- Con base en el punto anterior, la herbivoría debería ser comparable en plantas pre-colonizadas y colonizadas de *Cecropia peltata*.

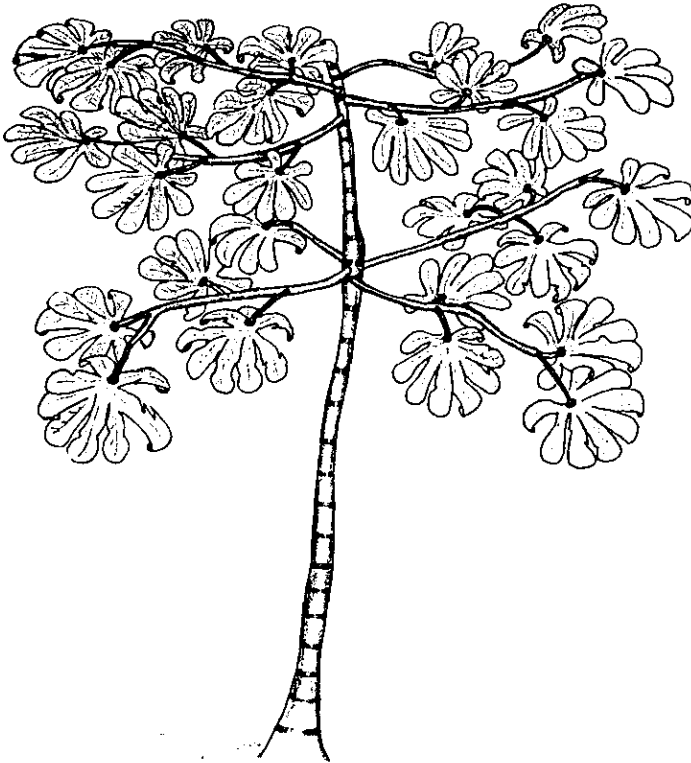


Figura 1. *Cecropia peltata* (Dibujada por Enrique Rodón)

HISTORIA NATURAL DEL SISTEMA DE ESTUDIO

El género *Cecropia* pertenece a la recientemente denominada Familia Cecropiaceae (antes Moraceae). El género incluye una gran cantidad de especies (60), que constituyen uno de los rasgos fisonómicos más distintivos de las selvas neotropicales en sus primeras fases de regeneración natural (Franco- Rosselli y Berg 1997). La palabra para denominar el género *Cecropia*, fue acuñada por Loeffling en 1758 haciendo referencia a la ciudad amurallada, construida por el rey ateniense Cécrope para resistir a sus enemigos (De Andrade 1984). Recientemente, debido a la actividad humana, las plantas del género *Cecropia* se han visto favorecidas por la apertura de caminos, claros, campos de cultivo y potreros; y constituyen uno de los elementos más característicos del paisaje neotropical.

Las especies del género *Cecropia* tienen un papel muy importante en los procesos de sucesión de las selvas americanas, pues son muy abundantes y presentan una alta tasa de crecimiento, por lo que en la mayoría de los claros selváticos encontramos ejemplares de este género.

En México se reconocen dos especies del género *Cecropia*: *C. obtusifolia* principalmente en la región del golfo de México, y *C. peltata* en la costa Pacífica, aunque la distribución de ésta no se encuentra bien definida, y existen controversias al respecto. La mayoría de los estudios realizados en nuestro país se centran en *C. obtusifolia*. Dichos estudios se han enfocado a analizar aspectos demográficos y de genética de poblaciones (Alvarez-Buylla 1986; Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990, 1992; Alvarez-Buylla y Garay 1994; Martínez-Ramos *et al.* 1988), de biología de la dispersión (Estrada *et al.* 1984), de herbivoría (Frias 1996; Nuñez-Farfán 1985; Nuñez-Farfán y Dirzo 1989), de la ecología de la germinación (Vázquez-Yañes y Smith 1982), y de la fisiología de la especie (Traw y Ackerly 1995; Strauss-Debendetti y Berlyn 1994).

Cecropia peltata L. es una planta pionera neotropical, que se distribuye en Centro América desde el sur de México y el Caribe, hasta el norte de Colombia y Venezuela (Fig. 2), en pisos altitudinales que van entre el nivel del mar y



Figura 2. Distribución de *Cecropia peltata* en el neotrópico
(Modificado de Franco-Roselli y Berg 1997.)

1800 m (P. Franco-Roselli, datos no publicados). También se tiene conocimiento de su introducción reciente en el centro de África (McKey 1988).

Cecropia peltata es un árbol de 6-15 m de altura, cuyo tronco tiene entrenudos huecos, ásperos, con indumento hispídulo. Las yemas foliares presentan estípulas blancas, rosadas o amarillo-rojizas, de 3.5-9 cm de largo. Los peciolo alcanzan una longitud de 22-56 cm y la lámina foliar es peltatífida a peltatipartida, de 29-49 x 37-55 cm. Por la haz es áspera con pelos hirtulos y pelos uncinados de diferentes tamaños, además de algunos pelos aracnoides. El envés es blanco o grisáceo, con indumento aracnoide denso. En las venas principales presenta pelos largos, rectos o uncinados. Los lóbulos foliares son ((9-) 10-11), elípticos, oblongos u obovados, el mayor de los cuales es dos veces más grande que el menor. El ápice puede ser de redondeado a ligeramente acuminado. En la inserción abaxial del peciolo en el tronco se hacen evidentes las cicatrices de los nudos, y en la parte inferior del peciolo se desarrolla una estructura lanosa, colectivamente llamada trichilia (Fig. 3), a partir de la cuál se producen unos corpúsculos de color blanco, los Cuerpos Mülllerianos (Fig. 3 y 4).

Cecropia peltata es una especie dioica sin caracteres sexuales primarios distinguibles. Las inflorescencias masculinas de color amarillo verdoso, tienen flores de 0.8-1.2 mm de diámetro. Las inflorescencias femeninas son rectangulares estrechas, también amarillo verdosas; los frutos son de 0.1-0.2mm de diámetro, de color amarillo. En Colombia, la especie florece y fructifica todo el año por lo que los frutos son dispersados por una gran cantidad de especies de aves y murciélagos (P. Franco-Roselli, datos no publicados). Así mismo, en la localidad de estudio (Selva Lacandona), los frutos son dispersados por numerosas especies de aves, murciélagos y mamíferos como martuchas (*Potos flavus*), tlacuaches (*Didelphis marsupialis* y *Philander opossum*) (Medellín 1994), así como reptiles (*Iguana iguana*) (R. Dirzo com. pers.; E. del Val obs. pers). Comúnmente en México, se le conoce bajo el nombre de guarumbo, hormiguillo o chancarro, y localmente en maya lacandón se le denomina "XK'ó'och" (Argueta 1994).



Figura 3. Tronco de *Cecropia peltata* (en la Selva Lacandona), con evidentes trichilia en la base de los peciolo, secretando cuerpos Müllerianos. El entrenudo de las dos hojas con cuerpos Müllerianos tiene una longitud aproximada de 5cm.

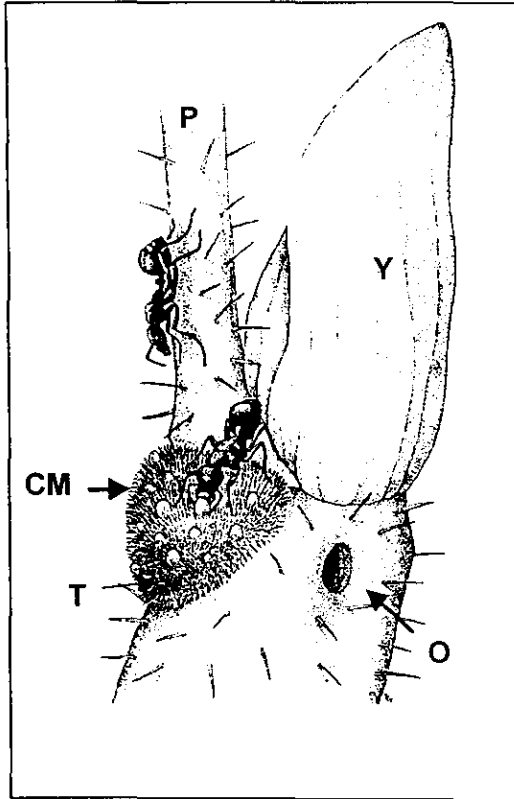


Figura 4. Hormigas *Azteca* sp. recolectando cuerpos Müllerianos (CM) producidos en el triquiliium (T) en *Cecropia peltata*; P, peciolo; Y, yema foliar, se muestra también un orificio (O) de acceso al tronco hueco Tomado de Price (1997).

Cecropia peltata es una planta mirmecófito que se encuentra asociada, en la mayoría de los casos, con hormigas del género *Azteca*. La asociación entre *Cecropia* y hormigas fue observada por los primeros historiadores naturales europeos que vinieron a América. Marcgravius en 1648 dió la primera descripción de esta planta mirmecófito (Wheeler 1942). Las hormigas asociadas a *C. peltata* anidan en el tronco (domacio) y se alimentan de los cuerpos Mülllerianos producidos por los trichilia (Fig. 4). Los cuerpos Mülllerianos están compuestos por lípidos, proteínas y carbohidratos en forma de glucógeno idéntico al glucógeno animal (Rickson 1971). En ocasiones, en algunos individuos de *C. peltata* se encuentran colonias de Cóccidos (Insecta: Homptera: Coccidae) que habitan en el interior del tallo y las hormigas los "ordeñan" para obtener alimento adicional (Rickson 1977). Por lo general, el follaje presenta un daño por herbívoros relativamente bajo, aunque ocasionalmente algunos individuos exhiben un grado de defoliación notable (E. del Val, obs. pers). Así mismo, la colonización de la copa por plantas enredaderas no es del todo ausente (Frías 1996).

El género *Azteca* (Sufamilia Dolichoderinae, Tribu Dolichoderini) está constituido por 150 especies que producen colonias de hormigas moderadamente polimórficas, y trece de ellas habitan en los troncos huecos de *Cecropia* spp. (Ayala *et al.* 1996).

Las especies de *Azteca* están distribuidas en la región neotropical y son de hábito exclusivamente arbóreo. Se caracterizan por tener la cabeza en forma de corazón y por ser hormigas muy agresivas (Hölldobler y Wilson 1990).

Algunos autores han argumentado que las hormigas del género *Azteca* se encargan de eliminar a los herbívoros que se suben a las hojas y de matar las lianas que trepan en el tronco de *Cecropia*, por lo que Janzen (1969) las consideró como "agentes alelopáticos". El argumento de que las hormigas son agentes defensores de las plantas de *Cecropia* spp., solamente ha sido comprobado en dos estudios experimentales en condiciones naturales, en Ecuador (Schupp 1986), y en México (Frías 1996). Schupp (1986) encontró que las plantas juveniles de *Cecropia aff. obtusifolia* colonizados por hormigas de *Azteca*

constructor crecen con mayor vigor con respecto a plantas testigo de las cuales fueron removidas las hormigas. Al mismo tiempo, la herbivoría por coleópteros y la presencia de enredaderas disminuyó en las plantas con hormigas. En un estudio experimental realizado en la región de Los Tuxtlas (México), Frias (1996) demostró que en *Cecropia obtusifolia* la presencia de hormigas se ve reflejada en un menor índice de herbivorismo y en un mayor crecimiento en el diámetro basal y área foliar, en comparación con individuos de *C. obtusifolia* mantenidos experimentalmente sin hormigas. En el mismo estudio el autor realizó un análisis cualitativo de metabolitos secundarios (cromatografía de gases) en plantas pre-colonizadas y adultos de *C. obtusifolia* y se evidenció una diferencia en los picos de absorción entre ambas. El autor postula que dicha diferencia entre los dos grupos de edades podría estar relacionada con sustancias implicadas en la defensa (Frias 1996).

Los dos estudios citados han demostrado que las plantas de *Cecropia* que están colonizadas por hormigas presentan un mejor desarrollo que las no colonizadas desde años antes de la primera reproducción, y postulan que la ocupación por hormigas puede ser determinante para la sobrevivencia hasta la madurez. En suma, dichos estudios ponen de manifiesto que las hormigas son un factor determinante en la resistencia al daño y en la reducción del impacto por herbívoros en las plantas colonizadas.

En otro trabajo directamente relacionado como antecedente a la presente investigación, Coley (1987) realizó un estudio en el Parque Nacional Manu (Perú) y en Barro Colorado (Panamá) con varias especies de *Cecropia*, y demostró que existe una relación positiva entre la aceptabilidad por herbívoros y el tamaño (altura) de la planta, concluyendo que las hojas de los adultos son preferidas con respecto a los juveniles. Esta investigación nos lleva a suponer que conforme la planta se desarrolla produce una menor cantidad de sustancias químicas defensivas en contra de herbívoros. En México, en las dos especies existentes de *Cecropia* (*C. obtusifolia* y *C. peltata*), la colonización por hormigas del género *Azteca* no sucede sino hasta que los individuos tienen una altura aproximada de 1 m. Esto se debe probablemente, a que las plántulas tienen un tronco muy

delgado (domacio muy pequeño) y las hojas no presentan trichilia que produzca cuerpos Müllermanos. Se podría argumentar que estas características constituyen una restricción ontogénica que conduce a que las plántulas y juveniles pequeños no tengan la capacidad para albergar una colonia de hormigas hasta que sobrepasan esta etapa (R. Dirzo, com. pers.).

Tomando como base estos antecedentes de historia natural y los estudios realizados previamente con el género *Cecropia*, consideré interesante llevar a cabo una investigación sobre la defensa en contra de herbívoros en dos estadios del desarrollo ontogenético de *C. peltata*. Esta especie presenta una fase infantil/juvenil caracterizada por la ausencia de colonias de hormigas, seguida de una fase en la que se desarrollan atributos asociados a la colonización y, posiblemente, defensa por hormigas. En este trabajo, en particular, realicé una comparación entre los individuos juveniles que ya presentan una colonia establecida de hormigas, y los individuos que todavía no la tienen. La comparación consistió en evaluar el daño causado por herbívoros en la planta, la producción de metabolitos secundarios y tricomas, ambos componentes posiblemente destinados a la defensa, y la aceptabilidad por herbívoros generalistas, en ambos grupos de plantas: pre-colonizados (<1 m.) y colonizados (>1.5 m.).

OBJETIVOS

1. Corroborar si existe una defensa en contra de los herbívoros por parte de las hormigas que habitan en el interior de *Cecropia peltata*.
2. Investigar si existen diferencias en el daño causado por herbívoros entre los individuos de *Cecropia peltata* pre-colonizados y colonizados por hormigas.
3. Evaluar si existen mecanismos alternativos de defensa a la asociación con hormigas, en contra de herbívoros en los individuos pre-colonizados de *Cecropia peltata*.
4. En caso de existir mecanismos alternativos de defensa, dilucidar cómo es la aceptabilidad del follaje de plantas pre-colonizadas y colonizadas de *Cecropia peltata* por herbívoros generalistas.

El primer objetivo pretende confirmar que las hormigas constituyen un mecanismo de defensa de las plantas colonizadas de *C. peltata* en contra de los herbívoros. Esta parte del estudio sería complementaria a los dos estudios existentes (Schupp 1986; Frías 1996) que han demostrado tal rol defensivo. Los objetivos restantes intentan aportar elementos para dilucidar si existen cambios en los mecanismos de defensa en contra de los herbívoros durante la ontogenia de *C. peltata*.

