

98



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Variación en los niveles de daño
causado por folívoros y su relación
con características foliares**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

BIOLOGA

PRESENTA:

Yvonne Herrerías Diego

Director de Tesis:

Dr. Emmanuel Rincón Saucedo

Dra. Ma. del Pilar Huante Pérez



MEXICO, D. F.

292313

2001



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

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presenta

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Variación en los niveles de daño causado por folívoros y su relación con características foliares".

realizado por Yvonne Herreñías Diego.

con número de cuenta 9138301 9 , pasante de la carrera de Biología.

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio

Atentamente

Director de Tesis
 Propietario Dr. Emmanuel Rincón Saucedo.

Propietario Dra. María del Pilar Huante Pérez.

Propietario Dra. Alma Orozco Segovia.

Suplente Dra. Teresa Valverde Valdez.

Suplente Dr. Zenon Cano Santana.

Dra. Edne María Suárez Díaz.

Consejo Departamental de Biología.

*A mis padres, Nelly Diego Pérez y Moisés Herrerías Monterrosas, por todo el apoyo,
consejo y amor que me han brindado durante toda mi vida.*

*A ti Titi (mi hermano) por que desde pequeño me has ayudado y me has dado muy buenos
consejos.*

A Pancho.

AGRADECIMIENTOS.

Gracias al Dr. Emmanuel Rincón Saucedo y a la Dra. Pilar Huante Pérez por haber dirigido esta tesis, gracias por su apoyo, asesoría y por todos sus consejos así como el cariño que siempre me han brindado.

Agradezco a mis compañeros de trabajo en la Estación de Biología de "Chamela", Suraya Borrego, Miguel I. Rivas, Aidé Hernández y Gustavo Verduzco por haberme ayudado en la colecta y el desarrollo del trabajo de campo. Gracias por todo el tiempo que dedicaron a la realización del presente trabajo así como por sus valiosos comentarios.

También agradezco a mis compañeros del laboratorio de Ecofisiología del Crecimiento, Mariana Alvarez, Suraya Borrego, Miguel Rivas, Nériida Pérez, Irma Acosta por todo el apoyo que siempre me brindaron y por hacer muy agradable mi estancia en el laboratorio

Gracias a los Dres. Emmanuel Rincón Saucedo, Pilar Huante, Alma Orozco, Teresa Valverde y Zenón Cano, por la revisión de este escrito y por sus valiosos consejos y recomendaciones que permitieron que este trabajo mejorara.

Agradezco especialmente a mis amigos Mariana Alvarez, Miguel I. Rivas por haberme introducido al mundo de la Ecofisiología Vegetal

Gracias a mis amigos Ma. Elena Torres, Valeria Ponce de León, Rashidi Springall, Víctor Bautista, Daniel Maldonado, Mariana Alvarez, Norman Mercado, Maika Rozada, Armando del Valle, Miguel I. Rivas, Juan Carlos Gaytán, Sylvia Sura, Daniela Melgarejo, Dalia Conde, Ana Soler por todo el apoyo, amistad y cariño que me dieron durante la realización de mis estudios.

Gracias a Suraya Borrego, Miguel I Rivas, Nieves Barranco, Amadeo Estrada, Beatriz Hernández por haber hecho más amena mi estancia en la Estación de Biología de “Chamela”

Gracias al Ing. Alejandro González por todo su apoyo en todas las actividades relacionadas con las computadoras y en la realización de las diapositivas para la presentación de mi examen profesional

Gracias a la Fundación Lorena Gallardo, I A P., y en especial a la Sra. Julienne G. Cortina y Mtra. Mónica Bórquez Acosta, por todo el apoyo que me brindaron durante la realización de mis estudios profesionales, no sólo desde el punto de vista económico sino además por todo el apoyo personal además de haberme permitido pertenecer a la familia FLAG

Quiero agradecer también al personal académico y administrativo de la Facultad de Ciencias, del Instituto de Biología, Instituto de Ecología y la Estación de Biología de “Chamela”, Jal , por todo el apoyo brindado para mi formación profesional y para la realización de esta tesis.

Esta tesis se realizó gracias al apoyo económico otorgado por DGAPA dentro del proyecto IN-218796, por CONACYT en los proyectos G0011-N9607 y 25828-N y por la Estación de Biología

CONTENIDO

Resumen	2
Abstract	3
I Introducción	
1.1 La herbivoría y su efecto en las plantas	4
1.2 Tipos de herbívoros	5
1.3 Características de las plantas que afectan los niveles de daño	7
1.3.1 Disponibilidad de alimento	7
1.3.2 Características nutritivas de las plantas	7
1.3.3 Contenido de agua foliar	8
1.3.4 Metabolitos secundarios	8
1.3.5 Variabilidad vegetal	9
1.3.6 Edad foliar	10
1.3.7 Características físicas	11
1.4 Tasa Relativa de Crecimiento (<i>TRC</i>) y el Área Foliar Específica (<i>AFE</i>).	11
1.5 Niveles de daño foliar en comunidades naturales	13
1.6 Planteamiento del problema	15
1.7 Objetivos e Hipótesis	17
II Método	
2.1 Descripción de la Zona de Estudio	19
2.2 Método	
2.3.1 Colecta de hojas	22
2.3.2 Área dañada	23
2.3.3 Distancia Euclidiana	24
2.3.4 Dureza	25
2.3.5 Área Foliar Específica	25
2.3.6 Análisis de datos	25
III. Resultados	
3.1 Análisis de Datos	26
3.2 Correlaciones entre los diferentes parámetros.	27
IV. Discusión.	34
VI. Literatura citada	45

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue relacionar los niveles de daño causados por folívoros con la tasa de crecimiento y algunas características foliares de 34 especies arbóreas características de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, que presentaban tasas relativas de crecimiento (*TRC*) contrastantes. Se midió el porcentaje de daño ocasionado por folívoros al inicio de la temporada de lluvias y se relacionaron con algunas características físicas de las hojas como el grosor, la dureza y el área foliar específica (*AFE*).

Se encontró una correlación directa y significativa entre el porcentaje de daño foliar y el *AFE* y una correlación inversa del daño foliar con la dureza de las hojas. Se encontró una relación significativa entre el porcentaje de daño foliar y los valores de la *TRC*, así como una correlación positiva y significativa entre la distancia euclidiana del porcentaje de daño y la *TRC*. El *AFE* tuvo una relación negativa con la dureza de las hojas y presentó una relación positiva y significativa con los valores de la *TRC*.

Con estos resultados se corrobora la hipótesis de disponibilidad de recursos y asignación a la defensa que señala la relación entre la *TRC* y los niveles de daño por herbívoros, y se obtuvo que las características físicas de las hojas sí se relacionaron de manera significativa con los niveles de herbivoría; así mismo la dureza de las hojas y el *AFE* se correlacionaron con la *TRC*.

Abstract

The objectives of this thesis is to relate damage levels occasioned by folivorous with plants relative growth rate (RGR) and some leaf characteristics in 34 woody species with contrasting relative growth rates, in the tropical deciduous forest of Chamela, Jalisco. Damage percentage was evaluated in early rainy season and was related with anatomic leaf traits as toughness and specific leaf area (AFE)

A direct and significative correlation was observed between leaf damage and specific leaf area, an inverse correlation between leaf damage and toughness was observed also. Leaf damage percentage and relative growth rate data presented a direct and significative correlation, this kind of correlation was observed also between Euclidean distance and RGR. Specific leaf area was correlated in a negative way with leaf toughness and in a positive one with relative growth rate data.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 La herbivoría y sus efectos en las plantas

La herbivoría es el consumo de plantas por animales (Howe & Westley, 1988). Es un tipo de depredación y como tal es considerada como una relación más-menos, en la que uno de los organismos resulta beneficiado (el herbívoro), y el otro es perjudicado (la planta) (Begon *et al.*, 1988). En algunos casos el daño producido por los herbívoros a una planta es muy alto, de tal forma que ocasiona una reducción en el crecimiento y en la reproducción de los individuos afectados alterando la competitividad que la planta tiene con otros individuos dentro de la comunidad (Coley, 1983). Este tipo de interacción entre plantas y animales no siempre es perjudicial, ya que en ocasiones se le puede considerar benéfica para las plantas, como es el caso de la polinización (Belsky, 1986) y la dispersión de frutos y semillas (Howe & Westley, 1988; Sallabanks & Courtney, 1992).

Los herbívoros pueden determinar la morfología y la fisiología de las plantas (Bell, 1991). Las modificaciones en su forma están relacionadas básicamente con su estructura modular y su plasticidad fenotípica (Bell, 1991). El efecto que tiene la herbivoría sobre las plantas puede ser analizado en los diferentes niveles de organización que abarca la ecología (individual, poblacional o comunitario). Desde el punto de vista individual, los herbívoros pueden provocar altas tasas de pérdida en los tejidos vegetales (Janzen, 1970), reduciendo el área fotosintética (Crawley, 1983), alterando así el balance de carbohidratos y modificando el consumo de agua y de nutrientes (Crawley, 1983), lo cual ocasiona un debilitamiento en la estructura física de las plantas (Coley *et al.*, 1985) y modifica su forma y su capacidad de persistencia (Huntly, 1991).

A nivel poblacional, los herbívoros pueden ocasionar cambios en la demografía de las plantas al alterar su crecimiento, su éxito reproductivo y el establecimiento de los nuevos individuos (Crawley, 1983), afectando la abundancia de las plantas (Chesson & Huntly, 1988) y reduciendo su adecuación (Fritz & Simms, 1992). Los insectos fitófagos, por ejemplo, pueden disminuir el crecimiento poblacional y las tasas de sobrevivencia de las plantas (Tilman, 1988) alterando por consecuencia, sus patrones de distribución (Huntly, 1991). Los herbívoros pueden determinar el resultado final de la competencia interespecífica mediante la capacidad de alimentarse diferencialmente de distintas especies de plantas (Champan & Joern, 1990).

A nivel de comunidades puede alterar significativamente la dinámica y la estructura de las comunidades (Huntly, 1987), causando disturbios al alimentarse de las plantas, alterando su

abundancia relativa (Rice, 1987) y cambiando las condiciones ambientales de diferentes hábitats (Huntly, 1987). Los herbívoros se ven influenciados por la productividad y los disturbios que son reconocidos como modificaciones en la dinámica de las comunidades y en particular en la composición de las especies, pueden incrementar o disminuir la diversidad de las comunidades de plantas (Huntly, 1991). Así, por ejemplo, mediante la selección de especies dominantes un herbívoro favorecerá un aumento en la diversidad vegetal, por otro lado, si selecciona especies que se encuentran con poca abundancia (especies raras) se favorecerá una reducción en la diversidad vegetal (Huntly, 1991).