La importancia del estudio radica en el hecho de que intenta investigar a una planta mirmecófita como un sistema dinámico durante dos estadios de su desarrollo ontogenético.

Para entender el sistema "planta mirmecófita" hay que tomar en cuenta la asociación con las hormigas, pero no pueden dejarse de lado otras características (físicas y químicas) que posiblemente influyen en la estrategia defensiva en contra de herbívoros. La mayoría de los estudios con plantas mirmecófitas se centran únicamente en la relación planta-hormiga, mientras que este trabajo intenta abordar el sistema desde un punto de vista más integral, incluyendo además otros elementos defensivos químicos y físicos, y sus cambios durante el desarrollo.

MATERIALES Y MÉTODOS

El Sitio de estudio

El estudio se realizó en la Estación Biológica Chajul ubicada en la Reserva Integral de la Biósfera Montes Azules en la Selva Lacandona, Chiapas ($16^{\circ}04'55''$, $16^{\circ}57'28''$ N y $90^{\circ}45'01''$, $91^{\circ}30'24''$ O), entre agosto de 1997 y septiembre de 1998.

La Selva Lacandona (Fig. 5), junto con el Petén Guatemalteco, constituyen la porción de selva húmeda de mayor extensión en el límite de su distribución boreal (Dirzo 1991). La Reserva de Montes Azules abarca un área de 331, 200 hectáreas, y está ubicada en los municipios de Ocosingo y Las Margaritas (Gómez-Pompa y Dirzo 1995). Los suelos de la Selva Lacandona son principalmente de origen cretácico (García-Gil y Lugo 1992). La región presenta tres sierras principales perpendiculares a los ríos Lacanjá y Salinas, que van de los 2450 m s.n.m. en la altiplanicie chiapaneca a 60 m s.n.m. en el Usumacinta. Al sureste del río Lacantún encontramos regiones de lomeríos con cerros aislados (Mendoza 1997).

La Reserva de Montes Azules presenta un clima cálido-húmedo, que se caracteriza por presentar una temperatura media anual de 22°C y una temperatura en el mes más frío de más de 18°C , con régimen de lluvia de verano e influencia del monzón; también existe un período de canícula o sequía interestival en la temporada más húmeda, en la mitad caliente y lluviosa del año.

La precipitación es superior a los 2500mm al año, y se concentra en los meses de julio a septiembre, y en el mes más seco la precipitación es de 20mm (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Las condiciones climáticas de la región están fuertemente influenciadas por los vientos alisios provenientes del Golfo de México en verano y otoño, los cuales aportan el 80% de la precipitación de la zona. Los vientos contralisios y masas de aire polar ocasionan periodos cálidos y muy secos (suradas) en los meses de invierno y primavera, y se alternan con periodos fríos y ligeramente húmedos (nortes) concentradas de noviembre a enero (Mendoza 1997).

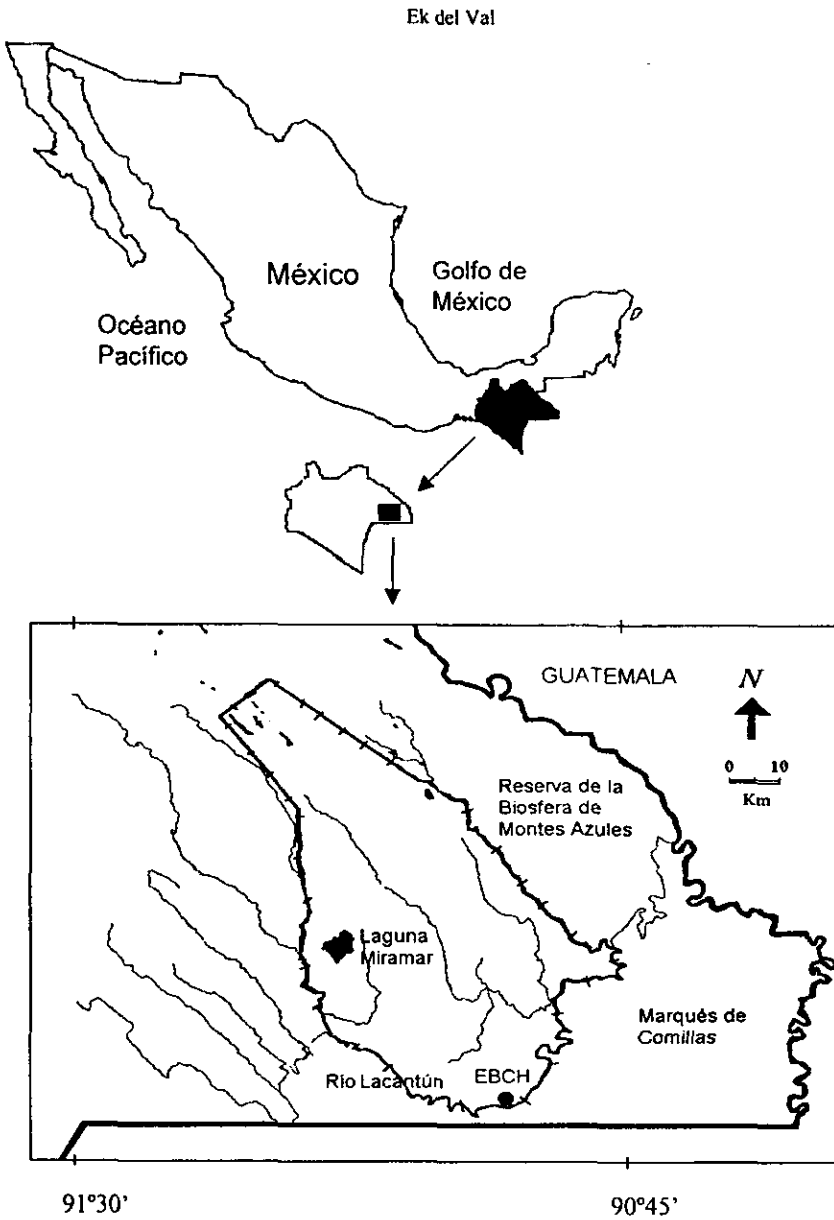


Figura 5. Ubicación geográfica de la Reserva de la Biósfera de los Montes Azules y de la Estación Biológica Chajul (EBCH), en la Selva Lacandona, Chiapas (Modificada de Mendoza 1997.)

Debido a esta abundante precipitación y al relieve heterogéneo, la Selva Lacandona posee una red fluvial muy importante. Las principales corrientes corren de noreste a suroeste y las secundarias corren en los valles sinclinales. Al mismo tiempo, la región posee importantes cuerpos lacustres, entre los que destacan el sistema de lagos Ocotol, Ojos Azules, Escobar y El Suspiro en el norte; las lagunas de Lacanjá, Santa Clara, Jalisco, Carranza y Metzaboj en el noroeste; y por último al sur encontramos la laguna más grande, Miramar (Fig. 5) (García-Gil y Lugo 1992).

Los suelos de la región también son diversos; los más importantes son litosoles (escarpados con afloramientos rocosos y relacionados con vegetación baja), cambisoles (suelos jóvenes), luvisoles, acrisoles, gleisoles, fluvisoles (formados por depósitos aluviales recientes), rendzinas (muy frecuentes, ricos en materia orgánica sobre roca caliza), y vertisoles (arcillosos en pendientes poco pronunciadas) (Mendoza 1997). Estas características geofísicas se ven claramente reflejadas en la vegetación de la Selva Lacandona. Los tipos de vegetación presentes en la reserva son: selva alta perennifolia, selva mediana perennifolia de canacoite (*Bravaisia integerrima*), bosque de pino encino, bosque mesófilo de montaña, bosque ribereño, jimbales, y sabanas (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

La selva alta perennifolia cubre la mayoría de la superficie de la reserva, y se caracteriza por su vegetación arbórea superior a los 25 m, con algunas especies que llegan hasta 60m. Las especies arbóreas que dominan son: *Switenia macrophylla*, *Lonchocarpus* sp., *Ceiba pentandra*, *Cedrela odorata*, *Licania platypus*, *Terminalia amazonia*, *Dialium guianense*, *Manilkara zapota*, *Guatteria anomala*, *Vatairea lundelli*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Quararibea funebris*, *Bernuillia flammea*, *Sterculia apetala*, *Cupania* sp., *Alchornea latifolia* y *Cymbopetalum penduliflorum*. Así mismo, son muy frecuentes los contrafuertes desarrollados, y por lo general los árboles tienen troncos largos, y las ramas están situadas en el extremo superior. En el estrato inferior existe una gama amplia de forma vegetativas, siendo muy abundantes los arbustos y las palmas umbrófilas (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

En el estudio florístico más reciente, se describen 3400 especies de plantas que según los autores, corresponden al 78.8% del total estimado para la zona, de las cuales 23 se encuentran bajo riesgo de amenaza, endémicas o en peligro de extinción (Martínez *et al.* 1994).

Actualmente en la Selva Lacandona también se observan, de manera prominente, algunas especies típicas de la vegetación secundaria como *Cecropia obtusifolia*, *C.peltata*, *Ochroma pyramidale* y *Schyzolobioum paraibum* (Castillo-Campos y Narave Flores 1992; Gómez-Pompa y Dirzo 1995). *Cecropia peltata* es, sin duda, uno de los elementos más notables tanto asociada a sitios abiertos por perturbación humana, como a la orilla de caminos y ríos, y en los claros naturales de la selva.

Experimentos y observaciones

Evaluación de la defensa por hormigas en plantas de *Cecropia peltata*

Para verificar experimentalmente si las hormigas que habitan dentro del tronco de *Cecropia peltata* efectivamente defienden a la planta, seguí el protocolo propuesto por Frias (1996). Para este fin, escogí 10 parejas de plantas juveniles de *C. peltata* al azar (de una muestra de 100, saqué 20 números al azar) colonizadas por hormigas y que presentaban características fisonómicas muy semejantes (altura, diámetro basal y número de hojas) y que se encontraban creciendo bajo la misma situación ambiental. Las plantas de cada pareja se encontraban a una distancia de entre 1 y 2 m.

De cada pareja seleccioné al azar un individuo para eliminar las hormigas y dejé el otro como testigo. Para esto, asperjé las plantas seleccionadas para eliminar las hormigas con el insecticida comercial Dimetoato (Rogor-Dragon) al 0.04%. Realicé a aspersión del insecticida sobre toda la superficie de las plantas con un aspersor agrícola. Para asegurar la muerte de la colonia de hormigas, inserté además un tubo Eppendorff con insecticida en el interior de las plantas experimentales, por medio de una incisión en el entrenudo del tronco. Posteriormente cerré la incisión y la cubrí con cinta adhesiva para evitar la salida de vapores, así como para evitar infecciones por hongos. Dejé actuar al insecticida por un día, y después asperjé nuevamente las plantas con agua y retiré los tubos Eppendorff del interior. En los individuos testigo llevé a cabo la misma manipulación, tanto la aspersión como la introducción de tubos Eppendorff, pero con agua destilada en lugar de insecticida. En algunas ocasiones fue necesario volver a asperjar con el insecticida a los individuos experimentales pues presentaban nuevas colonizaciones por hormigas.

Una vez establecidos los dos tratamientos, medí en cinco ocasiones el daño causado por herbivoros (aproximadamente cada 60 días y durante 10 meses) en todas las plantas. Asigné una categoría de daño visual a cada una de las hojas de las plantas. La definición de las categorías de daño fue la propuesta por Dirzo y Domínguez (1995) (Tabla 1).

Tabla 1. Categorías visuales de daño foliar utilizadas para calcular el nivel de herbivoría por planta

Categoría	% del área foliar dañada
0	0
1	1 a 6
2	6 a 12
3	12 a 25
4	25 a 50
5	50 a 100

A partir de las categorías de daño para cada hoja, calculé un Índice de Herbivoría (IH) para cada planta, de la siguiente manera:

$$IH = \frac{\sum (n_i) i}{N}$$

donde n_i es el número de hojas en la categoría i de daño, i es la categoría (entre 0 y 5), y N el número total de hojas de la planta. Los índices de herbivoría se analizaron estadísticamente por medio de la prueba de aleatoriedad para muestras pequeñas (Siegel 1988).

Al mismo tiempo, en cada uno de los censos, también medí algunas características relacionadas con el desempeño de las plantas: incremento en altura (medido con un flexómetro desde una marca fija en la parte basal del tronco hasta la yema foliar), incremento en diámetro basal (a través de mediciones consecutivas con un vernier, en un punto marcado en la base del tronco pegado al suelo en el tiempo inicial), número de hojas en pie, presencia y cobertura por enredaderas (estimada visualmente como el porcentaje de la copa cubierta, suponiendo que la copa fuese un círculo). Para analizar los resultados de crecimiento en altura y diámetro basal utilicé la prueba de aleatoriedad para

muestras pequeñas (Siegel 1988) y para analizar el número de hojas en pie utilicé la prueba de Wilcoxon (Zar 1996).

Identificación de las hormigas

Después del primer censo de herbivoría, me di cuenta de que probablemente los individuos de *Cecropia peltata* estaban colonizados por más de una especie de hormigas, por lo que decidí evaluar qué hormiga estaba presente en cada planta.

Colecté hormigas de todas las plantas de estudio en cuatro meses del año: septiembre 1997, diciembre 1997, febrero 1998 y mayo 1998. Identifiqué el género de cada grupo de hormigas con ayuda de la clave propuesta por Hölldober y Wilson (1990) y evalué si era el mismo género en cada planta durante todo el año de estudio.

Comparación de los mecanismos defensivos entre dos estadios de desarrollo de *Cecropia peltata*: plantas juveniles pre-colonizadas y colonizadas

Tasa de herbivoría

De una población de 100 individuos numerados de *Cecropia peltata* en los alrededores de la Estación Chajul, ubiqué 40 individuos juveniles (escogidos aleatoriamente por medio de una tabla de números al azar) de dos categorías ontogénicas: 20 individuos pre-colonizados (<1 m) y 20 colonizados (>1.5 m).

Durante el transcurso de la investigación seguí los siguientes caracteres de todas las plantas escogidas: altura, diámetro basal, número de hojas en pie, presencia de enredaderas y porcentaje de área foliar cubierta por enredaderas. Estas mediciones se hicieron como lo describí en la sección anterior, para el caso de las plantas asperjadas y testigo. Los caracteres de altura y diámetro basal se analizaron por medio de la prueba de aleatoriedad para muestras pequeñas (Siegel 1988) y el número de hojas en pie se analizó por medio de una prueba de Wilcoxon (Zar 1996). Los resultados se presentan como media \pm error estándar.

En los 40 individuos marqué todas las hojas nuevas o que no presentaran daño por herbívoros (el número no fue el mismo en todas las plantas, pues dependió de las características individuales). Para marcar las hojas utilicé un alambre recubierto de plástico de color que permitió su identificación a lo largo del experimento. Cada color definió la identidad individual de cada hoja marcada. En dichas hojas cuantifiqué el daño causado por herbívoros en el transcurso de tres meses y obtuve la tasa de herbivoría (TH).