1.2 Tipos de herbívoros

Los herbívoros terrestres manifiestan una gran selectividad del alimento, el cual es elegido dependiendo de varias características de las plantas y de los herbívoros. Los patrones de alimentación de los herbívoros están determinados por factores físicos, químicos y bióticos (Chapman, 1974). De acuerdo con el grado de especialización en el consumo de alimentos (Price, 1984, Chapman & Joern, 1990), los herbívoros se pueden clasificar en: a) polívoros que son aquellos que se alimentan de un amplio ámbito de especies de plantas que pertenecen a familias diferentes, b) oligófagos, que se alimentan de un grupo limitado de plantas, usualmente comprendidas todas en una sola familia; c) monófagos, los cuales se alimentan de especies de plantas pertenecientes a un sólo género. Una clasificación alternativa es la que separa a los organismos en especialistas (oligófagos y monófagos) y generalistas (polívoros) (Bell, 1991). Algunos autores proponen que la posibilidad que tienen algunos herbívoros de alimentarse de una gran variedad de plantas, les permite evitar que se alcancen las dosis letales de cada compuesto secundario y optimizar el balance de nutrimentos (Lee, 1990; Simpson & Simpson, 1990). A su vez, la especialización hacia el consumo de una especie de planta puede significar una estrategia eficiente de alimentación, en la cual la predecibilidad de los recursos alimenticios es muy importante. La estrategia especialista permite a los herbívoros utilizar un recurso no disponible para otros, lo cual puede reducir la competencia interespecífica por alimento (Crawley, 1983). A pesar de esto, los consumidores más selectivos, invierten una mayor cantidad de energía en buscar su alimento (Bell, 1991). La calidad y cantidad del alimento disponible pueden ser determinantes en la dinámica de la población del herbívoro (Howe & Westley, 1988).

Otras formas por medio de las cuales se pueden clasificar a los herbívoros están relacionada con la parte de la planta de la cual se alimentan. Los herbívoros se pueden agrupar de acuerdo con lo presentado en la Tabla 1.1

Relación entre los niveles de daño causados por folívoros y características foliares

Tabla 1.1 Clasificación de los diferentes tipos de herbívoros, de acuerdo a la parte de la planta de la que se alimenta Basado en Mc Naughton, 1983

Tejido vegetal	Tipo de Herbivoría	Características	Efecto en la planta	Grupos Taxonómico
Hojas	Defoliadores	Tomán gran parte del tejido foliar	Disminución en la tasa de crecimiento, en la supervivencia y en la reproducción	Ortópteros, himenópteros, larvas de lepidópteros y coleópteros, fasmidos y algunos mamíferos
	Minadores intersticiales	Consumen el mesófilo de la lámina foliar, por debajo de la cutícula. Generalmente se consume sólo una parte del tejido.	Reducen el área fotosintética Disminución en el crecimiento y en ocasiones el desarrollo de hojas de menor tamaño.	Algunas larvas de lepidópteros e himenópteros y algunas familias de dípteros
	Minadores superficiales	Consumen sólo el tejido superficial, dejando los tejidos lignificados y taninos		Algunos coleópteros y lepidópteros
Raíz	Rizófagos	Consumen tanto las raíces primarias como las raíz principal. Es un área poco estudiada y se le ha dado una mayor importancia en la agricultura	Reduce el crecimiento y la tasa reproductiva de la planta, debido a que afectan la toma de nutrimentos del suelo a la planta. La planta para contrarrestar el efecto puede desarrollar raíces laterales	Larvas de coleópteros, mamíferos de la familia Geomyzidae y nematodos.
Flores Frutos y Semillas	Granívoros y Frugívoros	Se consume la pulpa de los frutos y las semillas.	Afecta la capacidad reproductiva. En algunos casos son dispersores	Mamíferos, aves, reptiles, algunos invertebrados, larvas de coleópteros, dípteros y homópteros
Tallo	Minadores de tallo	Son básicamente larvas que se alimentan del tejido lignificado	Se han estudiado en agricultura. Afectan la conducción ya que al dañan los tejidos vasculares pueden modificar el crecimiento	Coleópteros, lepidópteros, himenópteros e isópteros
Savia	Chupadores	Es consumido únicamente la savia de las plantas sin consumir celulosa o ligninas	Pueden modificar la forma de crecimiento de los tallos, en casos graves puede ocasionar la muerte de la planta o de algunas partes de ellas.	Homópteros y heterópteros
	Agallas	Consiste en varios tejidos organizados de manera concéntrica, rodeando una cámara central donde reside el huésped.	No se conoce el efecto que tenga sobre la planta, pero lo que sí se sabe es que son células con una tasa fisiológica y gasto energético también sitios	Himenópteros, homópteros, nematodos ácaros, tsanópteros, dípteros.

1.3 Características de las plantas que afectan los niveles de daño

Se ha propuesto que los niveles de daño que presentan las plantas están determinados por la localización, la densidad y la calidad del recurso (Price *et al.*, 1980, Brown, 1986; Bell, 1991). La búsqueda del alimento difiere entre especies e incluso entre individuos de la misma especie (Vía, 1990; Bell, 1991). Esto depende de las condiciones bióticas del ambiente, fisiológicas, genéticas y de aprendizaje de los organismos (Price, *et al.*, 1980; Brown, 1986; Bell, 1991).

Las características de las plantas involucradas en la selección del alimento son: la composición, la diversidad, la distribución de la comunidad vegetal, la abundancia de las poblaciones de plantas hospederas (Price, 1984, Quinn & Walgenbach, 1990), la disponibilidad, la palatabilidad (Lewis & Bernays, 1985), la calidad nutricional medida como contenido foliar de nitrógeno (Otte & Joern, 1977), contenido de agua (Lewis & Bernays, 1985) y el contenido foliar de compuestos secundarios (Chapman & Joern, 1990), la morfología y arquitectura (Bell, 1991), y la dureza foliar (Chapman & Joern, 1990), entre otros. A continuación se analizan algunos factores que afectan la herbivoría:

1.3.1 Disponibilidad del alimento. La gran abundancia de las plantas en los ecosistemas terrestres enmascara el problema que pueda significar para los herbívoros el conseguir alimento disponible (Parker, 1984). Las plantas que tienen una gran o apariencia (es decir, aquellas que pueden ser fácilmente encontradas por los herbívoros) invierten mucha de su energía en producir sustancias para su defensa, lo cual las hace un poco menos palatables. En contraste, las plantas no aparentes, que pueden ser efímeras, las anuales o las que presentan una distribución geográfica irregular, invierten menos en la producción de defensas y podrían ser consideradas como más vulnerables ante los herbívoros (Feeny, 1970). Se han realizado estudios con chapulines en los cuales se encuentra que la cantidad y calidad del alimento ingerido por estos ortópteros depende de la abundancia relativa de las plantas hospederas potenciales (Cottan, 1985).

1.3.2 Características nutritivas de las plantas. El follaje de las plantas es una fuente pobre para constituir tejidos animales porque éste es comúnmente bajo en proteínas y carbohidratos (Scriber & Slansky, 1981, Hartley & Jones, 1986). Combinado con esto, la variación temporal y espacial en la calidad nutricional de las plantas obstaculiza el empleo de las plantas como única fuente de alimento para los herbívoros (Hartley & Jones, 1986). El contenido nutritivo de las hojas está relacionado con su edad, el contenido de proteínas, agua y la concentración de fibras (Coley & Barone, 1996).

El escape fenológico constituye una estrategia que permite a ciertos grupos de plantas disminuir los niveles de daños causados por herbívoros. Este escape puede ocurrir de dos,

formas. Una de ellas ocurre cuando las hojas se presentan en una estación en la cual la densidad de herbívoros es muy baja, y la otra es que durante la temporada de mayor abundancia de herbívoros de modo que se sature la demanda de hojas provocando que algunas de ellas puedan escapar al daño.

El nutrimento más importante para los herbívoros en general es el nitrógeno (Chapman & Joern, 1990), ya que la disponibilidad de este elemento impone una limitación potencial en el desarrollo y reproducción de los insectos (Bloom *et al.*, 1985). Otro elemento que es importante para la formación de azúcares es el carbono, se han realizado estudios sobre la relación carbono/nitrógeno en las plantas (Coley *et al.*, 1985) y los resultados de estos señalan que esta fuertemente relacionada con la palatabilidad y la respuesta de las plantas a los herbívoros en una escala de tiempo evolutivo y fisiológico (Bryant *et al.*, 1983).

La distribución heterogénea de recursos en el medio afecta las características fisiológicas y nutricionales de las plantas. Por ejemplo, las plantas adaptadas a condiciones con baja disponibilidad de recursos tienen tasas de crecimiento lentas, lo cual limita su capacidad de compensar el tejido perdido por causa de los herbívoros. Este tipo de plantas responden al ramoneo por medio de defensas químicas bien desarrolladas. En contraste, las plantas que habitan en lugares con una alta concentración de nutrimentos, tienen tasas de crecimiento altas y el tejido que es consumido es repuesto por medio de la producción de retoños nuevos o del incremento en el área de la hoja que fue consumida. Estas plantas presentan defensas químicas únicamente en la fase juvenil (Bryant *et al.*, 1983). En ambientes con limitantes de nutrimentos las defensas químicas se basan principalmente en carbono. En ambientes con alto contenido de nutrimentos, las defensas basadas en carbono disminuyen y las basadas en nitrógeno aumentan (Bryant *et al.*, 1983).

1.3.3 Contenido de agua foliar. La desecación es un problema para algunos insectos asociados a las plantas terrestres (Abrahamson, 1989). La selección del alimento está determinada por el contenido de agua foliar y por el estado de hidratación de los insectos, ya que estos últimos necesitan mantener cerca del 70% de contenido de agua en sus cuerpos mediante la ingestión de alimentos que tengan un contenido adecuado de agua (Abrahamson, 1989). Así, cuando los insectos están altamente deshidratados, éstos pueden rechazar alimentos secos prefiriendo aquellos con un alto contenido de agua que en otras condiciones de hidratación serían rechazados (Lewis & Bernays, 1985).

1.3.4 Metabolitos secundarios (Defensa química). Los compuestos secundarios son sustancias bioquímicas que no funcionan directamente en procesos metabólicos primarios de las plantas como son el crecimiento, el desarrollo y la reproducción (Bloom *et al.*, 1985). Los metabolitos

secundarios son muy diversos y se encuentran presentes tanto en plantas de ecosistemas tropicales como en ecosistemas templados, aunque presentan una mayor distribución y actividad en ecosistemas tropicales (Coley & Aide, 1991). Por ejemplo, cerca del 16% de las especies en climas templados poseen alcaloides en comparación con un 35% de las especies tropicales. Así mismo, los taninos condensados en hojas maduras son tres veces más altos en bosques tropicales húmedos que en los bosques templados (Coley & Barone, 1996).

Algunos de los metabolitos secundarios que son sintetizados por las plantas pueden inhibir el crecimiento y el desarrollo de los insectos mientras que otras inhiben las actividades proteolíticas y amilolíticas, sirviendo más bien como repelentes de la alimentación (Cates & Orians, 1975; Miller & Miller, 1986). Las plantas presentan diversos compuestos aleloquímicos de bajo peso molecular que juegan un papel defensivo importante contra los insectos y otros herbívoros. Algunos ejemplos de estos compuestos son saponinas, taninos, ligninas, terpenos, alcaloides, aminoácidos y compuestos cianogénicos (Miller & Miller, 1986). Por su efecto, los compuestos químicos de defensa puede agruparse en: tóxicos o venenosos (Miller & Miller, 1986), repelentes de la alimentación (Cates & Orians, 1975), análogos hormonales (Bowers *et al.*, 1976) y de acción física (Gibson, 1971).

Las defensas químicas pueden clasificarse de acuerdo a la edad de la planta en la que se presentan en: cuantitativas y cualitativas. Las cuantitativas son características de hojas maduras, su función principal es el de reducir la digestibilidad; por ejemplo, la celulosa, la hemicelulosa, la lignina, los taninos, y el sílice, entre otros. Las defensas cualitativas son principalmente toxinas que se presentan en hojas jóvenes y frutos, algunos de los efectos que tienen es el de repeler a los herbívoros, detener su respiración, inhibir el sitio activo de algunas enzimas, etc. (Howe & Westley, 1988) (Tabla 1.2)

1.3.5 Variabilidad vegetal. Las plantas representan para los herbívoros un mosaico de recursos que varía espacial y temporalmente (Denno & McClure, 1983; Hunter *et al.*, 1992), lo cual tiene varias consecuencias en la interacción planta-herbívoro, ya que no todas las plantas y no todas las partes de las plantas son igualmente importantes para los herbívoros (Dirzo, 1984; Strong, 1984). Debido a que las variaciones estacionales provocan que ciertas plantas sean más o menos aparentes ante los herbívoros modificando así la posibilidad de que las decisiones de asentamiento o de alimentación. Estas variaciones pueden modificar el número de competidores por los mejores recursos disponibles, ocasionando una alta mortalidad de herbívoros y el mosaico de recursos facilitaría el agrupamiento de herbívoros en sitios específicos que los haría más o menos aparentes y vulnerables a sus depredadores (Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976).

Tabla 1.2 Algunos compuestos presentes en las plantas que reducen la herbivoría. Tomado de Howe & Westley (1988)

Grupo Químico	Descripción	Papel defensivo
Reductores de la digestibilidad cuantitativos.		
Celulosa	Polímero de azúcar	Requiere de flora intestinal para su digestión
Hemicelulosa	Polímero de azúcar	Requiere de flora intestinal para su digestión
Ligninas	Polímeros fenólicos	Se unen a proteínas y carbohidratos
Taninos	Polímeros fenólicos	Se unen a proteínas
Silica	Cristales orgánicos	Indigestibles
Reductores de la digestibilidad cualitativos		
Alcaloides	Contienen N heterocíclico	Algunos detienen la síntesis de DNA y RNA
Amino ácidos tóxicos	Análogos amino ácidos proteicos	Competen con amino ácidos proteicos
Cianogénicos	Glicósidos con HCN	Detienen la respiración mitocondrial
Glicosolatos	N- contienen sales de K	Algunos desordenes endocrinos
Inhibidores de proteínas	proteínas o polipéptidos en subunidades	Se unen a los sitios activos de las enzimas
Terpenoides	Polímeros de cadenas de cinco carbonos	Algunos detienen la respiración

1.3.6 Edad Foliar. Las plantas son susceptibles al ataque de los herbívoros en todos sus estadios y el efecto en la estructura y dinámica de la planta varía con relación al momento en el que fue dañada. Por ejemplo, en algunos casos el efecto del daño foliar en los árboles maduros puede manifestarse como una disminución en su crecimiento, mientras que el daño foliar en el caso de las plántulas puede ocasionarles la muerte (Dirzo, 1984).

Las teorías actuales sobre la interacción planta-herbívoro sugieren que las especies de plantas de diferentes estadios sucesionales, así como las hojas de diferentes edades difieren en su grado de palatabilidad para los herbívoros, ante lo cual las plantas responden evolutivamente desarrollando diferentes estrategias de defensa (Coley & Aide, 1991). Trabajos realizados en bosques templados señalan que los insectos se alimentan preferentemente de las plantas que presentan hojas jóvenes, debido a que las hojas maduras son más duras y pueden contener sustancias que reducen la digestibilidad, tales como son taninos y resinas (Feeny, 1970); se considera también que las hojas jóvenes son más activas y que presentan una mayor cantidad de hormonas comparadas con las hojas maduras, por lo que las consecuencias de la herbivoría dependen del tipo de follaje que esté siendo dañado (Dirzo, 1984).

Una estrategia de defensa que presentan las hojas jóvenes radica en reducir los contenidos de clorofila, lo cual resulta en el desarrollo de coloraciones blancas, rosas o rojas en éstas (Coley &

Barone, 1996). La impresión visual que ocasionan estos colores provocan un efecto de rechazo por parte de los herbívoros (Coley & Barone, 1996).

En las regiones tropicales las hojas maduras tienen bajas concentraciones de nitrógeno foliar y agua, así como altas concentraciones de fibras (Coley & Aide, 1991). Estas hojas son duras y con altas concentraciones de taninos y con frecuencia presentan alcaloides. Las características de defensa en los trópicos son muy diferentes en las hojas de diferentes edades (Coley & Aide, 1991; Coley & Barone, 1996). Las hojas jóvenes de las especies tropicales presentan grandes concentraciones de defensas químicas, mientras que en las hojas maduras las defensas químicas van acompañadas de defensas físicas (Coley & Aide, 1991; Coley & Barone, 1996). Ambos grupos de hojas (jóvenes y maduras) son muy defendidas debido a los altos niveles de herbivoría que se presentan y de algún modo reflejan la gran presión que la herbivoría ejerce sobre las plantas en las zonas tropicales (Coley & Aide, 1991; Coley & Barone, 1996).

1.3.7 Características físicas. Chapman y Joern (1990) proponen que las propiedades físicas de las hojas (por ejemplo, el grosor, la dureza) y de las plantas pueden determinar la elección del alimento y una demora en la alimentación en los insectos, sobre todo en los primeros estadios de desarrollo de la planta. Algunas características físicas que puede influir en la palatabilidad de las plantas son: los tricomas no glandulares, las espinas y el tamaño, grosor, edad y dureza de las hojas (Esau, 1985).

Coley (1983), por ejemplo, encontró que la dureza de las hojas está correlacionada positivamente con el contenido de fibras. Así mismo, estos dos caracteres están correlacionados de manera negativa con el contenido nutritivo (Coley, 1983), en tanto que la pubescencia foliar está negativamente relacionada con la dureza. También menciona que las hojas de especies pioneras, a diferencia de las plantas persistentes, son menos duras, presentan una menor concentración de fenoles y fibras y presentan una mayor concentración de nitrógeno y agua.

1.4 Tasa Relativa de Crecimiento y Área Foliar Específica

1.4.1 La tasa relativa de crecimiento (TRC), es un parámetro que indica el incremento en biomasa respecto a la biomasa inicial por unidad de tiempo. La ecuación matemática que permite su cálculo es la siguiente (Hunt, 1990).

$$TRC = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1)$$

Donde. W_2 = el peso seco de la planta al t_2 ; W_1 = el peso seco de la planta al t_1 . t = tiempo

Las plantas pueden crecer en suelos que sean pobres en nutrientes pero su crecimiento es bajo si se compara con el crecimiento que tendrían en suelos fértiles (Lambers & Poorter, 1992; Niemann, 1992; Eckstein & Karlsson, 1997). Algunos estudios realizados en invernadero han comprobado la influencia que tiene la diferente disponibilidad de nutrientes en la *TRC* (Rincón & Huante, 1994; Huante *et al.*, 1995a).

La *TRC* está relacionada con la administración de los recursos con los que cuenta la planta para el cumplimiento de sus diferentes actividades, como son el crecimiento, la reproducción, la defensa, la acumulación de reservas, el mantenimiento, etc. (Chapin III *et al.*, 1990) Se ha reportado que hay una relación inversa entre la *TRC* y el tamaño de la semilla, ya que se consideran especies que germinan de manera rápida de la misma manera forman tejido fotosintético rápidamente, por lo que no es necesario que presenten grandes semillas con una gran cantidad de tejidos de reserva (Shipley & Peters, 1990).

La sucesión y el establecimiento de las plantas están muy relacionados con las estrategias ecológicas y el grado de perturbación que se presenta en el ambiente (Shipley *et al.*, 1989). Las respuestas similares a ciertas condiciones de estrés han dado origen a grupos morfológicos, fisiológicos o fenológicos (Grime, 1979). La *TRC* es una característica de que presentan las plantas por medio de las cuales se pueden agrupar dentro de éstas estrategias adaptativas.

La *TRC* es frecuentemente relacionada con la defensa en contra de los herbívoros. Se ha propuesto que la distribución de recursos de la planta hacia defensa de herbívoros y patógenos está relacionada de manera inversa con la *TRC*, de tal manera que la asignación de recursos a la defensa es menor entre mayor sea la *TRC* (Coley, 1983, Coley *et al.*, 1985) Esta relación se fundamenta en lo costoso que pueden ser algunas de las defensas que desarrollan las plantas como son la síntesis de compuestos secundarios (Tabla 1 3), así como costo que representa para las diferentes especies de plantas el perder una cierta cantidad de tejido fotosintético (Basey & Jenkins, 1993 Hoffland *et al.*, 1996). Coley (1983, 1985) sugiere que la relación que presenta la tasa de herbivoría y la *TRC* es positiva.

1.4.2 El área foliar específica (*AFE*), se define como el área foliar por unidad de peso foliar. Es recíproca del peso foliar específico o masa foliar por unidad de área foliar (*MFE*) (Hunt, 1990; Lambers & Poorter, 1992)

Varios aspectos del ambiente pueden causar modificaciones en el *AFE*, algunos de ellos

pueden ser modificaciones en la cantidad de luz (Dijkstra, 1989, Rincón & Huante, 1993), la disponibilidad de nutrimentos (Huanté *et al.*, 1995a), la altitud y condiciones diferentes de temperatura (Dijkstra, 1989)

Las variaciones en el *AFE* están relacionadas con las características de las plantas (grosor, dureza, complejidad anatómica de las hojas, etc.) en los diferentes ecosistemas. Por ejemplo el *AFE* se relaciona directamente con la concentración de nitrógeno en las hojas, se asocian valores altos de *AFE* con concentraciones bajas de compuestos fenólicos incluyendo ligninas, además presenta una relación negativa con la longevidad de las hojas (Garnier *et al.*, 1997). Dadas estas relaciones se puede asociar que las especies que habitan en zonas siempre verdes se caracterizan por tener baja *AFE*, en cambio, las especies con hojas mesomórficas presentan valores altos de *AFE* (Lambers & Poorter, 1992)

La variabilidad en el *AFE* se debe a 1) la diferencia química de las hojas, 2) diferencia anatómica, 3) presencia de pelos, espinas o de algún otro indumento. Estos factores influyen en el *AFE* al alterar el peso de las hojas (Lambers & Poorter, 1992).

Tabla 1.3 Tasa de crecimiento y defensa de las plantas de acuerdo con la hipótesis de disponibilidad de recursos y asignación a la defensa Basado en Coley *et al.* (1985).