Para calcular TH marqué los vértices de un cuadro de 10 x 10 cm² en el lóbulo mayor de la lámina foliar de cada hoja, que correspondía con un acetato cuadrículado del mismo tamaño (10 x 10 cm²). El seguimiento de esta área marcada me permitió cuantificar el área removida por los herbívoros en un determinado lapso de tiempo. Para ello, en cada fecha de censo, coloqué el acetato cuadrículado en el área marcada y registré el número de puntos de la cuadrícula que correspondía a lámina foliar dañada por herbívoros o a lámina intacta. El cociente de los puntos dañados/intactos + dañados, constituye una estimación del área foliar dañada total. Para calcular la tasa de herbivoría (TH) utilicé la siguiente fórmula:

$$TH = \frac{AFD_1 - AFD_0}{t}$$

donde AFD₀ es el área foliar dañada en el tiempo 0, AFD₁ el área foliar dañada en el tiempo 1, y t el número de días que transcurrieron entre los tiempos 0 y 1 (Frias 1996).

El marcaje y medición de la tasa de herbivoría, lo llevé a cabo una vez en la estación de lluvias (septiembre 1997-diciembre 1997) y una vez en la estación de secas (febrero 1998-mayo 1998) en los mismos individuos.

Seis plantas tuvieron que ser reemplazadas en la segunda época del año, porque se murieron o porque fueron colonizadas por hormigas.

Defensa química

De cada grupo de plantas (pre-colonizadas y colonizadas), colecté una muestra de follaje (N= 30 individuos y 60 hojas, dos hojas por individuo escogidas al azar) para realizar un análisis de metabolitos secundarios y evaluar la defensa química. *Procesé las muestras de follaje después de haberlo secado.*

En primer término, molí las muestras secas y puse a extraer 3 g del follaje de cada grupo, con 100 ml de diclorometano:metanol (1:1) por una semana, utilizando un proceso de maceración. Filtré las dos muestras y con ayuda de un rotavapor Buchi R-114, concentré los extractos resultantes a sequedad. A partir de los extractos secos, analicé cualitativamente las muestras por medio de cromatografías de capa fina. En placas de gel de sílice con diferentes sistemas de elución, eluí las muestras hasta encontrar la mezcla de disolventes que mejor separara los compuestos. *Ésta fue acetato de etilo:metanol (1:1).* Las placas fueron reveladas con sulfato cérico.

También analicé los extractos en un cromatógrafo de gases, para detectar diferencias entre los dos tipos de plantas. Las condiciones del cromatógrafo (HP 5890 serie II), fueron las siguientes:

Espectrómetro de masas Jeol JMS-SX102A

Columna: capilar HP5 (5% fenilmetilsilicon 32mm (diámetro interno))

Espesor de película: 0.25µm

Temperatura de Cámara de ionización 280°

Gas acarreador: Helio

Inyección split 1/30

Rango de masas: 10-800

Fenoles totales

Para cuantificar los fenoles totales de los dos grupos de estudio, utilicé el método propuesto por Price y Butler (1977). A partir del material vegetal seco y molido, extraje las muestras con metanol al 100% durante 1 min, y puse 250 µl de muestra en un contenedor con 25 ml de agua desionizada. Añadí 3 ml de reactivo de cloruro férrico, y después de 3 min agregué 3 ml de ferricianuro de potasio. Dejé

reposar y 15 min después leí la absorbancia de las muestras a 720 nm en un espectrofotómetro Beckman DU 650.

Realicé 10 repeticiones para cada tipo de planta y elaboré la curva patrón con ácido gálico. Calculé la concentración de fenoles totales por gramo de peso seco de cada muestra a partir de la curva patrón. Como se perdió la variación individual de las muestras, no pude analizar estadísticamente estas diferencias.

Taninos condensados

Cuantifiqué los taninos condensados por el método de la proantocyanidina, recomendado por Waterman y Mole (1994). En este caso, extraje las muestras de material seco con metanol al 50% durante 24 hrs. Una vez filtrado el extracto, mezclé 7 ml de reactivo de heptidrato de sulfato ferroso con 500 μ l en un tubo de ensaye con tapa. Después calenté a 95°C en baño María por una hora. Dejé enfriar las muestras y leí la absorbancia a 550 nm en el espectrofotómetro Beckman DU 650.

Calculé la absorbancia debida a los taninos por peso seco de muestra, y por el mismo motivo de la pérdida de la variación individual, no pude analizar las diferencias estadísticamente.

Taninos hidrolizables

Para detectar los taninos hidrolizables utilicé el método de la rodanina recomendado por Waterman y Mole (1994). Extraje las muestras de material seco con acetona al 70% por 24hrs. Una vez extraídos, mezclé 1 ml de muestra con 5 ml de ácido sulfúrico 1 M en un tubo de ensaye con tapa, y ventilé por 5 min con nitrógeno para remover el oxígeno. El tubo de ensaye sellado con cinta de teflón, lo calenté por 26 hrs a 100°C. Una vez frío, aforé la muestra a 50 ml con agua desionizada. Tomé un mililitro de esa mezcla y añadí 1.5 ml de la solución metanólica de rodanina. Exactamente 5 min después añadí 1 ml de hidróxido de potasio 0.5 M, y otros 2.5 min después diluí con agua desionizada hasta 25 ml.

Por último, después de 5 min, leí la absorbancia a 520 nm en un espectrofotómetro Beckman DU 650. La curva patrón la realicé con ácido gálico.

Alcaloides

Para evaluar la presencia de alcaloides, primero realicé un extracto del follaje de los dos grupos de plantas de *C. peltata* con metanol durante 15 días. Posteriormente filtré el extracto y lo concentré en un rotavapor de alto vacío Buchi RE-III. Disolví 1gr del extracto en 20ml de cloroformo. Esa mezcla la extraje tres veces con ácido clorhídrico 1N. La solución ácida la basifiqué hasta alcanzar un pH de 8 con hidróxido de amonio al 10% y extraje con triclorometano tres veces. En la última extracción se formaron dos fases: la orgánica y la alcalina. La fase alcalina la llevé a un pH de 11 con hidróxido de amonio y volví a extraer con triclorometano, y se separaron nuevamente dos fases. Junté las dos fases orgánicas y las sequé con sulfato de sodio. Después concentré la mezcla en el rotavapor Buchi R-114, para tener el crudo alcaloideo.

En dos placas de gel de sílice corrí los extractos junto con atropina como un control positivo, una en un sistema de elución cloroformo – acetato de etilo 8:2, y la otra en cloroformo - acetato de etilo 1:1. Finalmente, revelé las placas con el reactivo Dragendorff (un reactivo que permite detectar alcaloides).

Defensa física

Con el fin de conocer si existe una diferencia entre las características físicas de las hojas de los individuos colonizados y pre-colonizados de *C.peltata*, conté el número de tricomas por centímetro cuadrado presentes en la haz de la hoja.

Utilicé una hoja de cada individuo de estudio escogida al azar. El conteo de tricomas lo llevé a cabo con un microscopio estereoscópico en la haz de las hojas evitando las nervaduras. Cuantifiqué 10 campos de 10x3x cm de cada hoja, y después calculé el número promedio de tricomas por centímetro cuadrado para cada hoja.

Para determinar si existía diferencia entre la densidad de tricomas entre los dos estadios de desarrollo de *Cecropia peltata* utilicé un análisis de varianza de una vía (Zar 1996).

Aceptabilidad por herbívoros

Para estos ensayos utilicé larvas de insectos generalistas de la especie *Spodoptera fugiperda* (Lepidoptera: Nocturinae: Amphipyridae) para realizar pruebas de aceptabilidad con hojas de 25 individuos de cada grupo (colonizados y pre-colonizados) de *C. peltata*, escogidos al azar.

Llevé a cabo los experimentos de aceptabilidad de la siguiente manera: cultivé 50 larvas de *Spodoptera fugiperda* hasta que entraron en el 3er. estadio. En esta etapa y previo al experimento, alimenté las larvas con lechuga durante 8 días. Después las dejé sin comer por un transcurso de 6 horas y entonces, dentro de una caja Petri, les ofrecí un disco de *C. peltata* con un área conocida (7cm de diámetro). A la mitad de las larvas (N=25) les ofrecí hojas provenientes de plantas pre-colonizadas y la otra mitad (N=25) de plantas colonizadas. La asignación de qué larva comía qué hoja fue de manera aleatoria. Doce horas después cuantifiqué el área consumida de cada disco con un acetato cuadriculado.

Una vez terminado el experimento, analicé los resultados para determinar si existían diferencias en la aceptación por parte de los herbívoros entre las hojas de los individuos pre-colonizados y los colonizados comparando el área consumida (mm^2) de los dos grupos de plantas por medio de una prueba de *t* de Student (Zar 1996).

RESULTADOS

Evaluación de la defensa por hormigas en plantas colonizadas de *Cecropia peltata*

Índice de herbivoría

El experimento de remoción de la colonia de hormigas de 10 plantas de *C. peltata*, sugiere que las hormigas colonizadoras podrían ser agentes defensivos en contra de los herbívoros. Desafortunadamente, hubo una mortalidad considerable de las plantas experimentales, de tal forma que 6 meses después sólo 6 parejas de plantas permanecieron disponibles para medir la herbivoría. La principal causa de muerte fue la pronunciada sequía que hubo durante los meses de febrero a junio en la Selva Lacandona debido al fenómeno del Niño (ENSO). No obstante, cinco de las seis parejas mostraron una diferencia absoluta negativa en la comparación pareada del índice de herbivoría planta testigo-planta asperjada (Fig. 7)

Con el fin de explicar en mayor detalle el impacto de la aspersion sobre la herbivoría, tratando de solventar las dificultades impuestas por el reducido tamaño de muestra remanente, analicé la distribución de frecuencias de daño de todas las hojas de las plantas de ambos tratamientos (en conjunto), con respecto a las categorías de daño visuales (Fig. 8). La distribución mostró un patrón de sobre-representación de las hojas de plantas asperjadas en las categorías de daño intenso (4 y 5), así como un déficit en la categoría de hojas intactas (cero daño) de estas mismas plantas. Las plantas testigo mostraron el patrón opuesto. El análisis de contingencia de las distribuciones de las hojas en las categorías de daño, indica que existe un patrón marginalmente significativo ($\chi^2=10.9$; $P=0.053$).

En concordancia, el índice de herbivoría (calculado sobre el total de hojas de cada grupo), fue mayor en las plantas asperjadas (2.82) con respecto a las plantas testigo (2.22).

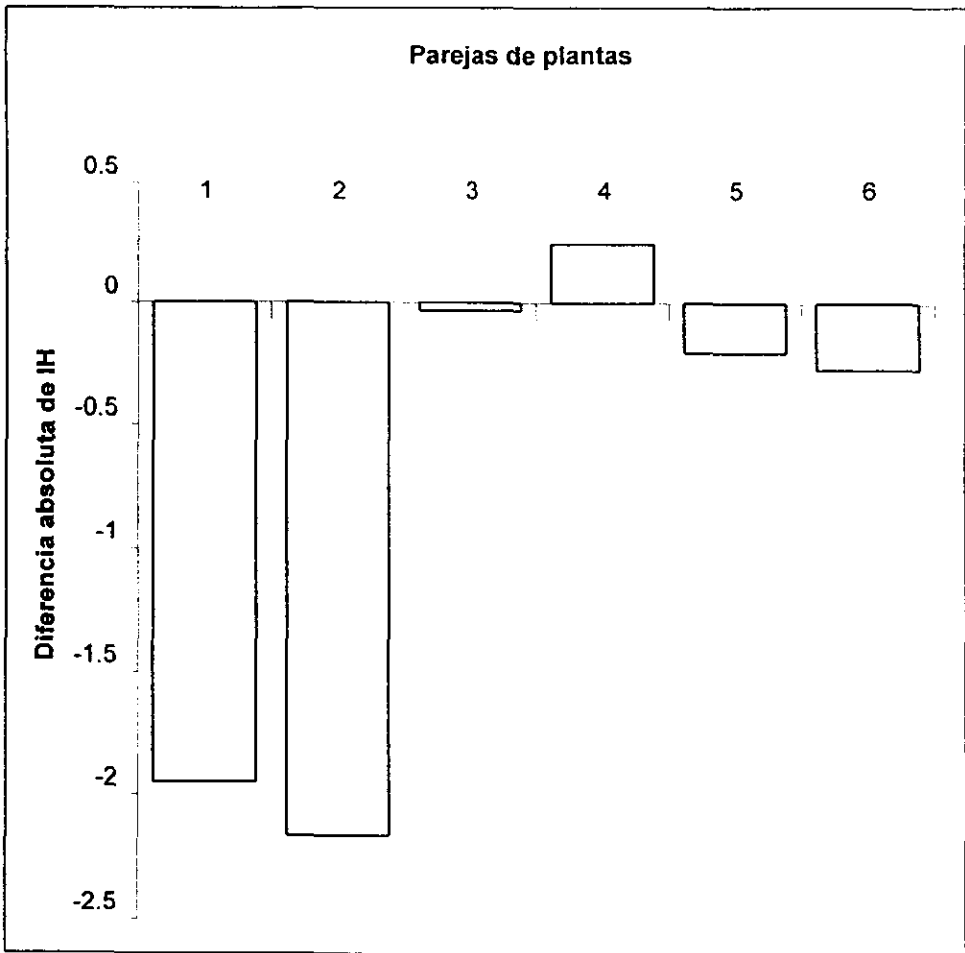


Figura 7. Diferencia absoluta de los índices de herbivoría (planta testigo - planta asperjada) por pareja de plantas. Los valores negativos indican que es mayor el índice de herbivoría en las plantas asperjadas y el número en el eje indica la diferencia absoluta.

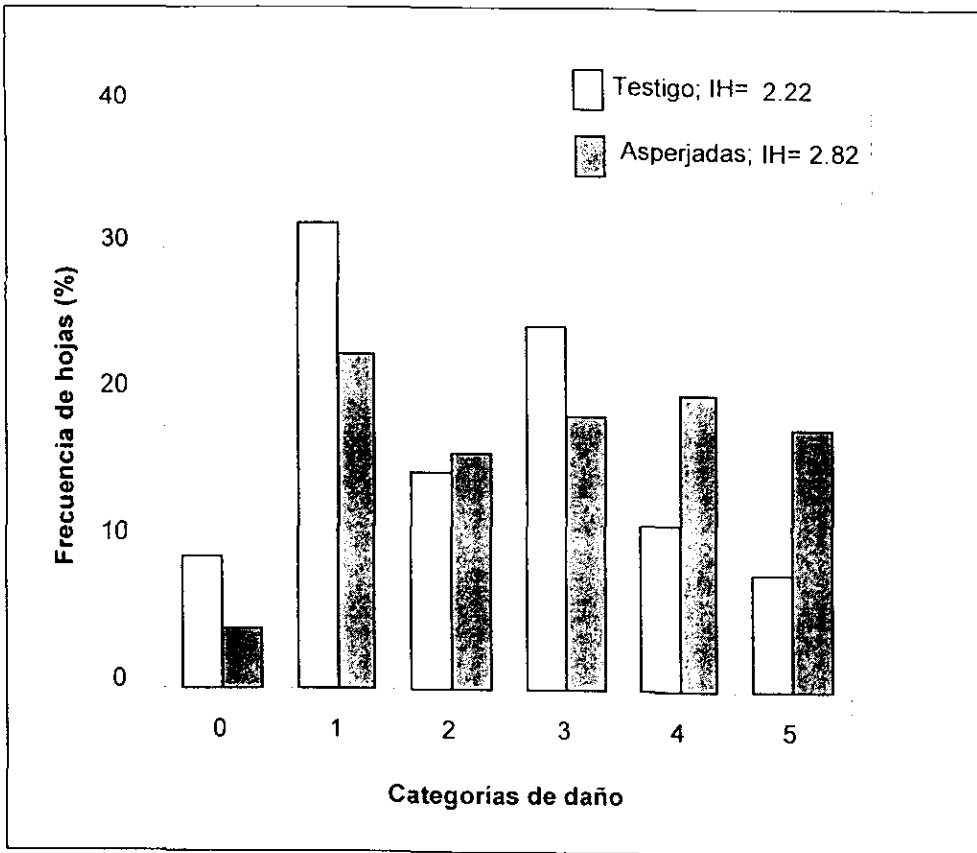


Figura 8. Porcentaje de hojas por categoría de daño en plantas de *Cecropia peltata* asperjadas (N=123) y testigo (N=88). Las categorías de daño se explican en la Tabla 1.