Características de crecimiento	TRC rápida	TRC lenta
Utilización del recurso	Alta	Baja
Máximo intervalo de crecimiento	Alta	Baja
Máximo rango fotosintético	Alta	Baja
Intervalo respiratorio	Alta	Baja
Contenido de proteínas	Alta	Baja
Respuesta a los pulsos de recursos	Flexible	Inflexible
Tiempo de vida de las hojas	Corto	Largo
Estado sucesional	Temprano	Tardío
Características antiherbivoría		
Intervalo de herbivoría	Alta	Baja
Habilidad de remplazo de tejido	Alta	Baja
Inversión en defensa	Baja	Alta
Tipo de defensa	Cualitativo	Cuantitativo
Rango de reciclaje de defensa	Alto	Bajo
Flexibilidad de expresión de defensa.	Alta	Baja

1.4.5 Niveles de daño foliar en comunidades naturales

Un estimador de la importancia de la interacción planta-herbívoro está dado por los niveles de herbivoría relacionados con la riqueza de especies en los diferentes ecosistemas (Tabla 1.4)

Coley & Aide (1991) obtuvieron intervalos anuales de daños ocasionados por herbívoros en 23 comunidades forestales. Los niveles anuales de herbivoría en los bosques tropicales (10.9%) fueron significativamente más altos que los que se presentaron en los bosques templados (7.5%). Esto sugeriría que probablemente las especies de plantas en las zonas tropicales presentaban una menor cantidad de defensas o defensas de menor eficiencia en contra de sus depredadores, pero estudios posteriores mostraron que en los trópicos se encuentran la mayor cantidad de defensas y que la presión que realizan los herbívoros es mayor que en las zonas templadas (Coley & Aide, 1992; Coley, 1998)

Las diferencias que existen en el efecto que pueden ocasionar los herbívoros en los bosques templados comparados con los tropicales son las siguientes. En las zonas templadas cerca del 75% de las hojas que presentan algún tipo de daño ocasionado por herbívoros son hojas maduras, mientras que en los trópicos cerca del 70% de las hojas dañadas son hojas jóvenes (Coley & Aide, 1992). La relación que existe en los bosques tropicales entre las hojas jóvenes y sus herbívoros puede ser una presión evolutiva muy importante, tanto para la diversidad de las plantas como la de sus herbívoros. (Coley, 1998).

En los ecosistemas tropicales caducifolios los niveles de herbivoría que presentan las diferentes especies de plantas se ven afectados tanto por la estacionalidad a lo largo del año, como por los cambios climáticos que se presentan año con año (Filip *et al.*, 1995), los niveles de daño pueden ocasionar modificaciones en los patrones fenológicos (Brown, 1986), así como en la persistencia y la abundancia de algunas especies de plantas (Huntly, 1991), y en las características nutricionales de las hojas (Coley, 1987).

La estacionalidad en las selvas bajas caducifolias ocasiona una modificación en los recursos que están disponibles, tanto para las plantas como para sus herbívoros. El efecto que puedan ocasionar los herbívoros sobre las plantas, así como la capacidad de respuesta de las plantas, es distinta en las dos diferentes estaciones del año (lluvias y secas) (Filip *et al.*, 1995). Los folívoros concentran sus actividades en la estación de lluvias, por lo que el mayor porcentaje de daño ocurre durante el inicio de la temporada (Wolda, 1978; Wolda, 1980; Janzen, 1983; Adis, 1984, Wolda & Flowers, 1985; Brown, 1986; Bergman & Turpin, 1986; Wolda, 1988; Filip *et al.*, 1995). Este hecho es importante debido a que implica un cierto grado de acoplamiento entre los ciclos fenológicos de las plantas y los ciclos de vida de los herbívoros que dependen de ellas.

El gremio de los herbívoros que ocasionan mayores niveles de daño es el de comedores de hojas y los escarabajos depredadores de semillas. Se ha reportado que el porcentaje de herbivoría por folívoros es menor al 10%, por ejemplo, en muestreos realizados se ha₁₄

encontrado un promedio del 2% de herbivoría en 12 especies de la selva baja caducifolia (Dirzo & Domínguez, 1995) Los intervalos de herbivoría son variables a lo largo de toda la estación de lluvias, pero se ha sugerido que la digestibilidad y el valor nutricional de las hojas van cambiando a lo largo de la estación de lluvias y que el consumo del follaje no sólo se concentra en la estación de lluvias donde esta la mayor disponibilidad foliar, sino que los mayores niveles de daño se concentran en una parte del periodo de lluvias (Filip *et al* , 1995). En la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco se han reportado niveles de herbivoría foliar del 17%, con un intervalo de 1.2-73% (Dirzo & Domínguez, 1995), el cual representa un porcentaje alto comparado con el observado en otros ecosistemas tropicales (10.9%) (Coley, 1998).

Tabla 1.4 Comparación entre diferentes ambientes de los niveles de herbivoría foliar nd: no hay datos

Localidad	Ubicación	Tipo de Vegetación	Temperatura media anual (°C)	Precipitación media anual (mm)	Riqueza de especies de plantas (No de especies)	% de herbivoría promedio anual	Cita
Cabo Frio, Brasil	2°24 S 59°52 W	Selva alta perennifolia	26	2186	nd	7.50	Fonseca (1994)
Makmo, Camerún	11°25' -31'E 3°23' -31'N	Selva subcaducifolia	23-26	1520	nd	2-9	Wan <i>et al</i> (1997)
Quanacaste, Costa Rica	nd	Selva baja caducifolia	27	n d	975	1-12	Dirzo & Domínguez (1995)
Santa Rosa, Costa Rica	11°N	Selva subcaducifolia	28	900-2300	725	1-20	Janzen (1988); Stanton (1975)
La Selva, Costa Rica	10°26'N 84° W	Selva alta perennifolia	16°-36.6	2600	1678	8.60	Manquz & Barker (1994)
Les Nouragues, Guayana Francesa	4°05'N 52°40'W	Selva alta perennifolia	27	2000-3000	nd	1.6-12.8	Sterck <i>et al</i> , (1992)
Petit Saut, Guayana Francesa	5°04'N 53°04'W	Selva alta perennifolia	27	2000-3000	nd	2.0-9.3	Sterck <i>et al</i> (1992)
Mai Po, Hong Kong	22°30'N, 114°02' E	Mangle	nd	n.d	nd	0.08	Anderson & Lee (1994)
Santura Mudumali, India	11°30 -39°N 77°27-43E	Selva baja caducifolia	nd	1100	nd	5-15	Murai & Sukumar (1993).
Vindhyan, India	24°12 4' N 82°52 48' E	Savana	13.3-30.5	926	nd	0.66-3	Pandey & Singh (1992)
Chamela, México	19°30'N 105°03' W	Selva baja caducifolia	28.5	706	779	17	Filip <i>et al</i> (1995).
Los Tuxtlas, México.	18°34' -18°36'N 95 04' -95.09' W	Selva alta perennifolia	31	1700-4700	800	8-10	Núñez-Farfán & Dirzo (1989)
Pedregal de San Angel, México	nd	Matorral xerófilo	15.5	825.9	302	9.7	Oyama <i>et al</i> . (1994)
Papua, Nueva Guinea	nd	Manglar	nd		40	0.24-18.32	Johnstone (1981)
Papua, Nueva Guinea	145°41' - 8' E 5°08' -14' S	Selva alta perennifolia	26.2-26.7	3766	nd	0.12	Novotny & Basset (1998).
Barro Colorado, Panamá	9°16'N 79°51' W	Selva alta perennifolia	27	2600	nd	7-9	Coley (1983)
Palo Verde, Panamá	nd	Selva baja caducifolia	nd	n d	nd	0-16	Dirzo & Domínguez (1995)

1.6 Planteamiento del problema

Se han realizado varios trabajos donde el objetivo principal ha sido tratar de dilucidar los mecanismos de defensa de las plantas en contra los herbívoros y las presiones selectivas

recíprocas de las plantas y animales que han conducido a procesos de coevolución. Como resultado de lo anterior, se han desarrollado hipótesis que intentan explicar la diversidad de mecanismos de defensa química por parte de las plantas y el acoplamiento de dichos mecanismos con una serie de atributos de los organismos, sobre todo los referentes a la historia de la vida de las plantas (Feeny, 1976, Coley *et al.*, 1985). Una de las hipótesis al respecto señala que la disponibilidad de recursos es el factor ambiental que determina la evolución de las tasas de crecimiento en las plantas (Coley, 1985) y la asignación diferencial de los recursos al crecimiento, mantenimiento, reproducción, formación de reservas y defensas (Chapin III *et al.*, 1990).

Las hipótesis de disponibilidad de recursos y asignación a la defensa (Herms & Mattson, 1992), agrupa varias de las hipótesis ecológicas y supone que el tipo de crecimiento, la fisiología, la capacidad fotosintética y la disponibilidad de nutrimentos determina la cantidad y el tipo de defensa utilizado por las plantas. Esta hipótesis postula tres variables ecofisiológicas que determinan la defensa: 1) la disponibilidad de recursos, 2) la tasa intrínseca de crecimiento y 3) la asignación diferencial de recursos hacia la defensa dependiendo del impacto potencial del daño por parte de los herbívoros y de la parte de la planta que fue dañada. Actualmente, esta hipótesis considera la proporción carbono/nitrógeno como una variable más para determinar el tipo de defensa (Coley *et al.*, 1985).

La hipótesis de disponibilidad de recursos y asignación a la defensa sostiene que el metabolismo propio de las plantas es la que determina la forma en la cual se utilizan los recursos disponibles en el ambiente. Este metabolismo está determinado por la historia de vida de las especies, la cual, a su vez, es el resultado de las presiones selectivas originadas por la disponibilidad de recursos en el ambiente, al cual están adaptadas las diferentes especies de plantas. La hipótesis asume que las defensas son costosas y que estos costos se modifican de acuerdo a la disponibilidad de recursos, de tal manera que en condiciones de limitación de recursos los costos asociados con la producción de tejido foliar son más altos que en ambientes ricos en recursos (Coley *et al.*, 1985; Herms & Mattson, 1992; Zangerl & Bazzaz, 1992). La cuantificación de estos costos se ha centrado básicamente en el efecto sobre el crecimiento de las plantas (Zangerl *et al.*, 1997), debido a que la limitación por recursos a las que se enfrentan las plantas predice un compromiso ("trade off") entre el crecimiento y la defensa de las plantas ante herbívoros y patógenos (Coley *et al.*, 1985). La hipótesis propone que bajo condiciones ambientales en las cuales se encuentran especies con tasas de crecimiento lentas la asignación de recursos a la defensa es mayor que en ambientes donde habitan especies con tasas de crecimiento rápidas en las cuales la reposición de tejido es menos costosa (Coley *et al.*, 1985).

1985, Herms & Mattson, 1992; Zangerl & Bazzaz, 1992) Algunos estudios ecofisiológicos y ecológicos indican que realmente existe un compromiso entre la diferenciación de tejidos, la producción de estructuras (tricomas, espinas, etc.) y compuestos de defensa (metabolitos secundarios) con el crecimiento de las plantas (Coley *et al.*, 1985, Herms & Mattson, 1992; Zangerl & Bazzaz, 1992; Rosenthal & Kotanen, 1994; Zangerl *et al.*, 1997).

Debido a que la hipótesis de disponibilidad de recursos engloba varios principios ecológicos, es fácilmente aplicable a los ambientes naturales, los cuales se caracterizan por presentar un mosaico de recursos. La teoría propuesta por Coley *et al.* (1985) resulta un buen marco de referencia para analizar algunos aspectos de la interacción planta-animal en las selvas tropicales.

En el presente trabajo se analiza la relación que existe entre los niveles de herbivoría natural y la tasa relativa de crecimiento (*TRC*), con algunas características foliares como son la dureza y el área foliar específica, en 34 especies de árboles de la selva baja caducifolia de Chamela

1.7 Objetivos e Hipótesis

El objetivo general del presente trabajo es relacionar la variaciones en los niveles de daño foliar con la tasa relativa de crecimiento y con algunas características foliares.

Los objetivos particulares del trabajo son los siguientes:

1. Cuantificar el porcentaje de daño causado por folívoros en 34 especies de árboles de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, con el objeto de buscar relacionarlo con algunas características foliares y de crecimiento de las especies.
2. Identificar las tendencias interespecificas que se presentan al comparar los niveles de daño ocasionado por folívoros, con algunas características como son la dureza y el área foliar específica de las hojas, así como con la tasa relativa de crecimiento de cada especie.
3. Determinar la relación que existe entre la tasa relativa de crecimiento con la dureza y el área foliar específica de las hojas.

En este sentido, las hipótesis propuestas para el presente trabajo son.

1. Se espera que entre más lenta sea la tasa de crecimiento de las plantas, presentarán un menor porcentaje de daño foliar, comparado con las especies que tengan tasas de crecimiento más rápidas, las cuales presentarán un mayor porcentaje de daño. La longevidad de las hojas es mayor, así como los costos de producción de una hoja nueva o la sustitución del tejido perdido son mayores en las especies que tienen tasas de crecimiento lentas comparadas,¹⁷

con las que tienen tasas de crecimiento rápidas. De tal manera, que las primeras posean una mayor cantidad de mecanismos de defensa en contra de los herbívoros y por lo tanto experimenten menores porcentajes de daño comparadas con las especies con una tasa de crecimiento rápida (Coley, 1983; Herms & Mattson, 1992)

- 2 Se espera que entre mayor sea la *TRC* de las especies mayor sea la variación en los niveles de daño foliar que presenten.
- 3 Las especies que presentan una mayor dureza y grosor de las hojas son las que presentarán un menor porcentaje de daño foliar ocasionado por herbívoros, dado que estas características se han relacionado directamente con la presencia de altos contenidos de fibras y bajos contenidos nutricionales (Coley, 1985), ambas características que *AFFECTAN* los niveles de daño foliar
- 4 Se espera que las plantas que presenten menores tasas de crecimiento sean también las que muestren *mayor dureza y menores AFE's* y por consiguiente *expondrán menores niveles de daño* (Dijkstra, 1989). Las especies que presentan áreas foliares específicas bajas serán las que tengan un menor porcentaje de daño ocasionado por herbívoros comparado con las especies con áreas foliares específicas altas, debido a que esta característica se ha relacionado con concentraciones mayores de compuestos secundarios que desfavorecen a la herbivoría (Dijkstra, 1989)

2.1 Descripción de la Zona de Estudio

Este estudio se realizó en la Estación de Biología de Chamela (19°30'N y 105°03'W) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), la cual forma parte de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, situada en la costa sudoeste de Jalisco en las cercanías de la Bahía de Chamela, a 2 km de la costa del Pacífico (Figura 2.1), dentro del Municipio de la Huerta (Bullock, 1986).

La estación de Biología tiene una superficie de 1600 ha en un rectángulo de aproximadamente 8 km de largo por 2 km de ancho. Se ubica dentro de la región fisiográfica denominada como Región y Declives del Pacífico (SPP, 1981). En la *Síntesis Geográfica de Jalisco* (SPP, 1981) se le sitúa dentro de la subprovincia de las Sierras de las costas de Jalisco y Colima que se encuentra incluida en la provincia de la Sierra Madre del Sur. Esta subprovincia constituye una formación de rocas ígneas intrusivas y extrusivas de los periodos Cretácico y Terciario de las Eras Mesozoica y Cenozoica (SPP, 1981). La estación se encuentra a una altitud que oscila entre 10 y 580 m, aunque la mayor parte no sobrepasa los 150 m (Bullock, 1986)

El clima característico de la región es cálido subhúmedo [Awo(x')i, de acuerdo a la clasificación de Köppen, modificada por García (1964)], la temperatura media anual es de 24.9 °C. El intervalo anual de temperaturas mínimas es de 14.8° a 22.9°C y el intervalo de temperaturas máximas es de 29.1° a 32.0 °C. Los meses más calurosos se ubican entre mayo y septiembre (Bullock, 1986) La precipitación anual promedio es de 748 mm (con un intervalo de 585-961mm) y cerca del 80% de las lluvias se presentan en los meses de julio a octubre (Bullock, 1986). En esta zona se presenta una alta intensidad y una gran variabilidad de ocurrencia de ciclones tropicales y tormentas convectivas que ocasionan que la precipitación media anual sea muy variable (García-Oliva *et al.*, 1991). Esta zona se caracteriza por una marcada estacionalidad de lluvias presentándose una época lluviosa (mayo-junio a septiembre-octubre) y una época de seca (octubre-noviembre a abril-mayo)

El drenaje principal de la estación de Biología es el arroyo Chamela, el cual cuenta con varias afluentes que irrigan la estación y son principalmente el arroyo Colorado con el que se unen el arroyo Zarco y el Coastecomate (Solís, 1980).

Los suelos de la estación presentan un de pH 6.89±0.15, con un bajo contenido de materia orgánica (5.41±1.24%) (Bullock, 1986). Se pueden distinguir dos tipos de suelos: el primero se encuentra en las laderas con fuerte pendiente, es un suelo somero con poca materia orgánica, con textura migajón arenoso (76-88% de arena, 11-18 limo y 1-6 % arcilla) y sujeto a mucha

erosión. El segundo es un suelo más profundo con mayor capacidad de retención de humedad, de color pardo oscuro y textura migajón arenoso (38-90% arena, 3-25% limo y 1-17% de arcilla) (Solís, 1980).

El tipo de vegetación predominante en la región es clasificado como bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978) o selva baja caducifolia (Miranda & Hernández X., 1963), aunque también se presentan algunas áreas de Selva Mediana Subcaducifolia y en menor grado zonas de matorral mediano espinoso (Solís, 1980). La selva baja se localiza en los lomeríos con suelos más o menos someros mientras que la selva mediana ocurre a lo largo de los arroyos y en lugares protegidos sobre suelos profundos (Lott *et al.*, 1987) La selva baja es marcadamente estacional, caracterizándose por la pérdida total del follaje durante la temporada seca, en esta época quedan con follaje solamente algunas especies que habitan cerca de arroyos o en cañadas, los cuales son lugares con una mayor humedad, donde se encuentran los parches de selva mediana. La riqueza florística de Chamela es alta, ya que se conocen alrededor de 779 especies que se agrupan en 107 familias de plantas vasculares (Lott, 1985). El número de especies asciende a 1120, agrupadas en 124 familias, al incluirse el área de la bahía de Chamela (Lott, 1993). Las familias más diversas son Leguminosae y Euphorbiaceae, seguidas por Asteraceae, Convolvulaceae, Rubiaceae, Bromeliaceae, Malvaceae y Acanthaceae

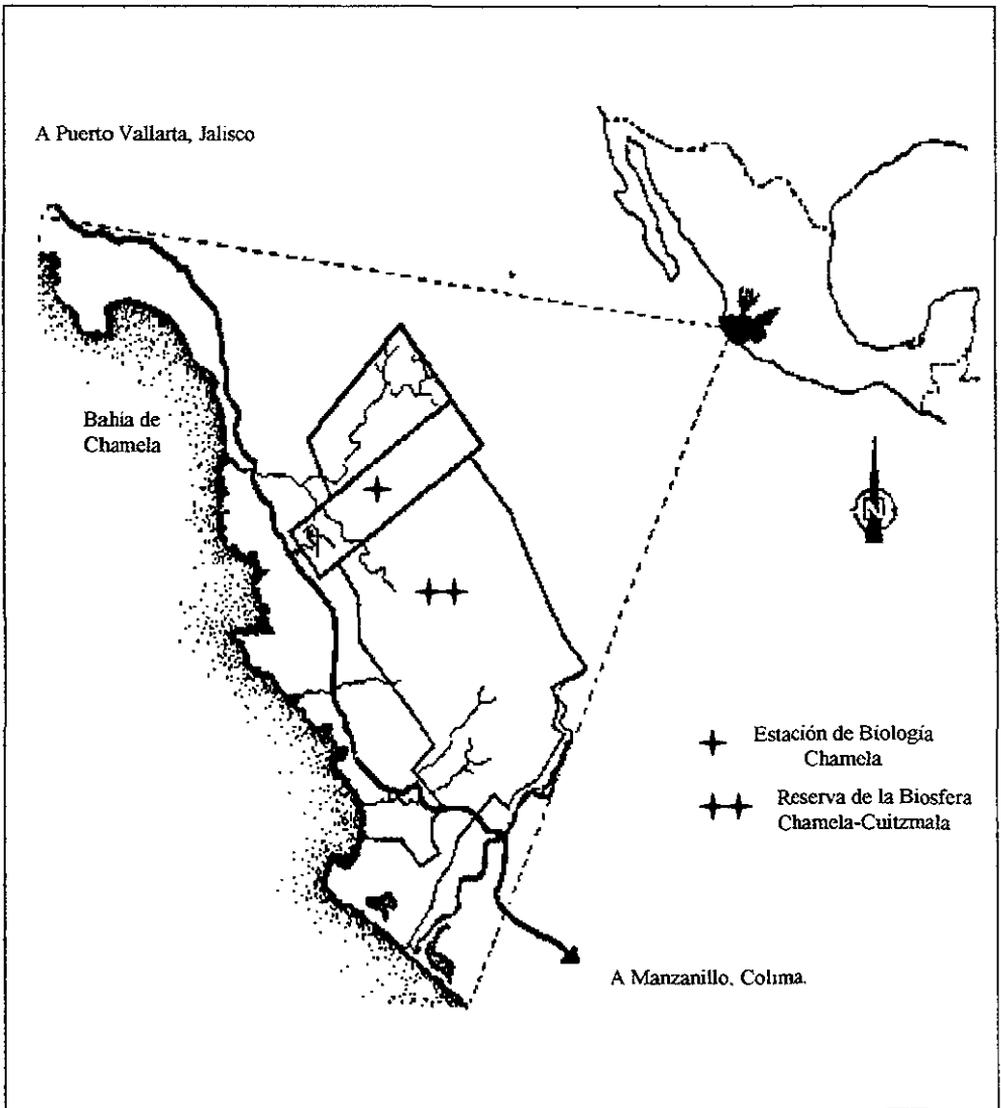


Figura 2 1 Mapa de localización de la Estación de Biología Chamela.

2.2 Método

2.2.1 Colecta de hojas. Con el fin de evaluar los niveles de daño foliar, se trabajó con 34 especies arbóreas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco (Tabla 2.1), las cuales han sido muy estudiadas anteriormente y se tiene información sobre su crecimiento en diferentes condiciones de estrés (Rincón & Huante, 1988; Huante, 1992; Rincón & Huante, 1993; Rincón & Huante, 1994; Huante *et al.*, 1995a, b; Huante, 1996; Huante & Rincón, 1998). De cada una de las especies se escogieron cuatro individuos adultos que presentaron más o menos las mismas dimensiones de DAP (diámetro a la altura del pecho), es decir, que eran árboles de la misma edad.