Desempeño de las plantas

Las medidas de desempeño de las plantas del experimento de aspersión, en términos de crecimiento, adolecen del mismo problema referido al caso de la herbivoría: un tamaño de muestra reducido por la gran mortalidad observada, y un tiempo de respuesta también limitado. Por lo tanto, sólo fue posible detectar algunas tendencias.

El incremento en altura de las seis parejas de plantas se muestra en la Figura 9. En cuatro de las seis parejas el crecimiento fue mayor en las plantas testigo (no asperjadas). En estas plantas el promedio de incremento en altura fue mayor que en las asperjadas ($40.6 \pm 8.0\text{cm}$ vs. $35.5 \pm 6.7\text{cm}$). Pero estas diferencias no se ven reflejadas en el análisis estadístico (prueba de aleatoriedad para muestras pequeñas nos da una $P= 0.31$).

Con respecto al incremento en diámetro basal (Fig. 10), en tres de las seis parejas el incremento fue mayor en las plantas testigo que en las plantas asperjadas. En global, el incremento promedio ($0.86 \pm 0.58\text{cm}$) fue 2.5 veces mayor que el de las asperjadas ($0.34 \pm 0.11\text{cm}$), las diferencias tampoco fueron estadísticamente significativas ($P=0.125$), pero reflejan una leve tendencia.

Finalmente el número de hojas en pie por planta tampoco difirió entre las plantas testigo y asperjadas (Fig. 11). Nuevamente, en sólo tres de las seis parejas fue mayor el número de hojas en las plantas testigo. El promedio de hojas por planta del grupo testigo (14.7 ± 4.5) apenas fue ligeramente superior que el de las asperjadas (12.5 ± 1.12), pero la diferencia en la comparación pareada, dista mucho de ser significativa ($t = 0.314$; $P= 0.75$).

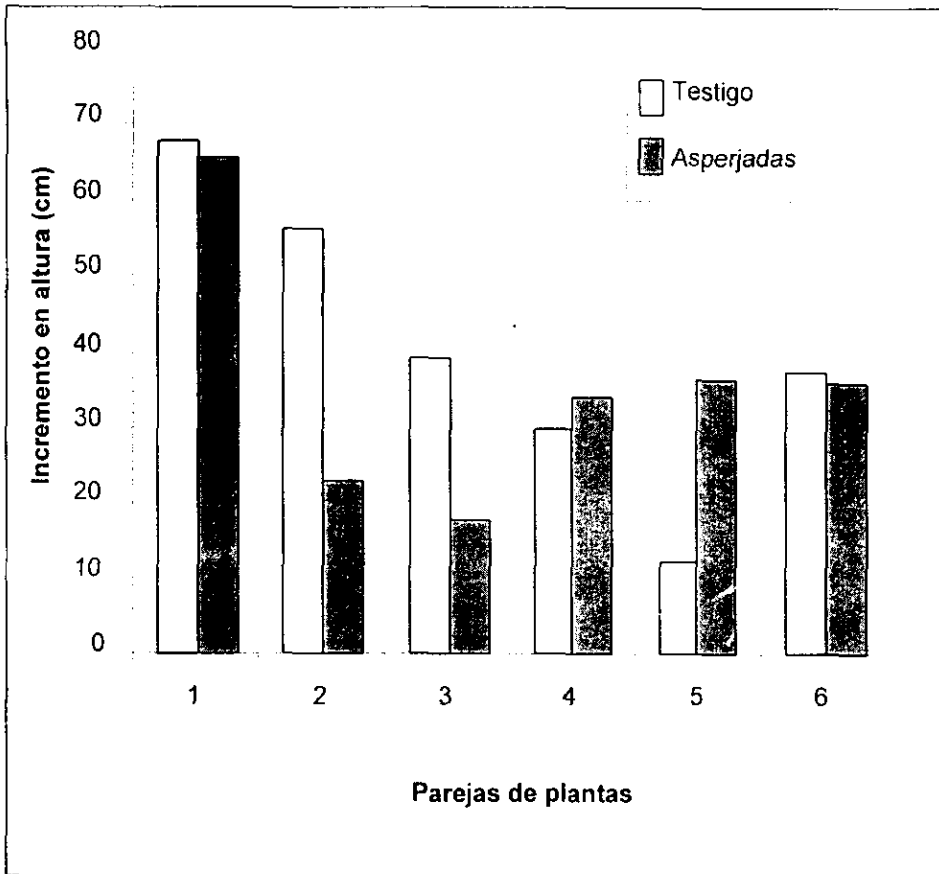


Figura 9. Incremento en altura en las seis parejas de plantas experimentales (asperjadas y testigo) de *Cecropia peltata*, seis meses después de aplicado el tratamiento de aspersión.

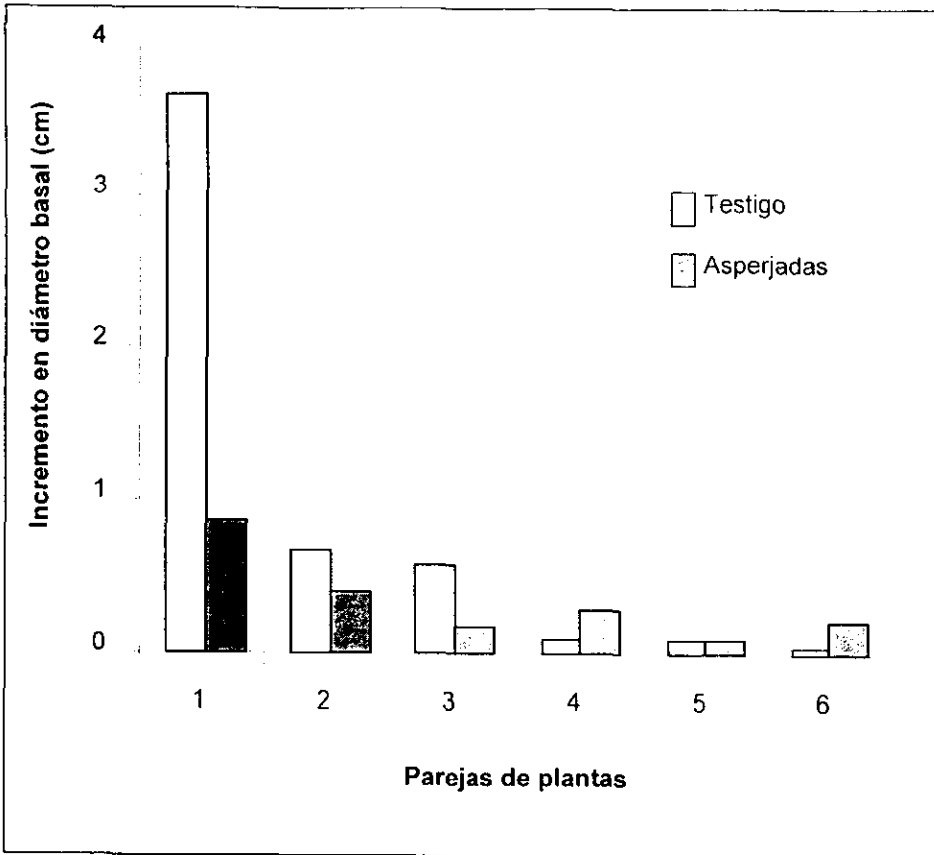


Figura 10. Incremento en diámetro basal en las seis parejas de plantas experimentales (asperjadas y testigo) de *Cecropia peltata*, seis meses después de aplicado el tratamiento de aspersión.

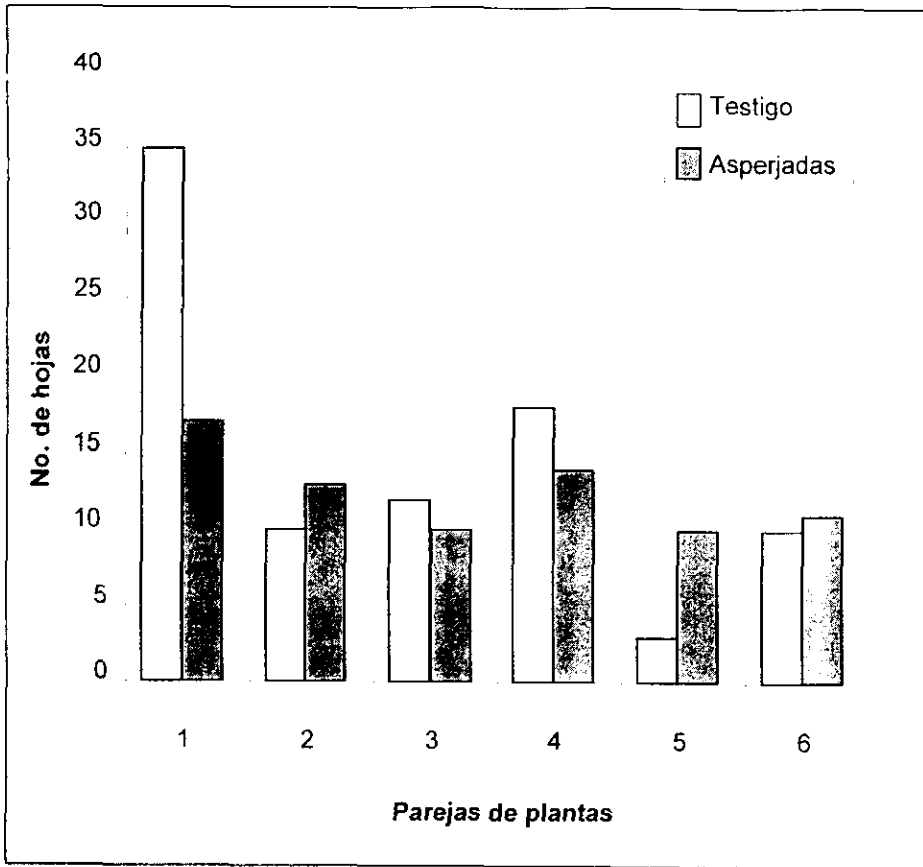


Figura 11. Número de hojas en pie en las seis parejas de plantas asperjadas y testigo de *Cecropia peltata*, seis meses después de aplicado el tratamiento de aspersión.

En síntesis, este experimento sugiere que las hormigas colonizadoras pueden tener el potencial de ejercer una defensa contra el ataque de herbívoros. La respuesta subsecuente esperada, de un mejor desempeño en las plantas que mantuvieron la colonia, apenas se insinuó, pero no fue posible detectar diferencias significativas en tres variables de crecimiento (incremento en altura, incremento en diámetro basal y número de hojas en pie). La presencia de enredaderas fue muy escasa, por lo que no fueron tomadas en cuenta para los análisis. Las especiales condiciones de sequía extrema pudieron haber influido en estos resultados.

Las hormigas colonizadoras de *C. peltata* en la Selva Lacandona

En las plantas de *C. peltata* estudiadas, encontré que el género de hormiga colonizadora más abundante fue *Azteca* (Tabla 2). A lo largo del año pude observar diferentes proporciones de éste y otros géneros, pero *Azteca* siempre fue el más abundante.

Tabla 2. Representación relativa (%) de diferentes géneros de hormigas presentes en las plantas colonizadas estudiadas en cuatro fechas de registro, N=20 plantas.

Hormigas	Septiembre (1997)	Diciembre (1997)	Febrero (1998)	Mayo (1998)
% <i>Azteca</i>	85	75	85	72
% <i>Pheidole</i>	10	5	5	0
% <i>Wasmania</i>	5	0	5	5.5
% <i>Aphenogaster</i>	0	0	5	5.5
% sin hormigas	0	20	0	17

Encontré que en algunas plantas de *C. peltata* cambia la colonia de hormigas a través del tiempo. La aparición de un género nuevo de hormigas en

una determinada planta, se relaciona con cuál era el género original que tenía. Las plantas que tenían *Azteca* originalmente, mostraron una menor probabilidad de cambiar de colonia o de perder las hormigas ($\chi^2= 6.53$; $P=0.01$). No es de descartar que al menos parte de la variación mostrada por las plantas colonizadas en las diferentes variables analizadas, pudiera explicarse por esta dinámica de colonización.

Comparación de los mecanismos defensivos entre dos estadios de desarrollo ontogenético de *C. peltata*: plantas juveniles pre-colonizadas y colonizadas

Tasa de herbivoría

La tasa de herbivoría en el follaje de *C. peltata* (Fig. 12), fue 2.4 veces mayor en las plantas pre-colonizadas (0.257 ± 0.046) con respecto a los individuos colonizados (0.109 ± 0.044) en la época de lluvias. En la época de secas, la magnitud general de la herbivoría disminuyó considerablemente. Aún así, se presentó el mismo comportamiento que en la época de lluvias, pero la diferencia fue aún más marcada: las plantas pre-colonizadas tuvieron un daño 5 veces mayor (0.184 ± 0.095) que las plantas colonizadas (0.0379 ± 0.01). En ambos casos, la herbivoría fue significativamente mayor en las plantas pre-colonizadas ($P= 0.047$ y $P< 0.01$, respectivamente).

No analicé la presencia y cobertura de enredaderas porque encontré muy pocas plantas que las tenían (solamente hubo colonización en 4 plantas: 2 colonizadas y 2 pre-colonizadas).

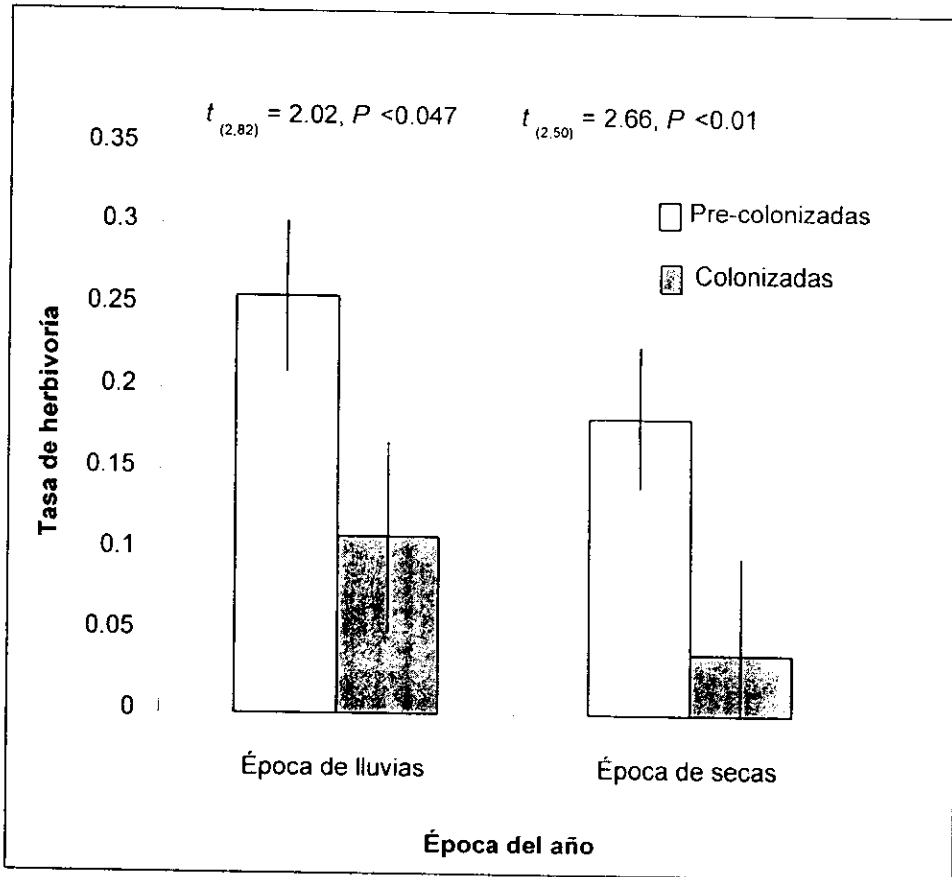


Figura 12. Tasa de herbivoría (promedio \pm EE) en el follaje de plantas de *Cecropia peltata* pre-colonizadas y plantas colonizadas por hormigas, en la época de lluvias y de secas.