Tabla 2.1. Lista de especies estudiadas durante la realización del trabajo de tesis. Nomenclatura de acuerdo con Lott (1985, 1993)
También se presenta el peso de la semilla, forma de crecimiento y diámetro a la altura del pecho (DAP, n=4) nd no hay datos

Especies	Familia	Nombre común	Peso de la semilla (mg)	Forma de crecimiento y altura (m)	DAP (cm)
<i>Lagrezia monosperma</i>	Amaranthaceae	nd	0.10	arbusto, 2-4	5.29
<i>Spondia purpurea</i>	Anacardiaceae	Ciruelo	113.10	árbol, 4-6 (-10)	9.94
<i>Plumeria rubra</i>	Apocynaceae	Flor de mayo	48.90	árbol, 3-6	12.73
<i>Thevetia ovata</i>	Apocynaceae	Ortiguillo	nd	arbusto, 1-3	5.41
<i>Crescentia alata</i>	Bignoniaceae	Cuastecomate	28.70	árbol, 6	31.19
<i>Tabebuia donnell-smithii</i>	Bignoniaceae	Pumavera	4.20	árbol, 4-18	13.59
<i>Tabebuia rosea</i>	Bignoniaceae	Rosa morada	51.10	árbol, 4-5	13.93
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	Botocillo	13.10	árbol, a 12	7.54
<i>Cordia elaeagnoides</i>	Boraginaceae	Barsino	2.80	árbol, a 12	15.68
<i>Bursera instabilis</i>	Burseraceae	Papelillo rojo	16.70	árbol, 4-5	24.99
<i>Forchameria pallida</i>	Capparaceae	nd	nd	árbol, a 10	9.89
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Cochlospermaceae	Panuca	12.50	árbol, 4-10	8.92
<i>Ipomea wolcottiana</i>	Convolvulaceae	Ozote	33.80	árbol, 4-10	12.59
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	Euphorbiaceae	Guayabillo	94.70	árbol, 8-10	16.73
<i>Croton pseudoniveus</i>	Euphorbiaceae	nd	nd	árbol, 2-6	5.57
<i>Jatropha standleyi</i>	Euphorbiaceae	Papacillo amarillo	nd	árbol, 2-8	15.28
<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i>	Hemadiaceae	Hediondillo	nd	árbol o arbusto, 2-5	15.84
<i>Amphipterygium adstrangen</i>	Julanaceae	Cuschalalate	11.00	árbol, 3-10	20.05
<i>Apoplanesia paniculata</i>	Leguminosae	Ocotillo	2.10	árbol, 3-4	13.37
<i>Caesalpinia erostachys</i>	Leguminosae	Iguanero	165.70	árbol, 5-10	19.58
<i>Caesalpinia platyloba</i>	Leguminosae	Coral	110.40	árbol, 6	9.44
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i>	Leguminosae	Ébano	21.10	árbol, 4-7	12.18
<i>Lonchocarpus enocarpalis</i>	Leguminosae	Palo de arco	401.40	árbol, 2-12	8.55
<i>Trichilia trifolia</i>	Melaceae	nd	nd	arbusto o árbol pequeño, 2-4	5.45
<i>Guapira macrocarpa</i>	Nyctaginaceae	nd	nd	árbol, 4-10	12.89
<i>Coccoloba barbadensis</i>	Polygonaceae	Cahuil	63.00	árbol, 6-8	90.49
<i>Ruprechtia fusca</i>	Polygonaceae	nd	11.40	árbol, 7	6.21
<i>Hintonia latiflora</i>	Rubiaceae	Campanillo	0.87	arbusto o árbol, 2-12	9.23
<i>Thouinia paucidentata</i>	Sapindaceae	nd	nd	arbusto o árbol pequeño, 2-6	5.46
<i>Recchia mexicana</i>	Simaroubaceae	Paráscata	421.70	árbol, 4-10	10.98
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculiaceae	Guácima	2.30	arbusto o árbol pequeño, 2-8	14.32
<i>Jaquana punges</i>	Theophrastaceae	Armolillo	nd	arbusto o árbol pequeño, 1-4	5.39
<i>Helicarpus pallidus</i>	Tiliaceae	Majahua	0.64	árbol 4-8	9.64
<i>Luehea candida</i>	Tiliaceae	nd	6.20	árbol 4-8	5.97

Se colectaron 25 hojas en máxima expansión foliar, escogidas al azar tratando de abarcar toda la copa del árbol, para lo cual se rodeaba el árbol con forme se cortaban las hojas para cada uno de los individuos elegidos, de tal manera que de cada especie se cortaron 100 hojas. Las hojas se transportaron en bolsas de plástico de color negro dentro de una hielera para reducir la respiración y así evitar la deshidratación. En el laboratorio, las bolsas se almacenaron en un refrigerador a 4°C, para su posterior análisis. La colecta de hojas se realizó del 20 al 24 de julio de 1998, 35 días de la primera lluvia de la temporada, debido a que se vio que al inicio de la temporada de lluvias se presenta el mayor nivel de daño foliar ocasionado por herbívoros temporada (Wolda, 1978; Wolda, 1980; Janzen, 1983; Adis, 1984; Wolda & Flowers, 1985; Brown, 1986; Bergman & Turpin, 1986; Wolda, 1988, Filip *et al.*, 1995).

2.3.2 Área dañada A las hojas colectadas se les midió el área foliar en un medidor de áreas ΔT (ΔT Image Analysis System, DIAS II, Versión 1.12, Cambridge, Reino Unido). Cuando las hojas presentaron daño ocasionado por defoliadores se reconstruyó el área de las hojas con etiquetas adheribles y se midió nuevamente el área foliar de tal manera que se tuvieron dos mediciones, la primera de la hoja completa y la segunda de la hoja dañada; a partir de la diferencia entre ellas, el porcentaje de área foliar consumida se calculó de la siguiente manera:

$$\text{Área foliar dañada} = \text{área foliar total} - \text{el área foliar sin daño.}$$

$$\% \text{ de área foliar consumida} = (\text{área foliar dañada} * 100) / \text{área foliar total reconstruida.}$$

En el caso de las hojas compuestas hubieran perdido folíolos completos, éstos no se sustituyeron debido a que se desconocía la causa por la cual se hubieran caído, y no se podía asegurar que estos no se encontraban porque se los habían comido y no por otras razones así que estas hojas fueron medidas así.

Se empleó una forma adicional para medir el nivel de daño ocasionado por folívoros debido a que los datos de porcentaje de daño presentaban varianzas grandes: Se obtuvo la proporción de hojas que no presentaron daño por folívoros, a este valor se le denominó como número de hojas sin daño foliar.

2.3.3 Distancia Euclidiana. Se realizó una comparación entre la variación en los niveles de daño foliar que se presentaron en los diferentes individuos muestreados para una misma especie, se realizó por medio de la estimación de la Distancia Euclidiana ($D E$) donde los valores que indican menor diferencia son los más cercanos a cero. La $D E$ obtiene la distancia geométrica entre los

porcentajes de daño que tenían las hojas de cada una de las especies estudiadas de manera individual. La distancia euclidiana es una medida de plasticidad (Oyama, 1994), por lo que se empleó como una medida adicional de la herbivoría. La distancia Euclidiana se calculó mediante la siguiente fórmula (Statística, 1997):

$$D. E. (x,y) = \{\sum_i (x_i - y_i)^2\}^{1/2}$$

Donde: x_i representa el porcentaje de herbivoría mayor que presentó una hoja de la especie i , e y_i representa el porcentaje menor de herbivoría que presentó otra hoja de la especie i

Las hojas ya medidas se colocaron de manera individual en bolsas de papel glasine y se secaron en un horno a 75°C durante 48 horas, para ser pesadas más adelante.

2.3.4 Dureza foliar. Para cada uno de los árboles seleccionados se midió la dureza foliar de 20 hojas en máxima expansión foliar recién cortadas. Todas las hojas colectadas fueron elegidas al azar y cortadas de los mismos árboles de las que se tomaron las hojas para cuantificar el porcentaje de daño. De la misma manera las hojas se colocaron en bolsas de plástico oscuras y se transportaron en una hielera para evitar que se deshidrataran. La medición de dureza se realizó con la ayuda de un penetrómetro universal Humboldt (Modelo S-2235, Nueva York).

Debido a la gran diversidad de hojas que fueron medidas, se emplearon dos agujas, una especialmente diseñada para medir dureza en ceras (aguja Humboldt modelo H-1310, con un peso de 2.465 g) y la otra para materiales un poco más duros (aguja Humboldt modelo H-1280, con un peso de 2.506 g).

Para efectuar la medición, cada hoja se colocó entre dos micas de plástico las cuales tenían un orificio por medio del que pasaba la aguja en caso de que por la fuerza con la que cayera llegara a romper la hoja. Se efectuó una sola medición para cada una de las hojas pero siempre se realizó en la parte central de la hoja del lado derecho de tal manera que la aguja no tuviera contacto con ninguna nervadura primaria.

La dureza se obtuvo mediante el cálculo del trabajo (W) necesario para ser penetrada la hoja, empleando las siguientes fórmulas:

$$F = m \times a$$

Donde: F es la fuerza con la que cae la aguja, m es la masa de la aguja, a es la aceleración con la que cae la aguja, al tratarse de un cuerpo que tiene una caída libre $g - a$, y g es la fuerza de gravedad con la que es atraída la aguja ($g = 9.81 \text{ m/s}^2$).

En tanto que:

$$W = F \times d$$

Donde. W es el trabajo ejercido por la aguja para penetrar la hoja y d es la distancia recorrida por la aguja para penetrar la hoja.

2.3.5 Area Foliar Específica. Las 25 hojas por especie ya secas fueron pesadas en una balanza Sartorius BP3 IP y este valor se empleó para calcular el área foliar específica (AFE) para lo cual se empleó la siguiente fórmula.

$$AFE = AF / PF$$

Donde: AF es el área foliar sin daño y PF es el peso seco de la hoja sin herbivoría.

El AFE es una relación área peso por lo que las hojas que presentaron una disminución en el área, el cual no representa una disminución proporcional del AFE , debido a que la mayor proporción del peso corresponde al peso de las nervaduras y venas centrales, y de las hojas que fueron estudiadas ninguna presentó daño en las venas. Debido a lo anterior se emplearon también valores de AFE obtenidos en plántulas (Huante *et al.*, 1995a; Huante & Rincón, 1998; P Huante (com pers.)

2.3.6 Análisis de datos. Se obtuvo una matriz cuadrada de correlación. Se consideraron sólo los valores promedios por especie. Para aplicar este análisis se transformaron los datos de AFE de árboles como $\ln AFE$, el porcentaje de daño foliar como el arcoseno de la proporción del daño foliar, el número de hojas sin daño foliar como $\ln (X+1)$, de tal manera que los datos presentaran una distribución normal (Zar, 1986) En el caso de AFE de plántulas, TRC y dureza no fue necesario realizar ninguna transformación de los datos. La aplicación de los modelos se realizaron por medio de los paquetes estadísticos de Statistica (1997) y JMP IN(1989-1997) Los datos de TRC y de AFE de plántulas se obtuvieron de los trabajos realizados en el laboratorio de Ecofisiología del Crecimiento del Instituto de Ecología, UNAM ((Rincón & Huante, 1988; Huante, 1992; Rincón & Huante, 1993; Rincón & Huante, 1994; Huante *et al.*, 1995a, b; Huante, 1996; Huante & Rincón, 1998).

III RESULTADOS

3.1 Análisis de datos

De las 34 especies trabajadas las que presentaron un menor porcentaje de daño fueron *T. rosea* (0.13%), *P. rubra* (0.19%) y *A. adstringens* (0.39%), mientras que las especies que presentaron un mayor porcentaje de daño fueron *H. pallidus* (17.38%), *I. wolcottiana* (13.31%) y *L. eriocardinalis* (12.88%) (Tabla 3.1)

Debido a que los niveles de daño que presentaron las especies tenían una gran varianza, la media del porcentaje de herbivoría no representaba del todo el comportamiento de las especies por lo que se emplearon dos formas alternativas para evaluar los niveles de daño. Una de las formas que se emplearon para analizar la herbivoría que presentaba cada una de las especies fue por medio del conteo del número de hojas que no presentaban ningún tipo de daño. Siendo las especies con una mayor proporción de hojas sin daño *T. ovata* (0.95), *P. rubra* (0.94) y *J. pungens* (0.90), mientras que las especies que tuvieron una menor proporción de hojas sin daño fueron *L. eriocardinalis* (0.0); *L. candida* (0.04) y *R. fusca* (0.05) (Tabla 3.1).

Se calculó la distancia Euclidiana, la cual obtiene la diferencia entre el valor máximo de herbivoría y el valor mínimo, para ver cual era la diferencia entre las hojas que presentaron un mayor porcentaje de daño por herbívoros y la que presentara un menor daño, para cada una de las especies. La premisa era que las especies que tuvieran un mayor porcentaje de daño iban a presentar una mayor distancia Euclidiana, mientras que el caso contrario ocurriría en las hojas con un menor porcentaje de daño. Las especies que presentaron una mayor distancia Euclidiana fueron *C. eleagnoides* (91.46), *T. donnel-smithii* (90.922) e *I. wolcottiana* (90.8632). Las que presentaron una menor distancia fueron *T. ovata* (2.25), *T. rosea* (4.38) y *C. barbadensis* (8.39) (Tabla 3.1)

Las especies que presentaron un mayor valor de AFE fueron *L. monosperma* (526.53 cm²g⁻¹) *T. paucidentata* (432.84 cm²g⁻¹) y *C. pseudoniveus* (405.84 cm²g⁻¹). Las especies que presentaron valores más pequeños de AFE fueron *F. pallida* (86.28 cm²g⁻¹), *J. pungens* (89.56 cm²g⁻¹) y *C. barbadensis* (107.6 cm²g⁻¹) (Tabla 3.1).

Las especies que presentaron las hojas más duras fueron *C. barbadensis* (0.0146 Nm), *J. pungens* (0.0137 Nm) y *R. fusca* (0.01347 Nm). Las que presentaron una menor dureza fueron *H. pallidus* (0.0022 Nm), *L. monosperma* (0.0025 Nm) y *C. sclerocarpa* (0.0027 Nm) (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Porcentaje de herbivoría, área foliar específica (AFE, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), dureza (Nm), proporción de hojas sin daño (proporción de ceros) y Distancia Euclidiana.

Especies	Herbivoría (% \pm EE)	AFE (\pm EE)	Dureza (\pm EE)	Hojas sin Daño foliar (%)	Distancia Euclidiana
<i>Amphipterygium adstringens</i>	0.39 \pm 0.07	204.24 \pm 3.24	0.005 \pm 0.0001	86	8.94
<i>Apoplanesia paniculata</i>	6.29 \pm 0.38	251.29 \pm 4.92	0.005 \pm 0.00019	9	41.39
<i>Bursera instabilis</i>	6.70 \pm 0.55	217.43 \pm 8.58	0.004 \pm 0.00023	31	63.63
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	11.03 \pm 1.03	177.36 \pm 4.13	0.003 \pm 0.00003	38	50.71
<i>Caesalpinia platyloba</i>	3.32 \pm 0.38	233.72 \pm 2.97	0.006 \pm 0.00016	34	48.66
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i>	6.07 \pm 0.45	169.66 \pm 1.72	0.003 \pm 0.00002	18	42.24
<i>Celanodendron mexicanum</i>	4.19 \pm 0.45	174.59 \pm 3.11	0.008 \pm 0.00053	38	55.56
<i>Coccoloba barbadensis</i>	1.21 \pm 0.09	107.64 \pm 1.12	0.015 \pm 0.00327	18	8.39
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	4.58 \pm 0.6	244.76 \pm 2.48	0.004 \pm 0.00005	35	88.36
<i>Cordia alliodora</i>	1.51 \pm 0.27	206.78 \pm 1.48	0.008 \pm 0.00032	73	36.13
<i>Cordia elaeagnoides</i>	10.96 \pm 1.04	300.76 \pm 4.3	0.007 \pm 0.00033	23	91.46
<i>Crescentia alata</i>	4.63 \pm 0.57	140.33 \pm 1.69	0.011 \pm 0.00153	26	57.91
<i>Croton pseudoniveus</i>	3.65 \pm 0.37	405.84 \pm 2.75	0.004 \pm 0.00112	50	34.15
<i>Forchameria pallida</i>	1.95 \pm 0.2	86.27 \pm 0.67	0.010 \pm 0.00068	65	26.89
<i>Guapira macrocarpa</i>	12.69 \pm 0.78	218.54 \pm 2.09	0.007 \pm 0.00196	17	67.83
<i>Guazuma ulmifolia</i>	6.94 \pm 0.55	301.67 \pm 5.37	0.004 \pm 0.00006	14	47.39
<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i>	6.35 \pm 0.6	267.35 \pm 3.58	0.005 \pm 0.00007	42	65.98
<i>Heliocarpus pallidus</i>	17.38 \pm 0.96	305.35 \pm 4.49	0.002 \pm 9E-06	13	83.55
<i>Hintonia latiflora</i>	4.13 \pm 0.58	384.50 \pm 5.02	0.004 \pm 0.00049	47	88.19
<i>Ipomoeae wolcottiana</i>	13.31 \pm 0.87	245.89 \pm 3.23	0.005 \pm 0.00018	7	90.86
<i>Jaquina pungens</i>	0.79 \pm 0.13	89.56 \pm 1.4	0.014 \pm 0.0017	90	17.96
<i>Jatropha standleyi</i>	4.63 \pm 0.62	229.20 \pm 1.14	0.007 \pm 0.00238	63	71.20
<i>Lagrezia monosperma</i>	3.14 \pm 0.38	526.53 \pm 5.08	0.003 \pm 0.00009	35	54.67
<i>Lonchocarpus eriocardinalis</i>	12.88 \pm 0.61	154.05 \pm 1.29	0.007 \pm 0.00032	0	53.41
<i>Luehea candida</i>	8.64 \pm 0.43	327.72 \pm 4.18	0.007 \pm 0.00048	4	42.93
<i>Plumeria rubra</i>	0.19 \pm 0.06	217.03 \pm 2.74	0.009 \pm 0.00005	94	11.38
<i>Recchia mexicana</i>	2.43 \pm 0.27	252.94 \pm 3.61	0.004 \pm 0.00007	36	40.83
<i>Ruprechtia fusca</i>	4.11 \pm 0.38	215.74 \pm 4.25	0.013 \pm 0.00174	05	34.51
<i>Spondias purpurea</i>	3.05 \pm 0.42	240.98 \pm 4.66	0.004 \pm 0.00054	70	50.64
<i>Tabebuia donnell-smithii</i>	8.76 \pm 0.68	197.77 \pm 2.3	0.006 \pm 0.00062	11	90.92
<i>Tabebuia rosea</i>	0.13 \pm 0.02	141.06 \pm 1.68	0.007 \pm 0.00027	81	4.38
<i>Thevetia ovata</i>	0.55 \pm 0.25	136.94 \pm 1.06	0.010 \pm 0.00054	95	2.26
<i>Trichillia trifolia</i>	1.72 \pm 0.17	432.61 \pm 1.96	0.004 \pm 0.00029	48	21.51
<i>Thouinia paucideniata</i>	2.80 \pm 0.35	361.87 \pm 1.47	0.005 \pm 0.00017	63	38.88

3.2 Correlaciones entre los diferentes parámetros

Se realizaron correlaciones entre todas las variables estudiadas (Tabla 3.2). El porcentaje de herbivoría (arcseno del porcentaje de daño) se correlacionó de manera significativa con la *TRC* (Figura 3.1), con el *AFE* de plántulas (Figura 3.2), con la distancia euclidiana, la dureza foliar

(Figura 3.3) y el número de hojas sin daño foliar, en los dos últimos casos la correlación tuvo un signo negativo. No se correlaciona de manera significativa con los valores de *AFE* de árboles (Figura 3.7)

Tabla 3.2 Matriz de índices de correlación de todos los pares de parámetros estudiados. Entre paréntesis están los grados de libertad, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ y *** $p < 0.001$.

	Ln <i>AFE</i>	Ln (x+1)hojas sin daño foliar	Distancia Euclidiana	Dureza Foliar	<i>AFE</i> de plántulas	<i>TRC</i>
Arcoseno del % de herbivoría	0.19 (33)	-0.688 (33)***	0.699(33)***	-0.339(33)***	0.483(30)**	0.26(29)*
Ln <i>AFE</i> de árboles	1	0.096(33)	0.385(33)*	0.661(33)***	0.562(30)***	0.519(29)**
Ln (x+1)hojas sin daño foliar		1	-0.38(33)*	-0.0005(33)	-0.441(30)*	-0.174
Distancia Euclidiana			1	-0.434(33)**	0.589(30)***	0.354(29)*
Dureza Foliar				1	-0.525(30)*	-0.397(29)*
<i>AFE</i> de plántulas ¹					1	0.483(30)**
<i>TRC</i> ²						1

¹Datos tomados de Huante *et al.*, 1985a. Huante & Rincón, 1998; P. Huante, com.pers.

²Datos tomados de Huante *et al.*, 1992; Rincón & Huante, 1993, Rincón & Huante, 1994; Huante *et al.*, 1995a, Huante *et al.*, 1995b, Huante, 1996; Huante & Rincón, 1998.

La distancia Euclidiana se relaciona de manera significativa con la *TRC* (Figura 3.4), el *AFE* de árboles (Figura 3.5), el número de hojas sin daño foliar, la dureza foliar (Figura 3.6), así como con los valores de *AFE* de plántulas (Figura 3.7).