Defensa química

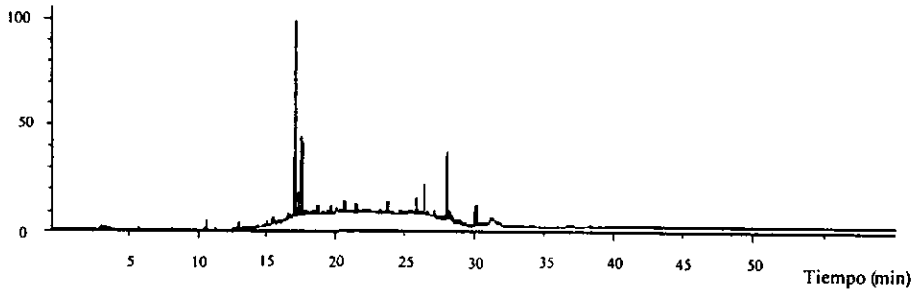
Al analizar el perfil químico por medio de la cromatografía de gases-masa de las muestras de plantas pre-colonizadas y colonizadas, detecté diferencias marcadas en la composición de los extractos de los dos grupos de plantas (Tabla 3 y Figura 13). Las plantas pre-colonizadas presentan una mayor cantidad de productos, con respecto a las colonizadas (8 vs. 3). De los compuestos observados en los cromatogramas, 3 fueron comunes a ambos extractos, mientras que 5 fueron exclusivos a las plantas pre-colonizadas y ninguno fue exclusivo de las plantas colonizadas.

Tabla 3. Compuestos presentes en las dos categorías de plantas de *Cecropia peltata*: pre-colonizadas y colonizadas, según el análisis de cromatografía de gases acoplado a espectrometría de masas. Las moléculas exclusivas se muestran en negritas y las compartidas en letra normal. Las moléculas están expresadas en peso molecular.

Pre-colonizadas	Colonizadas
278	278
355	
446	
310	
446	
503	
437	437
465	465

A.

Resultados



B.

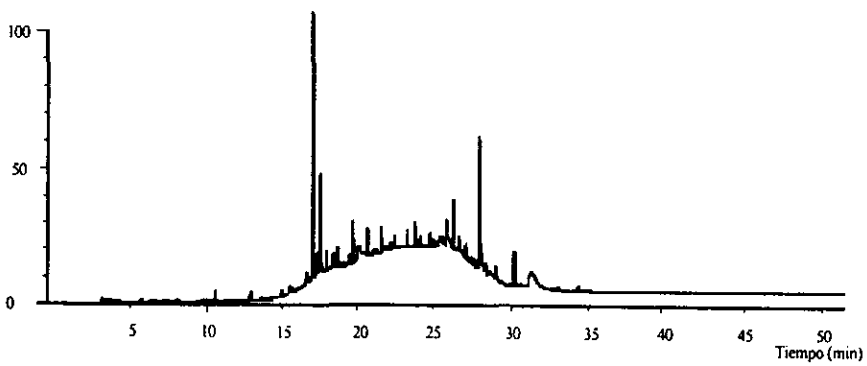


Figura 13. Cromatogramas obtenidos por cromatografía de gases asociado a espectrometría de masas en plantas colonizadas (A) y pre-colonizadas (B) de *C. peltata*.

También realicé el análisis comparativo de extractos mediante la técnica cromatografía de capa fina en gel de sílice. En este caso observé diferencias menores, sin embargo, la técnica de cromatografía de gases acoplada a espectrografía de masas es más sensible (Tabla 3 y Figura 13). Cabe destacar que la principal diferencia entre los cromatogramas de capa delgada, fue la presencia en el extracto de las plantas sin hormigas de una banda de color azul que podría ser, por el tiempo de retención que tuvo, algún tipo de pigmento.

Subsecuente a esto, con las pruebas específicas para la detección de fenoles totales, taninos condensados, taninos hidrolizables y alcaloides encontré lo siguiente. La reacción de Price y Buttler, específica para detección de fenoles totales, hizo evidente una mayor concentración de éstos en las plantas colonizadas (Fig. 14). Dicha concentración fue 1.2 veces más alta que en las plantas pre-colonizadas (1.6 y 1.3mg fenoles/g de peso seco respectivamente).

En el análisis de taninos condensados encontré una situación similar (Fig. 15). Las plantas colonizadas presentaron una concentración tres veces mayor con respecto a las pre-colonizadas (0.1493 ± 0.011 vs. 0.05 ± 0.011 unidades de absorbancia). Si bien la comparación de fenoles totales es muy general, la correspondiente a los taninos condensados alude más específicamente al potencial defensivo de las plantas.

En contraste, no detecté la presencia de taninos hidrolizables ni alcaloides para ninguna de las muestras de los dos tipos de plantas.

En conjunto, estos análisis sugieren un mayor potencial de defensa química en las plantas colonizadas, y que tal tipo de defensa, de ser efectivo, se atribuye a los taninos condensados.

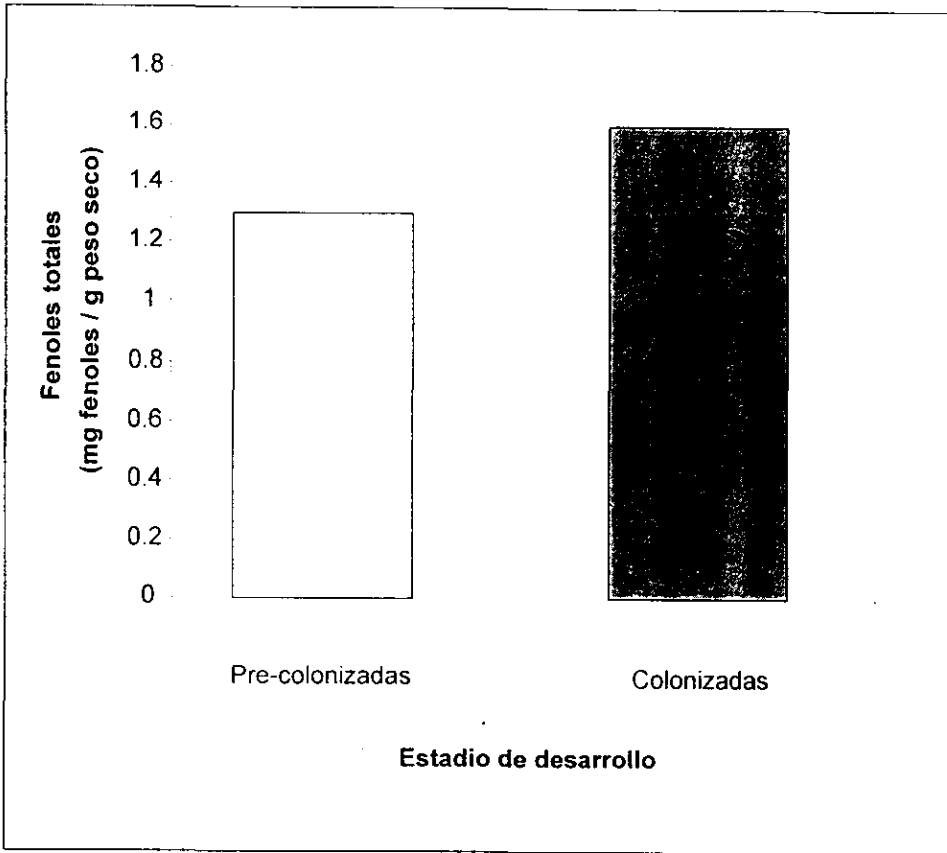


Figura 14. Concentración de fenoles totales (promedio mg fenoles/g peso seco) en plantas de *Cecropia peltata* pre-colonizadas y colonizadas por hormigas.

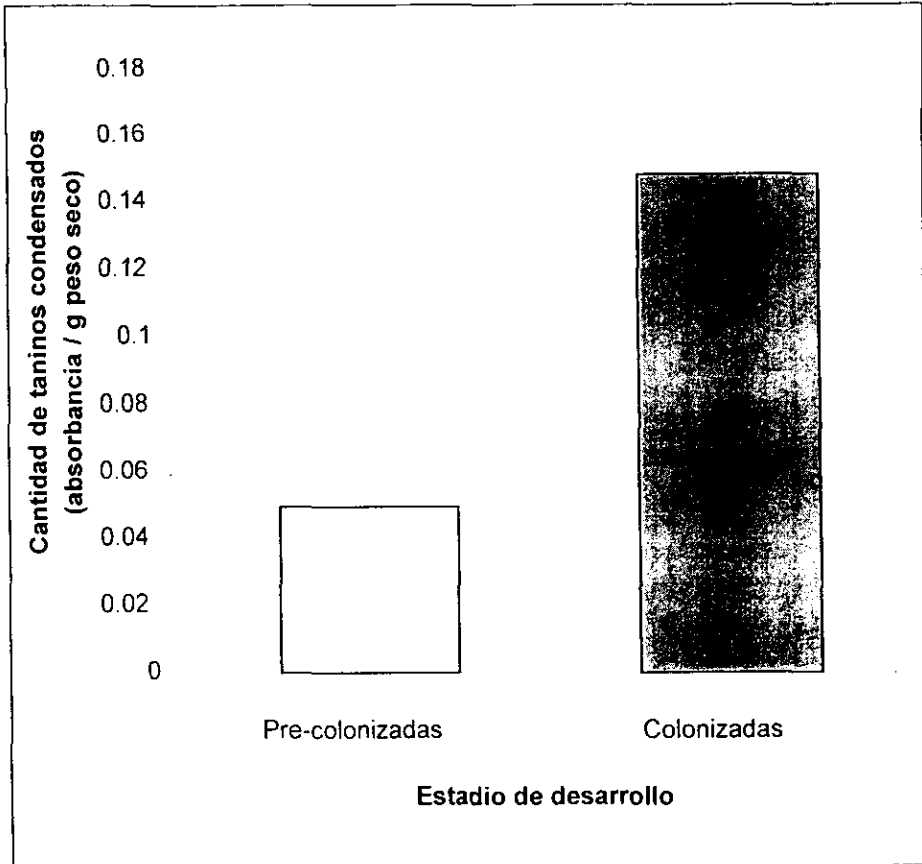


Figura 15. Cantidad de taninos condensados (promedio de unidades de absorbancia/g peso seco) en plantas de *Cecropia peltata* pre-colonizadas y colonizadas por hormigas.

Defensa física

La densidad de tricomas, aunque con variación considerable, fue mayor en las plantas colonizadas (Fig. 16). En promedio, las plantas pre-colonizadas tuvieron (125.1 ± 33) tricomas/cm², y las colonizadas (157 ± 56.8) tricomas/cm². A pesar de la varianza observada, la diferencia resultó ser estadísticamente significativa ($t_{(2,43)} = 2.221$, $P = 0.032$). En síntesis, este tipo de defensa potencial también resultó ser más abundante en las plantas que ya han sido colonizadas por hormigas.

Las diferencias encontradas en los atributos potencialmente defensivos de las plantas se ven reflejados en las diferencias en herbivoría en condiciones naturales. Los experimentos de aceptabilidad de follaje podrían ayudar a elucidar el papel de las posibles defensas químicas y físicas detectadas.

Aceptabilidad por herbívoros

Como resultado de los ensayos de aceptabilidad con *Spodoptera fugiperda* (Fig. 17), encontré un consumo significativamente mayor de las hojas de los individuos pre-colonizados que de los colonizados. La diferencia entre grupos de plantas, si bien apenas es de un factor de 1.3 (268.79 ± 37.4 mm² vs. 212.61 ± 26.9 mm²), es altamente significativa ($t_{(2,35)} = 5.63$, $P < 0.001$).

En concordancia con el análisis de fenoles totales y de taninos condensados y con la densidad de tricomas, los resultados de este experimento indican que el follaje de las plantas pre-colonizadas es de mayor aceptabilidad para herbívoros generalistas.

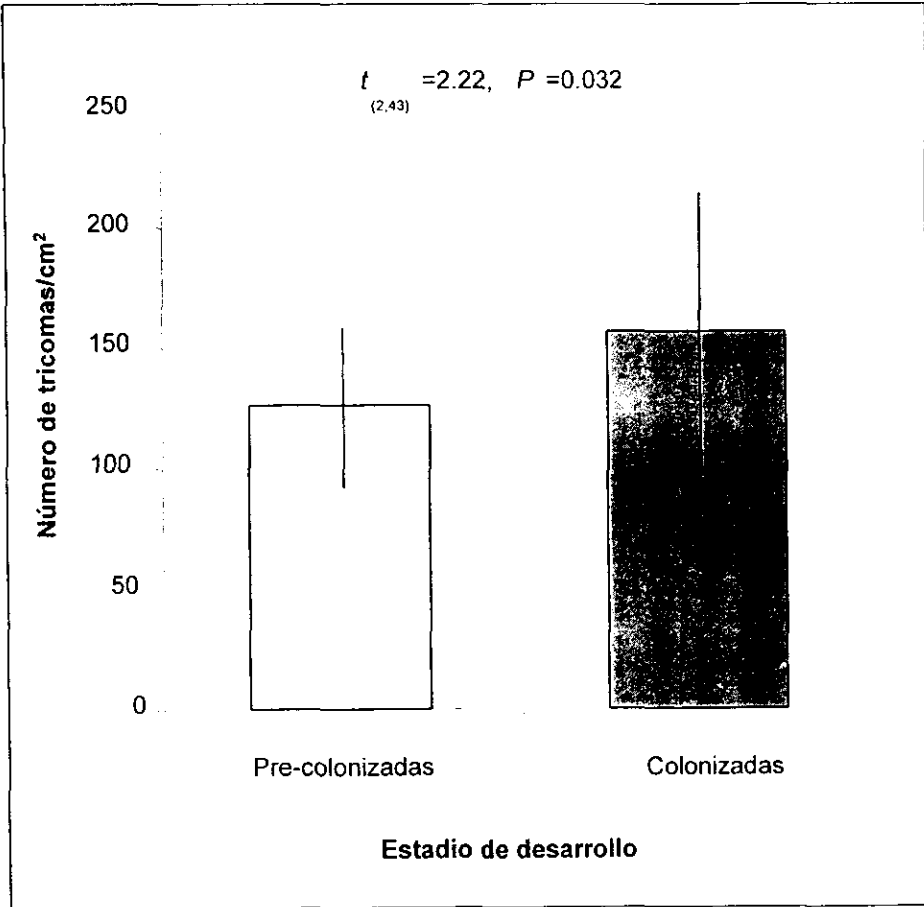


Figura 16. Densidad de tricomas en plantas de *Cecropia peltata* pre-colonizadas y colonizadas por hormigas.

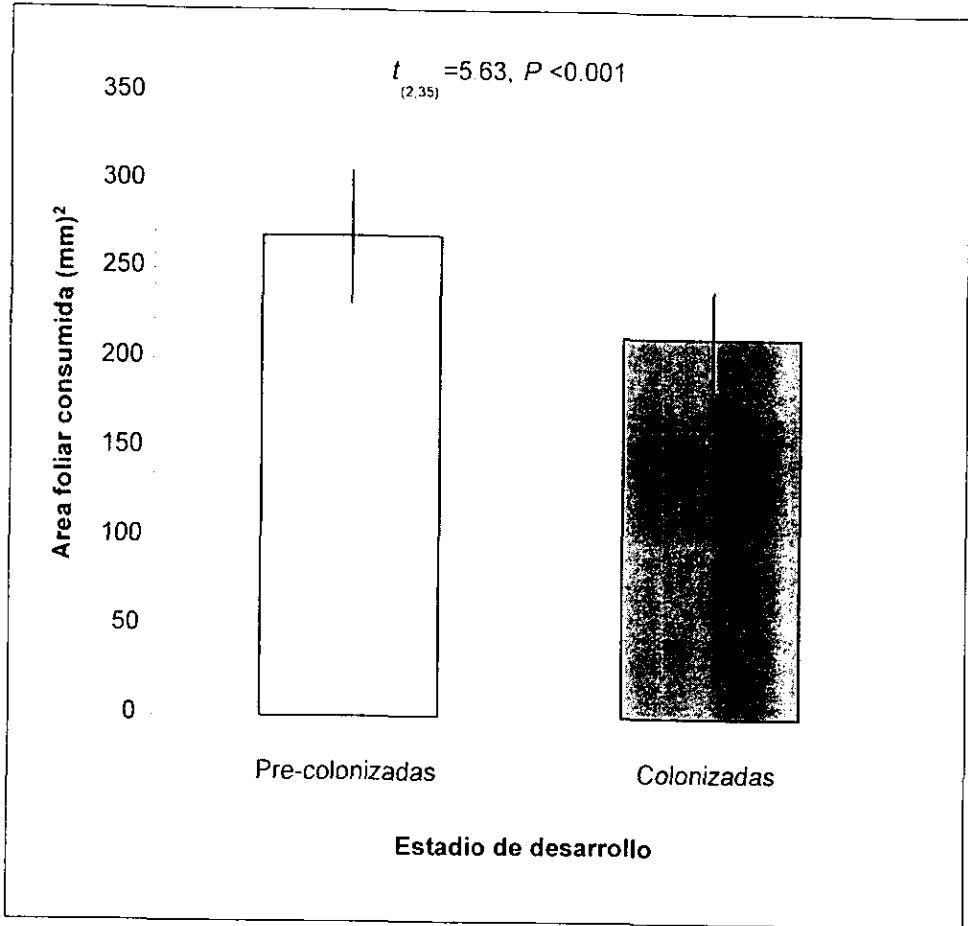


Figura 17. Área foliar consumida por larvas de *Spodoptera fugiperda* (promedio ± EE) del follaje de plantas de *Cecropia peltata* pre-colonizadas y colonizadas por hormigas.

Tasa de crecimiento

El crecimiento, medido como el incremento en altura en la época de lluvias (Fig. 18), fue significativamente mayor ($t_{(2, 33)} = -5.311$; $P < 0.0001$) en plantas con hormigas ($39.5 \pm 6.1\text{cm}$), en comparación a las pre-colonizadas ($11.7 \pm 1.7\text{cm}$). En la época de secas, como podría esperarse, el incremento en altura en global fue considerablemente menor. Sin embargo, se observó un comportamiento similar al de la época de lluvias: las plantas colonizadas crecieron más ($16.8 \pm 3.9\text{cm}$) con respecto a las pre-colonizadas ($6.2 \pm 0.9\text{cm}$). Si bien la diferencia es ligeramente menos marcada que en las lluvias, también resultó muy significativa ($t_{(2, 27)} = 2.431$; $P = 0.022$). No obstante, al tomar en cuenta la altura inicial del individuo y el número de hojas, ésta diferencia desaparece en las dos épocas del año (lluvias: $t_{(2, 35)} = -0.803$; $P = 0.459$ y secas: $t_{(2, 21)} = -1.79$; $P = 0.256$). Por lo tanto, estos resultados implican que el crecimiento desplegado por las plantas colonizadas es considerablemente mayor, pero esto podría adjudicarse, al menos en parte, a la altura y al número de hojas con la que ya contaban las plantas, y no necesariamente a una mayor tasa de crecimiento.

Otro factor relacionado con el desempeño de las plantas fue la supervivencia de éstas. La mortalidad entre las plantas pre-colonizadas en la época de secas fue muy alta. De 20 plantas pre-colonizadas estudiadas 10 murieron (50%), y en el grupo de las colonizadas también hubo plantas muertas, pero fueron menos: 2 de un total de 20 (10%). La diferencia en la mortalidad entre los dos tipos de plantas es altamente significativa ($\chi^2 = 7.68$; $P < 0.01$), lo cual podría indicar que la presencia de hormigas, cuando las condiciones climáticas son adversas (*i.e.*, sequía), confirió a las plantas de *C. peltata* colonizadas, una mayor probabilidad de supervivencia con respecto a las no colonizadas.

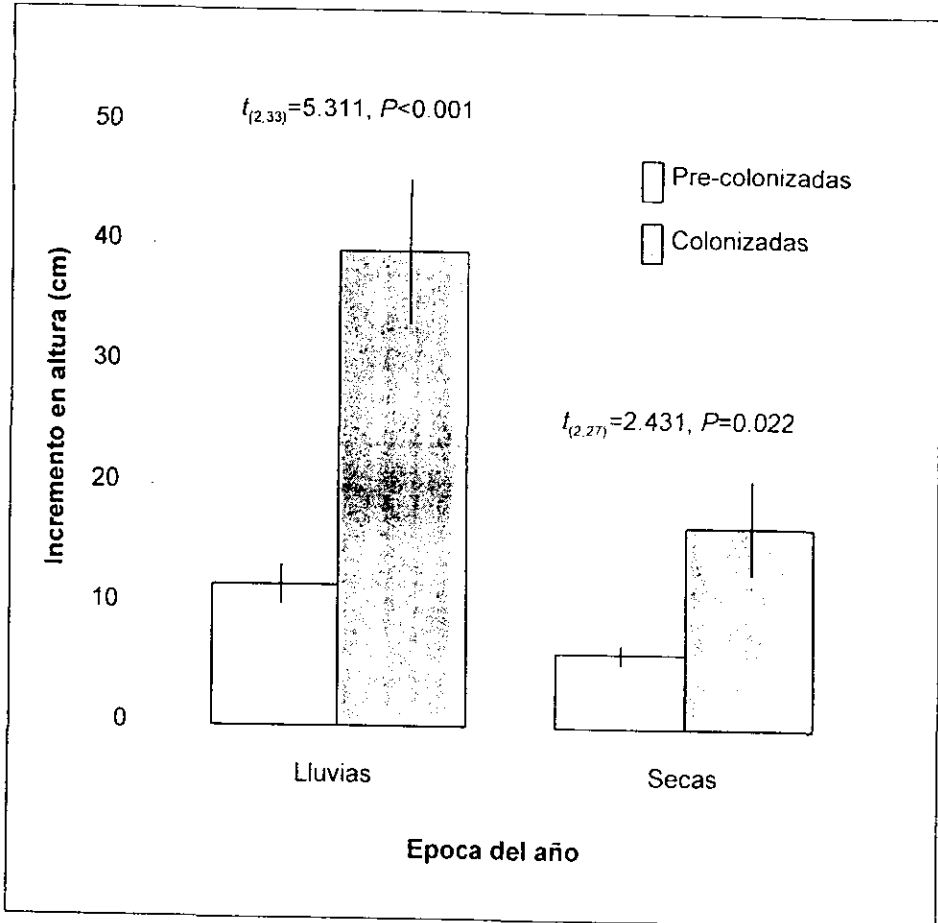


Figura 18. Incremento en altura (cm) (promedio \pm EE) en plantas de *Cecropia peltata* pre-colonizadas y colonizadas por hormigas, en la época de lluvias y de secas.

DISCUSIÓN

Defensa por hormigas

La remoción de la colonia de hormigas en *Cecropia peltata* mostró que éstas pueden jugar un papel importante en la protección en contra de los herbívoros. Las plantas que conservaron la colonia presentaron una distribución de frecuencias de las categorías de daño en la que las hojas intactas estuvieron sobre representadas y con un déficit marcado de hojas con daño intenso. Además encontré un índice menor de herbivoría con respecto a las otras plantas donde las hormigas fueron retiradas (Fig. 7). Esto concuerda con los resultados obtenidos por Frías (1996) y Schupp (1986) en *Cecropia obtusifolia*, pues en esta especie es determinante la presencia de hormigas para el desempeño de la planta. Cabe resaltar que los autores antes mencionados, encontraron una diferencia mucho más drástica en la herbivoría entre las plantas control y las asperjadas con insecticida. En el presente estudio la diferencia fue menor, probablemente, debido a que el tiempo en que transcurrió el experimento también fue más corto, y a que se presentaron condiciones climáticas drásticas (sequía) dadas por la incidencia de ENSO (El Niño).

Al mismo tiempo, este experimento apunta hacia la probable existencia de una asociación mutualista entre las hormigas del género *Azteca* y las plantas de la especie de estudio, pues al parecer *C. peltata* está recibiendo un servicio por parte de las hormigas, al sufrir un menor daño por herbívoros en global. La asociación mirmecófita de los individuos de *C. peltata*, les podría conferir una ventaja (reducción de la presión por herbívoros) sobre las plantas que no presentan este tipo de asociación. Esto ha sido demostrado en varias especies mirmecófitas (Fiala, *et al.* 1991; Fowler 1993) incluyendo *Cecropia* (Frías 1996; Schupp 1986).

Los resultados podrían interpretarse como una confirmación de la teoría de la aparición de la característica mirmecófita en las plantas propuesta por Janzen (1969), pues el autor menciona que la mirmecofilia evolucionó por las presiones de selección impuestas por los herbívoros. En este caso observé que efectivamente los herbívoros incidieron más sobre las plantas asperjadas.

Al analizar algunas medidas de desempeño de las plantas de *C. peltata* (incremento en altura y diámetro basal), no encontré un efecto de la remoción de la colonia de hormigas, si bien se observa una leve tendencia a que las plantas que conservaron la colonia, crecieran un poco más. La característica que mostró un incremento más notorio fue el diámetro basal, situación que concuerda con lo encontrado en *C. obtusifolia* por Frías (1996). En contraste, el número de hojas no se comportó igual que en el estudio citado, pues en este caso resultó ser estadísticamente indistinguible para los dos tipos de planta. Estos resultados se podrían interpretar como que las hormigas no están incidiendo en el desempeño de las plantas de *C. peltata*, pero también es posible que el tiempo de duración del experimento no haya sido lo suficientemente largo para encontrar una diferencia a ese nivel. Frías (1996) encontró que conforme aumentaba el tiempo del experimento de la remoción de la colonia de hormigas, la diferencia en los atributos (sobre todo diámetro basal) entre plantas con y sin hormigas era más grande. Es de predecir que si el presente experimento se desarrollara por más tiempo, se encontrarían las diferencias en el desempeño de las plantas. Aún más, no es de descartar que las condiciones de sequía extrema del año de estudio (que además redujeron el tamaño de muestra) sean responsables en parte de estos resultados. Sería de interés repetir este estudio bajo condiciones menos extremas.

El género de hormiga más frecuente en las plantas de *C. peltata* fue *Azteca* (75-85%), información que coincide con lo que se ha reportado en varios trabajos anteriores con el mismo género de planta (Bentley 1977; Frías 1996; Janzen 1969; Longino 1989; Rickson 1977; Schupp 1986). Si bien encontré otros géneros de hormiga en menor proporción, *Pheidole* (5-10%), *Wasmania* (5%) y *Aphenogaster* (5%), también registrados previamente en asociación con *Cecropia*, la presencia de *Azteca* a lo largo del año en una planta, resultó ser más constante que la de cualquier otro género. Los individuos de *C. peltata* que tenían asociación con otras hormigas cambiaron con mayor frecuencia (66.6%) de colonia de hormigas o bien la perdieron, con respecto a las asociadas a *Azteca* (17.6%). Esto podría indicar que la asociación de *C. peltata* con *Azteca* es más fuerte o que

posiblemente este género es el simbiote original, y los demás actúan como oportunistas.

Al relacionar estos datos con los resultados obtenidos en el experimento de remoción de la colonia de hormigas, podríamos suponer que para *C. peltata* el beneficio de hospedar a las hormigas no es igual con cualquier género, pues el género *Azteca* es más estable en comparación a los otros. Debido a que se observó un aumento en la herbivoría de las plantas sin hormigas, y a que los géneros distintos a *Azteca* son más erráticos en su permanencia en la planta, la colonización por otros géneros podría ser desventajosa para las plantas de *Cecropia*.

La confirmación de esta suposición podría darse al relacionar la herbivoría de cada planta con respecto al género de hormiga presente en ellas. Sin embargo, el número de plantas que presentaron géneros diferentes fue muy bajo (6) en comparación a las plantas con *Azteca* (34), por lo que la comparación resultó inadecuada, además de que no era un aspecto contemplado de inicio en este estudio. Sería de interés contar con una muestra mayor de plantas de *C. peltata* colonizadas por hormigas diferentes a *Azteca* spp., para evaluar el impacto de los herbívoros en éstas plantas. En *Maieta poeppigi*, otra planta mirmecófita de Amazonia, el índice de herbivoría es mucho mayor en las plantas que están colonizadas por una especie diferente (*Crematogaster* sp.) al mutualista original (*Pheidole minutula*) (E. del Val, obs. pers.). Esta evidencia permite especular que los otros géneros que colonizan a *C. peltata* en menor proporción (*Pheidole*, *Wasmania* y *Aphenogaster*) probablemente actúan como oportunistas y no le confieren una protección en contra de herbívoros, o la defensa que proveen es menos eficiente.

Estas especies de hormigas podrían estar engañando a la planta, pues se ha reportado que la producción de cuerpos Müllerianos depende de la tasa de remoción de éstos (Folgarait *et al.* 1994). De tal manera que además de proporcionar albergue, la planta podría estar alimentando a la colonia de las hormigas oportunistas, en lugar de asignar esos recursos a otras funciones ya sea para defensa (química o física) o para crecer, y posiblemente la planta no tenga la

capacidad de discernir entre la especie de hormiga que la está colonizando. De ser esta situación recurrente, y de tener consecuencias en la adecuación de las plantas de *Cecropia*, se esperaría que las plantas se encontrasen bajo presión de selección para poder discriminar y favorecer la colonización selectiva por parte de *Azteca*. El estudio de esta situación constituye un campo que merece atención específica subsecuente.

Herbivoría y defensas alternativas

En la segunda parte de la investigación, los resultados del análisis de la herbivoría demostraron que las plantas juveniles de *C. peltata* colonizadas por hormigas presentan una tasa de herbivoría considerablemente menor que las plantas que aún no han sido colonizadas en las dos épocas del año. Además, la tasa de herbivoría es menor para los dos tipos de plantas en la época de secas con respecto a la de lluvias. Schupp (1986) explica que las hormigas colonizadoras de *C. obtusifolia* en Ecuador, son más efectivas como defensa en la época de secas. En función de esto, podría suponerse que este es el factor que ayuda a disminuir la tasa de herbivoría en las plantas colonizadas en las secas. No obstante, también puede argumentarse que la abundancia de insectos herbívoros en esta época del año es menor, así como la concentración de agua y nitrógeno en los tejidos de la planta (Coley 1983) y que, por lo tanto, la disminución en la tasa de herbivoría no esté relacionada con la eficiencia de las hormigas, sino con aspectos tales como la comunidad de herbívoros, o la concentración de agua y nitrógeno. Esta observación podría sustentarse sobre todo en el hecho de que en las plantas pre-colonizadas también se observa esta disminución en la tasa de herbivoría.

Como la tasa de herbivoría natural fue mayor en las plantas pre-colonizadas en las dos estaciones, podría especularse, contrario a lo esperado inicialmente, que éstas no tengan ningún mecanismo alternativo de defensa en contra de los herbívoros, o que si lo presentan, éste debe ser menos efectivo que la presencia de hormigas.

Al analizar la química del follaje de *C. peltata* por medio de la técnica de cromatografía de gases acoplado a espectrometría masas (CE-CM), encontré que las plantas pre-colonizadas y colonizadas, tienen diferencias en composición química (Fig. 13), al igual que lo reportado por Frías en *C. obtusifolia* (1996). En particular, aunque las plantas pre-colonizadas de *C. peltata* presentaron un mayor número de sustancias, y todos los compuestos encontrados en las plantas colonizadas, eran compartidos con los de las pre-colonizadas, es probable que estos compuestos no tengan un papel relacionado con la defensa. Por un lado, el experimento de aceptabilidad por un herbívoro generalista, apoya esta especulación; y por otro, al realizar las pruebas para detectar fenoles y taninos condensados observé que, por el contrario, las plantas pre-colonizadas tienen una menor concentración de estos tipos de metabolitos. Esto nos lleva a suponer que las sustancias detectadas por la cromatografía de gases, no hacen referencia a metabolitos relacionados con la defensa, sino a otro tipo de sustancias.

En la evaluación del follaje con base en la técnica de cromatografía de capa fina que se realizó con los dos tipos de planta, también encontré una banda diferente, exclusiva para las plantas pre-colonizadas. Sin embargo, después de relacionar ésta con su factor de elución, encontré que no necesariamente se trataba de alguna sustancia involucrada en la defensa, sino de un pigmento. Podría ser que en la cromatografía de gases también se tratase de este tipo de sustancias. Esto me lleva a suponer que el estudio cromatográfico no es suficiente para interpretar el comportamiento químico de un determinado tejido, pues el hecho de que las plantas pre-colonizadas tuvieran un mayor número de compuestos, no pudo relacionarse con el potencial químico defensivo. El otro mecanismo potencialmente defensivo explorado, la densidad de tricomas, resultó estar presente en los dos estadios ontogenéticos, pero las plantas colonizadas tuvieron una densidad significativamente mayor. A pesar de que algunos autores dudan de la eficiencia de este tipo de defensa (Coley 1983), esto, aunado con las hormigas y metabolitos secundarios (fenoles y taninos), podría resultar en una estrategia de conjunto adecuada para repeler a los herbívoros. Si bien esto podría reflejarse en la menor herbivoría detectada en las plantas colonizadas, no es

posible definir con los datos de este estudio la importancia relativa de los tricomas como mecanismo de defensa.

En conjunto, los resultados sugirieron que las plantas colonizadas de *C. peltata* no sólo son defendidas por hormigas, sino que además presentan una mayor concentración total de fenoles y de taninos condensados con potencial defensivo, así como una mayor densidad de tricomas en las hojas. Esto nos estaría indicando que el grupo de plantas colonizadas está invirtiendo mucha más energía en la resistencia en contra de los herbívoros que las no colonizadas, pues además de producir los cuerpos Mülllerianos para mantener a la colonia de hormigas, están generando metabolitos secundarios (fenoles) y tricomas. Cabe mencionar que a pesar de que las plantas colonizadas presentan un mayor número de ambas defensas (químicas y físicas), no tienen innovaciones metabólicas, ya que las plantas pre-colonizadas también poseen los mecanismos defensivos, pero en menor cantidad.

En otra especie mirmecófito, *Inga* sp., Koptur (1984) encontró que las plantas que habitan en lugares de gran elevación, donde la asociación con sus hormigas mutualistas no es tan frecuente, producen una mayor cantidad de compuestos fenólicos, es decir, que en los lugares donde la asociación con hormigas es más escasa, las plantas presentan mecanismos alternativos de defensa en contra de los herbívoros. Sin embargo, en el presente estudio, no encontré resultados coincidentes, pues las plantas sin hormigas tuvieron una menor cantidad de este tipo de compuestos. Cabe resaltar que en el caso de *Inga* sp. se compararon plantas de la misma edad, y en el presente estudio la comparación se centró en plantas con estadios ontogénicos diferentes, por lo que las presiones de selección que están actuando sobre las plantas, pueden ser también diferentes.

Para explorar con más detalle si los metabolitos secundarios encontrados (fenoles y taninos condensados) y los tricomas tienen una capacidad defensiva en contra de herbívoros, realicé las pruebas de aceptabilidad con herbívoros generalistas. Las larvas de *Spodoptera fugiperda* utilizadas consumieron más follaje de las plantas que aún no habían sido colonizadas por hormigas. Como los

herbívoros asignados a ambos tratamientos (*i.e.* tipo de planta) habían estado en ayuno por un tiempo estandarizado, el consumo mayor de un determinado tipo de planta, nos habla de la calidad del tejido ofrecido, y por lo tanto se podría especular que el tejido de las plantas pre-colonizadas fue de mayor aceptabilidad y probablemente de mayor calidad. Podemos suponer que la mayor aceptabilidad del tejido de las plantas pre-colonizadas tiene que ver no sólo con los metabolitos secundarios, sino también con el hecho de que tengan una menor densidad de tricomas. Un estudio de aceptabilidad utilizando extractos foliares de ambos tipos de planta (incorporados en una dieta estándar), podría ayudar a elucidar un poco mejor el posible papel de los tricomas. En varios estudios se ha encontrado que herbívoros como los utilizados en estos experimentos son eficientes para evaluar el valor nutricional de los tejidos vegetales (Coley 1986; Harborne 1997). Para complementar la idea de que los fenoles y taninos encontrados tienen un potencial defensivo, sería de interés medir el desempeño y la adecuación de los herbívoros alimentados con ambos tipos de tejido, para conocer la magnitud del impacto que tienen estos metabolitos.

En contraste con los resultados de mi estudio, Coley (1987) encontró que en una especie de *Cecropia* del Perú, existe una preferencia por el tejido de las plantas mayores por parte de herbívoros generalistas, por lo que supone que están menos defendidos (química y/o físicamente). Sin embargo, no menciona en qué estadio ontogenético se encontraban las plantas que estudió. Podría ser que la comparación de las plantas de dicha autora no corresponda con el periodo de vida específico del presente estudio, dónde la pregunta principal se refiere al estadio ontogenético previo a la colonización por hormigas, y las plantas que utilicé en mi estudio tuvieron alturas entre 1m y 3m, mientras que Coley utilizó plantas de hasta 5m. Por lo anterior, parece difícil llevar a cabo una comparación entre los dos estudios, porque en el presente trabajo no cubrí todo el espectro de alturas, y podría ser que una vez que la colonia de hormigas esté muy bien establecida (*i.e.* 4 metros de altura), disminuya la producción de metabolitos secundarios.

Los resultados sugieren que el sistema de resistencia de *C. peltata* en contra de los herbívoros no parece tener un conflicto entre los estadios de desarrollo estudiados. Como ya mencioné antes, las plantas pre-colonizadas, si bien tienen fenoles, taninos condensados y tricomas, los presentan en una menor cantidad que las plantas colonizadas, y sus tejidos son también más preferidos por los herbívoros. La energía (recursos) que las plantas colonizadas invierten en defensa biológica (asociación con hormigas) no parece estar siendo invertida en otro tipo de defensa alternativa, en el estadio de desarrollo previo (plantas pre-colonizadas).

Si no existe una asignación diferencial en la inversión hacia la defensa entre los dos estadios de desarrollo, según la teoría de asignación de recursos (Coley *et al.* 1985; Mc Key 1984) podríamos encontrar algún tipo de conflicto entre la asignación de recursos a la defensa y al crecimiento de la planta, de tal manera que las plantas que producen una mayor cantidad de defensas en contra de herbívoros (químicas, físicas y biológicas) deberían tener un despliegue menor en su crecimiento en comparación con el de las plantas que no producen o que producen menos defensa. En este caso, tampoco encontré una evidencia de este tipo de conflicto, pues las plantas colonizadas, no crecieron menos que las plantas pre-colonizadas. A pesar de que las plantas colonizadas crecieron más en términos absolutos, al compensar con la altura inicial la diferencia en crecimiento entre los dos estadios ontogénicos resulta indistinguible.

Algunos autores han sugerido que puede existir otro tipo de compromiso energético en la forma que las plantas tienen para defenderse de los herbívoros: la tolerancia vs. la resistencia (Fineblum y Rausher 1995; Rosenthal y Kotanen 1994; Rosenthal y Welter 1995). Podría ser que la tolerancia fuera una estrategia para la sobrevivencia de las plantas pre-colonizadas de *C. peltata* y que la disyuntiva energética entre los estadios de desarrollo se encuentre ahí: tolerancia en los juveniles pre-colonizados vs. resistencia (defensa química, física y biológica) en los colonizados.

Otra evidencia que apunta hacia esta hipótesis, es el hecho de que la tolerancia ha sido demostrada en plantas juveniles de *C. obtusifolia*. Frías (1996)

encontró que plantas pre-colonizadas, defoliadas artificialmente hasta un 50%, no presentaron diferencias en crecimiento, con respecto a las plantas testigo. Este estudio podría respaldar la idea de la existencia de una estrategia de tolerancia frente a los herbívoros en los individuos juveniles pre-colonizados de *C. peltata*, pues las plantas pre-colonizadas estudiadas, a pesar de presentar una tasa de herbivoría mayor, tampoco tuvieron disminución en su crecimiento (si éste es ponderado por su altura inicial).

Para descartar otras posibilidades de defensa y comprobar si en realidad se trata de un mecanismo de tolerancia en las plantas pre-colonizadas, habría que medir algunos parámetros fisiológicos como la tasa fotosintética, la capacidad de almacenaje y redistribución de nutrientes, y compararla en estos dos estadios ontogenéticos de la especie.

Las características de los sitios donde crece *C. peltata* también podrían justificar la estrategia de tolerancia al daño ocasionado por herbívoros en plantas pre-colonizadas. Otros estudios han demostrado (Rosenthal y Kotanen 1994; Rosenthal y Welter 1995) que las plantas que crecen en sitios con abundancia de recursos tienen una mayor capacidad para compensar la pérdida de tejidos. Los claros donde se desarrolla *C. peltata*, son abundantes en recursos, no hay limitación de luz y hay gran disponibilidad de nutrientes en el suelo debido a la alta tasa de descomposición de materia orgánica por la caída de un árbol precedente. Según Whitham *et al.* (1991) este tipo de características ambientales favorecen los mecanismos compensatorios. Por lo tanto si *C. peltata* tiene la capacidad genética y fisiológica, podría ser que las plantas pre-colonizadas reemplazaran rápidamente sus tejidos sin pérdidas en crecimiento si aumentaran la tasa de absorción de nutrientes y de fotosíntesis. Otro factor que permitiría que los juveniles de *C. peltata* toleraran la herbivoría, sería que presentasen tejidos de reserva que permitieran la movilización de nutrientes hacia las zonas de crecimiento (meristemas), a pesar de sufrir mayor herbivoría y por lo tanto ver disminuida la capacidad de captura de energía luminosa, pero esta capacidad podría ser para los dos estadios.

Sin embargo, los mecanismos de tolerancia en contra de herbívoros que presentan las plantas no se encuentran bien esclarecidos y su interpretación no es del todo directa. Por lo tanto, resulta difícil hacer la aseveración tajante de que en los estadios ontogenéticos tempranos *Cecropia peltata* presenta la tolerancia como estrategia defensiva contra la herbivoría.

Así mismo, las características de disponibilidad de recursos de los claros donde crece *C. peltata*, también pueden estar influenciando el hecho de que las plantas colonizadas se defiendan y, al mismo tiempo, desplieguen un alto crecimiento. Pudiera ser que las plantas tuvieran a su disposición los recursos suficientes para llevar a cabo todas esas funciones al mismo tiempo, si tienen una alta tasa de absorción de nutrientes. Mole (1994) postula que cuando hay abundancia de recursos en un ambiente dado, no existen las limitantes que llevarían a un conflicto de asignación energética, por lo que la planta tiene la capacidad de llevar a cabo todas sus funciones al mismo tiempo.

Por otra parte, en un estudio demográfico realizado con *C. obtusifolia*, Alvarez-Buylla (1986) encontró que la mortalidad entre los primeros estadios de desarrollo de la planta, es muy alta. En el estadio juvenil I (0.5-1m) la probabilidad de sobrevivencia es de 0.19 y en el estadio juvenil II (1-5m) la probabilidad aumenta a 0.25. A pesar de que la probabilidad de supervivencia del estadio juvenil II sigue siendo muy baja, la autora comenta que probablemente la colonización por las hormigas tiene un efecto positivo en la tasa de sobrevivencia de esta especie. Menciona también, que las principales causas de mortalidad en estos estadios de *C. obtusifolia* son la caída de ramas, deficiencia de luz y pudrición de los troncos y raíces. Estos datos concuerdan con la alta tasa de mortalidad que encontré en este estudio en los juveniles de *C. peltata* pre-colonizados, que corresponderían con el estadio juvenil I (0.5-1m) propuesto por la autora. Para la época de secas la mortalidad de las plantas pre-colonizadas fue de 50%, mientras que para las plantas colonizadas fue de 10%. Con esta evidencia, podríamos decir que, por un lado, la colonización por las hormigas ayuda a aumentar la tasa de sobrevivencia de las plantas de *C. peltata*, y por otro, que

debe existir una fuerte presión de selección para que las plantas sean colonizadas.

Es notable el hecho de que las plantas colonizadas de *C. peltata* además de la defensa biótica en contra de los herbívoros, presentan una mayor concentración de metabolitos secundarios potencialmente defensivos y tricomas, y una menor aceptabilidad. Esto sugiere que también debe existir una fuerte presión de selección por parte de los herbívoros sobre las plantas recientemente colonizadas, pues no es suficiente la defensa por hormigas para repeler a los herbívoros sino que la existencia de mecanismos de defensa complementarios podría mejorar su adecuación. Considerando la primera parte de este estudio, se puede decir que las hormigas son importantes para el desempeño de *C. peltata*, pues al removerlas, el índice de herbivoría aumenta y esperaríamos que este se reflejara en el desempeño de las plantas, como fue encontrado por Frías (1996) y Schupp (1986) con *C. obtusifolia*. Sería de interés desarrollar un protocolo experimental que permitiese ver el desempeño de plantas de *Cecropia* sin sus hormigas defensoras y sin los metabolitos (y tricomas) detectados en este trabajo. Dado que tal manipulación experimental es poco factible, en principio un estudio del desempeño y la demografía de estas plantas donde no se permitiera la colonización por parte de las hormigas, permitiría elucidar la posible ventaja adaptativa de combinar estos mecanismos defensivos desplegados por las plantas colonizadas.

Como conclusión podemos decir que efectivamente *Cecropia peltata* es una planta que vive en asociación con hormigas y que éstas le pueden conferir una disminución en el daño causado por herbívoros. Aparentemente en *C. peltata* existe una relación entre los compuestos secundarios (fenoles y taninos condensados) y tricomas, y la herbivoría. En las plantas pertenecientes a los estadios previos a la colonización, *C. peltata* posee mecanismos químicos y físicos defensivos comparativamente disminuidos y una mayor tasa de herbivoría, mientras que en las plantas colonizadas los mecanismos defensivos químicos y físicos se encuentran más representados y como consecuencia, presentan una menor herbivoría. Una hipótesis remanente a estudiar para tratar de entender el

ESTRATEGIA DE DEFENSA EN LA COLONIZACIÓN DE LA PLANTA

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Agrawal, A. 1998. Leaf damage and associated cues induce aggressive ant recruitment in a neotropical ant-plant. *Ecology* **79**: 2100-2112.
- Alvarez-Buylla, E.R. 1986. Demografía y dinámica poblacional de *Cecropia obtusifolia* Bertol (Moraceae) en la selva de Los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Alvarez-Buylla, E.R. y M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* **84**: 314-325.
- Alvarez-Buylla, E.R. y M. Martínez-Ramos. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia* a neotropical pioneer tree: an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical forest. *Journal of Ecology* **80**: 275-290.
- Alvarez-Buylla, E.R. y A.A. Garay. 1994. Population genetics structure of *Cecropia obtusifolia*, a tropical pioneer tree species. *Evolution* **48**: 437-453.
- Ayala, J. F., J.K. Wetterer, J.T. Longino y D.L. Hartl. 1996. Molecular phylogeny of *Azteca* ants (Hymenoptera: Formicidae) and the colonization of *Cecropia* trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **5**: 423-428.
- Argueta, A. (Coord.) 1994. Atlas de las plantas de la medicina tradicional mexicana Tomo II. INI, México. 1193 pp.
- Bazzaz, F. A., N.R. Chiariello, P.D. Coley y L.F. Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience* **37**: 58-67.
- Bentley, B.L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: Interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* **57**: 815-820.
- Bentley, B.L. 1977. Extrafloral nectaries and the protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review in Ecology and Systematics* **8**: 407-427.
- Brahmachary, R.L. 1982. The inter-relationship between *Acacia* thorns and insects in East Africa. *Journal of Arid Environments* **5**: 319-322.
- Castillo-Campos, G. y H. Narave Flores. 1992. Contribución al conocimiento de la vegetación de la Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. En Vásquez Sánchez, M.A. y M.A. Ramos Olmos: Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. Publicaciones Especiales Ecosfera. México.

Champluvier, D. 1994. *Bracysteohanus myrmecophilus* (Acanthaceae) especie nouvelle du Zaire Oriental: Un cas intéressant de myrmécophilie. *Belgian Journal of Botany* **127**: 45-60.

Clark, D.B. y D. A. Clark. 1990. Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rica tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* **6**: 321-331.

Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* **53**: 209-233.

Coley, P.D., J.P. Bryant y F.S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* **230**: 895-899.

Coley, P.D. 1986. Costs and benefits by tannins in a neotropical tree. *Oecologia* **70**: 238-241.

Coley, P.D. 1987. Patrones en las defensas de las plantas: ¿por qué los herbívoros prefieren ciertas especies? *Revista de Biología Tropical* **35**: 151-164.

Coley, P.D. y J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 305-335.

Crawley, M. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology* **34**: 531-564.

Davidson, D.W., R.R. Snelling y J.T. Longino .1989. Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. *Biotropica* **21**: 64-73.

De Andrade, J.C. 1984. Desempenho e distribuicao de *Azteca alifari* (Formicidae) em *Cecropia lyratiloba* var. *nana* (Cecropiaceae) na restinga do Recreio dos Bandeirantes, Rio de Janeiro-RJ. *Atas da Sociedade Biologica do Rio de Janeiro* **24**: 11-15.

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

Dirzo, R. y J.L. Harper. 1982. Experimental studies on slug-plant interactions III. Differences in the acceptability of individual plants of *Trifolium repens* to slugs and snails. *Journal of Ecology* **70**: 101-117.

Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. En Dirzo, R. y J. Sarukhán: *Perspectives on plant population ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Bibliografía

- Dirzo, R. 1991. La vegetación, exhuberancia milenaria. En: Lacandonia, El último refugio. Sierra Madre – UNAM, pp. 52-74.
- Dirzo, R. y C. Dominguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. En Bullock, S.H., A. Mooney, y E. Medina: Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 304-309.
- Dominguez, C., Dirzo, R. y S.H. Bullock. 1989. On the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae). *Oikos* 56: 109-114.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y C. Vázquez-Yanes. 1984. Observations of fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. *Biotropica* 16: 315-318.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency plus chemical defense. Biochemical Interactions between plants and insects. En Wallace, J.W. y R.L. Mansell: Recent Advances in Phytochemistry vol. 10. Plenum Press, New York. pp. 1-40.
- Fiala, B., U. Maschwitz y Y.P. Tho. 1991. The association between *Maracanga* trees and ants in South-east Asia. En Huxley, C.R. y D.F. Cutler: Ant-plant interactions. Oxford University Press, Oxford. pp. 407-418.
- Fiala, B., H. Grunsky, U. Maschwitz y K.E. Linsenmair 1994. Diversity of ant-plant interactions: protective efficacy in *Maracanga* species with different degrees of ant association. *Oecologia* 97: 186-192.
- Fineblum, W.L. y M.D. Rausher. 1995. Trade-off between residence and tolerance to herbivore damage in a morning glory. *Nature* 377: 517-520.
- Folgarait, P.J., H.L. Johson y D.W. Davidson. 1994. Responses of *Cecropia* to experimental removal of Müllerian bodies. *Functional Ecology* 8: 22-28.
- Fowler, H.G. 1993. Herbivory and assemblage structure of myrmecophytous understory plants and their associated ants in the Central Amazon. *Insectes Sociaux* 40: 137-145.
- Fonseca, C.R. 1994. Herbivory and the long-lived leaves an Amazonian ant- tree. *Journal of Ecology* 82: 833-842.
- Franco-Rosselli, P. y C.C. Berg. 1997. Distributonal patterns of *Cecropia* (Cecropiaceae): A Panbiogeographic analysis. *Caldasia* 19: 285-296.
- Frías, R. 1996. Ecología del Mutualismo Defensivo de *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Moraceae) por hormigas del género *Azteca* en la Selva de los Tuxtlas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 118 pp.

García-Gil, J.C. y J.H. Lugo. 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. En Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos: Reserva Integral de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. Ecosfera pp. 39-49.

Gaume, L., D. McKey y M.C. Anstett. 1997. Benefits conferred by "timid" ants: active anti-herbivore protection of the rainforest tree *Leonardoxa africana* by the minute ant *Petalomyrmex phylax*. *Oecologia* 112: 209-216.

Gómez-Pompa, A. A. y R. Dirzo. 1995. Atlas de las Areas Naturales Protegidas de México. CONABIO- Instituto Nacional de Ecología. pp. 66-70.

Harborne, J.B. 1984. Phytochemical methods. Chapman and Hall, USA. 288pp.

Harborne, J.B. 1997. Plant secondary metabolism En: Crawley, M.J.: Plant ecology. Blackwell Science, Great Britain. pp.132-155.

Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York. 892 pp.

Hems, D.A. y W.J. Mattson. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. The Quarterly Review of Biology 67: 283-334.

Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. The ants. Harvard University Press, USA. 712 pp.

Howe, H.F. y L.C. Westley. 1989. Ecological relationships of plants and animals. Oxford University Press, UK. 273 pp.

Huxley, C.R. 1991. Ants and Plants: a diversity of interactions. En Huxley, C.R. y D.F. Cutler: Ant- Plant Interactions, Oxford University Press, UK. pp. 1-14.

Ibarra, G. y R. Dirzo. 1990. Plantas mirmecófitas arbóreas de la Estación de Biología "Los Tuxtlas", Veracruz, México. Revista de Biología Tropical 38: 79-82.

Janzen, D.H. 1969. Allelopathy by mirmecophytes: The ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50: 147-153.

Janzen, D.H. 1972. Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rainforest. *Ecology* 53: 885-892.

Jolivet, P. 1987. Nouvelles Observations sur les Plantes a Fourmis Réflexions sur la Myrmécophilie. L'Entomologiste 43: 39-52.

Bibliografía

- Jolivet, P. 1998. Interrelationship between insects and plants. CRC Press, USA. 309 pp.
- Karban, R. y I.T. Baldwin. 1997. Induced responses to herbivory. The University of Chicago Press, Chicago. 319 pp.
- Kearsley, M.J. y T.G. Whitham. 1989. Developmental changes in resistance to herbivory: implications for individuals and populations. *Ecology* **70**: 422-434.
- Koptur, S. 1984. Experimental evidence for defense of *Inga* (Mimosoidae) saplings by ants. *Ecology* **65**: 1787-1793.
- Krebs, C.J. 1994. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Harper Collins College Publishers, USA. 801 pp.
- Longino, J.T. 1989. Geographic variation and community structure in an ant-plant mutualism: *Azteca* and *Cecropia* in Costa Rica. *Biotropica* **21**: 126-132.
- Maschwitz, U. y B. Fiala. 1995. Investigations on ant-plant associations in the South-East-Asian genus *Neonauclea* Merr (Rubiaceae). *Acta Oecologica* **16**: 3-18.
- Martínez, E., C.H. Ramos y F. Chiang. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* **54**: 99-177.
- Martínez-Ramos, M., E.R. Álvarez-Buylla, D. Piñero y J. Sarukhán. 1988. Treefall age determination in a tropical forest: its uses in the study of gap dynamics. *Journal of Ecology* **76**: 700-716.
- Marquis, R.J. 1987. Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en *Piper arieanum* (Piperaceae). En D.A. Clark, R. Dirzo y N. Fetcher (eds.). *Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos*. *Revista de Biología Tropical* **35**.
- McKey, D. 1984. Interaction of the ant plant *Leonardoxa africana* (Caesalpiniaceae) with its obligate inhabitants in a rainforest in Cameroon. *Biotropica* **16**: 81-99.
- McKey, D. 1988. *Cecropia peltata*, an introduced neotropical pioneer tree, is replacing *Musanga cecropioides* in Southwestern Cameroon. *Biotropica* **20**: 262-264.
- Medellín, R. 1994. Seed Dispersal of *Cecropia obtusifolia* by two species of Opossums in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Biotropica* **26**: 400-407.
- Mendoza-Ramírez, E. 1997. Análisis de la deforestación de la Selva Lacandona: Patrones, magnitud y consecuencias. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 99pp.

- Mole, S. 1994. Trade-offs and constraints in plant-herbivore defense theory: a life-history perspective. *Oikos* **71**:3-12.
- Núñez-Farfán, J.S. 1985. Aspectos ecológicos de especies pioneras en una selva húmeda de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. 235pp.
- Núñez-Farfán, J.S y R.Dirzo. 1989. Leaf survival in relation to herbivory in two tropical species. *Oikos* **54**: 71-74.
- Poorter, L. y S.F. Oberbauer. 1993. Photosynthetic induction responses of two rainforest tree species in relation to light environmental. *Oecologia* **96**: 193-199.
- Price, P. 1997. Insect Ecology. Jhon Wiley and Sons Inc. EUA. pp. 70.
- Price, M.L. y L.G. Butler. 1977. Rapid visual estimation and spectrophotometric determination of tannin content of sorghum grain. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **25**: 1268-1273.
- Rher, S.S., P.P. Feeny y D.H. Janzen. 1973. Chemical defence in Central American non-ant-Acacias. *Journal of Animal Ecology* **42**: 405-410.
- Rhodes, D.F. y R.G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. En Wallace, J.W. y R.L. Mansell: Recent Advances in Phytochemistry vol. 10. Plenum Press, EUA. pp. 168-203.
- Rickson, F.R. 1971. Glycogen plastids in Müllerian body cells of *Cecropia peltata* – A higher green plant. *Science* **173**: 344-347.
- Rickson, F.R. 1977. Progressive loss of ant-related traits of *Cecropia peltata* on selected Caribbean Islands. *American Journal of Botany* **64**: 585-592.
- Rosenthal, G.A. y D.H. Janzen. 1979. Herbivores. Their Interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, USA. 718 pp.
- Rosenthal, J.P. y P.M. Kotanen. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* **9**: 145-148.
- Rosenthal, J.P y S.C. Welter. 1995. Tolerance to herbivory by stem-boring caterpillar in architecturally distinct maizes and wild relatives. *Oecologia* **102**: 146-155.
- Schupp, E.W. 1986. Azteca protection of *Cecropia*: benefits to juvenile trees. *Oecologia* **70**: 379 –385.

Bibliografía

- Schupp, E.W. y D.H. Feener. 1990. Phylogeny, lifeform and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamian forest. En Huxley, C. R. y D.F. Cutler (eds.). Ant-plant interactions. Oxford University Press, Oxford. pp. 250-259.
- Siegel, S. y N.J. Castellan, Jr. 1988. Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences. 2nd. Ed. McGraw-Hill, New York.
- Stapley, L. 1998. The interaction of thorns and symbiotic ants as an effective defence mechanism of swollen-thorn acacias. *Oecologia* **115**: 401-405.
- Strauss-Debenedetti, S. y G.P. Berlyn. 1994. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. *American Journal of Botany* **81**: 1582-1591.
- Traw, M.B. y D.D. Ackerly. 1995. Leaf position, light levels, and nitrogen allocation in five species of rain forest pioneer trees. *American Journal of Botany* **82**: 1137-1143.
- Vázquez-Yañes, C. y H. Smith. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytologist* **92**: 477-485.
- Vasconcelos, H. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. *Oecologia* **87**: 295-298.
- Waterman, P.G. y S. Mole. 1994. Analysis of phenolics plant metabolites. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 237 pp.
- Wheeler, W.M. 1942. Studies of neotropical ant-plants and their ants. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **90**: 1-262.
- White, J. 1984. Plant Metamerism. En Dirzo, R. y J. Sarukhán: Perspectives on plant population ecology. Sinauer Associates Inc., Massachusetts. pp. 15-47.
- Whitham, J.G., J. Maschinski, K.C. Larson y K.N. Paige. 1991. Plant responses to herbivory: the continuum from negative to positive underlying physiological mechanisms. En P.W. Price, T.M. Lewinson, G.W. Fernández y W.W. Benson (eds.). Plant-animal interactions. Evolutionary ecology in tropical and temperate regions. Wiley and Sons Publications, USA. pp. 163-176.
- Windsor, D.M. y P. Jolivet. 1996. Aspects of the morphology and ecology of two Panamanian ant-plants, *Hoffmannia vesiculifera* (Rubiaceae) and *Besleria formicaria* (Gesneriaceae). *Journal of Tropical Ecology* **12**: 835-842.