El número de hojas que no presentaron daño (ceros) se relaciona de manera significativa con el *AFE* de plántulas (Figura 3.8), distancia euclídiana y el porcentaje de daño, pero su relación no es significativa con el resto de los parámetros medidos

Los valores de *AFE* de árboles se relacionaron de manera positiva con la *TRC* (Figura 3.9), *AFE* de plántulas y de manera negativa con la dureza foliar (Figura 3.10)

La dureza de las hojas se relaciona significativamente con la *TRC* (Figura 3.11) y el *AFE* de plántulas (Figura 3.12). La *TRC* se relaciona de manera significativa con el *AFE* de plántulas (Figura 3.13)

Relación entre los niveles de daño causados por folívoros y características foliares

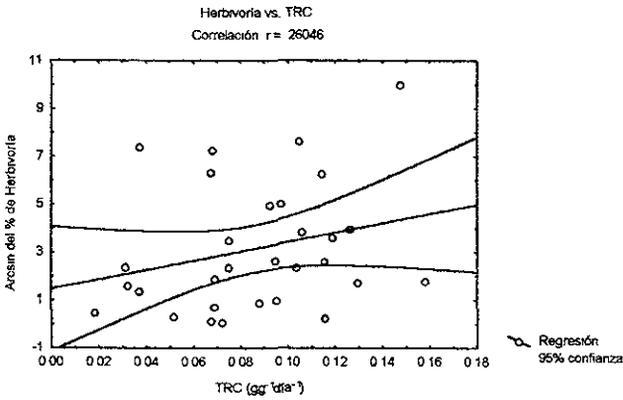


Figura 3.1 Relación entre el porcentaje de daño foliar y la tasa relativa de crecimiento (TRC, $gg^{-1} día^{-1}$).

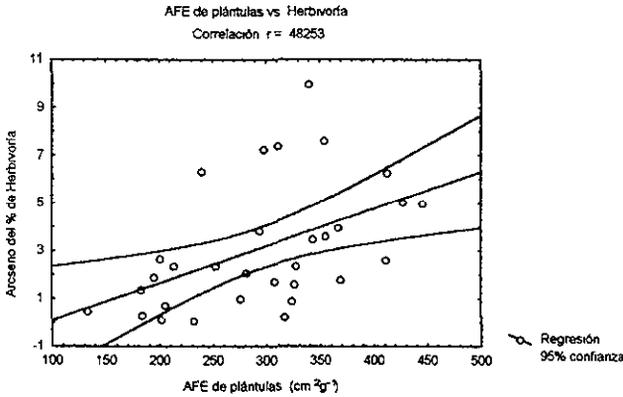


Figura 3.2 Relación entre el área foliar específica de plántulas (AFE, $cm^2 g^{-1}$) y el porcentaje de daño foliar.

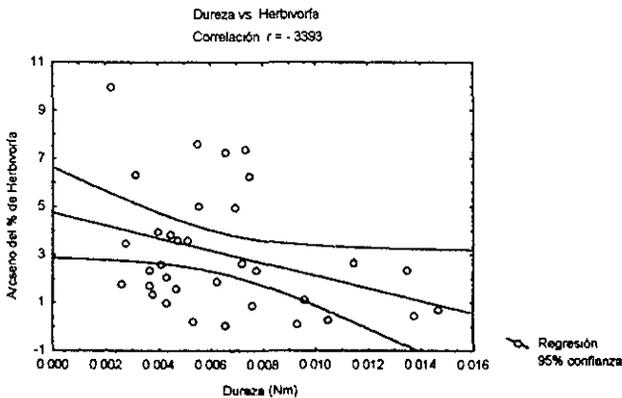


Figura 3.3 Relación entre la dureza foliar (Nm) y el porcentaje de daño foliar.

Relación entre los niveles de daño causados por follvoros y características foliares

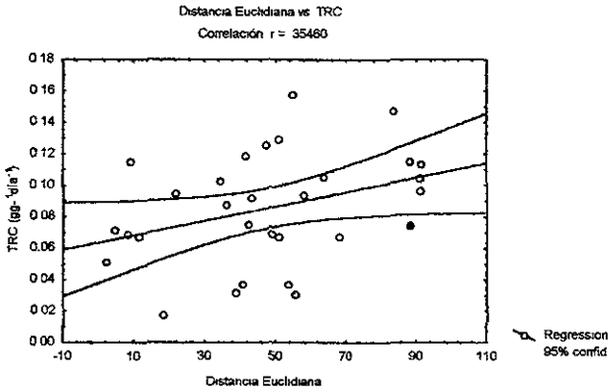


Figura 3.4 Relación entre la Distancia Euclidiana y tasa relativa de crecimiento (TRC, $gg \cdot día^{-1}$).

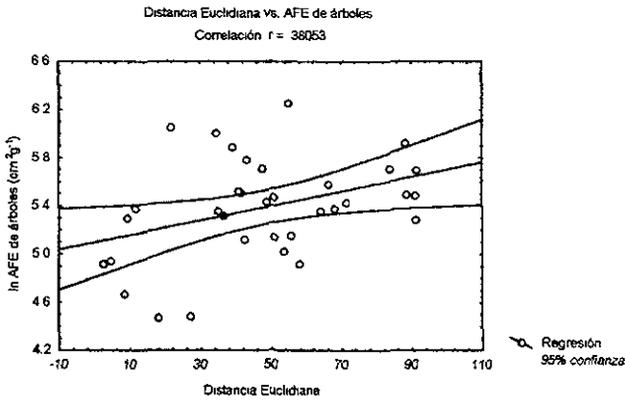


Figura 3.5 Relación entre la Distancia Euclidiana y el área foliar específica (AFE, $cm^2 g^{-1}$).

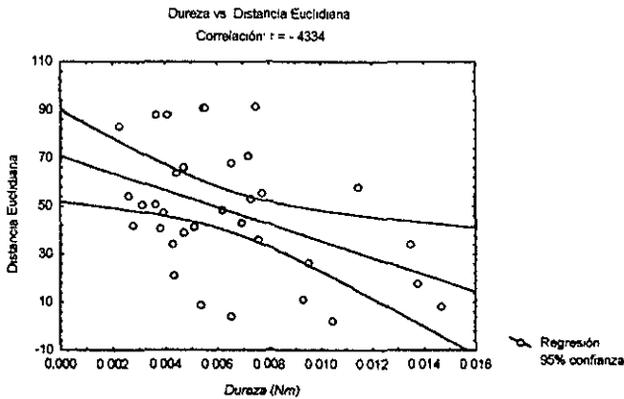


Figura 3.6 Relación entre la dureza foliar (Nm) y la Distancia Euclidiana

Relación entre los niveles de daño causados por folívoros y características foliares

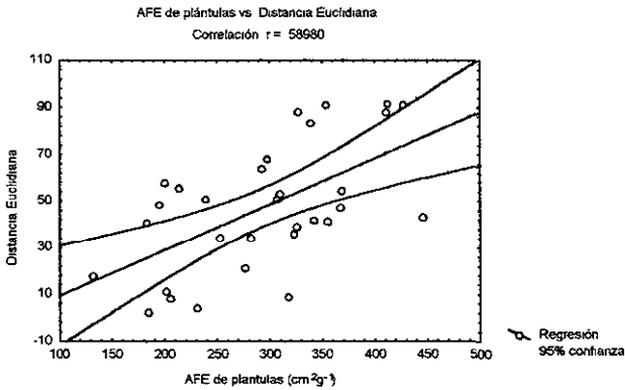


Figura 3.7 Relación entre la Distancia Euclídiana y el área foliar específica de plántulas (AFE, cm^2g^{-1}).

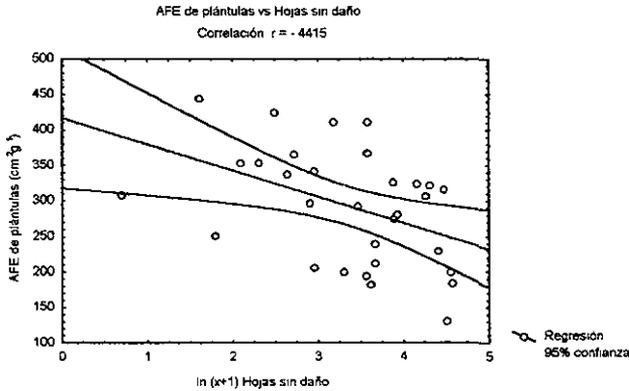


Figura 3.8 Proporción de hojas sin daño foliar y el área foliar específica de plántulas (AFE, cm^2g^{-1})

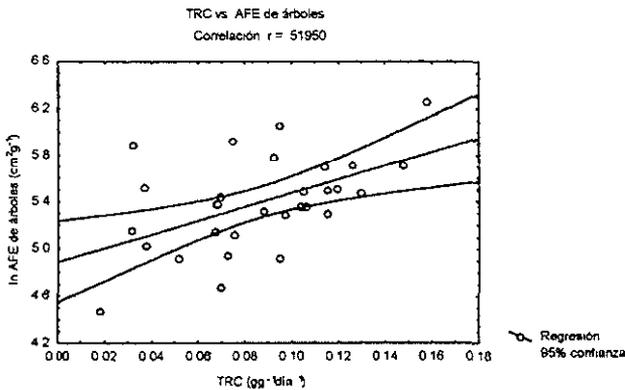


Figura 3.9 Relación entre la tasa relativa de crecimiento (TRC, $\text{gg}^{-1}\text{ día}^{-1}$) y el área foliar específica de árboles (AFE, cm^2g^{-1}).

Relación entre los niveles de daño causados por folívoros y características foliares

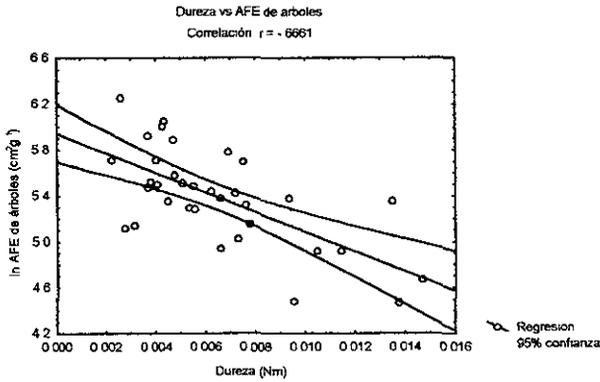


Figura 3.10 Relación entre la dureza foliar (Nm) y el área foliar específica de árboles (AFE, cm^2g^{-1}).

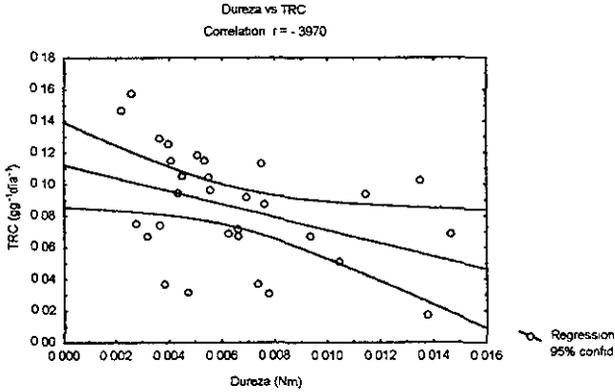


Figura 3.11 Relación entre la dureza foliar (Nm) y la tasa relativa de crecimiento (TRC, $\text{gg}^{-1}\text{dia}^{-1}$).

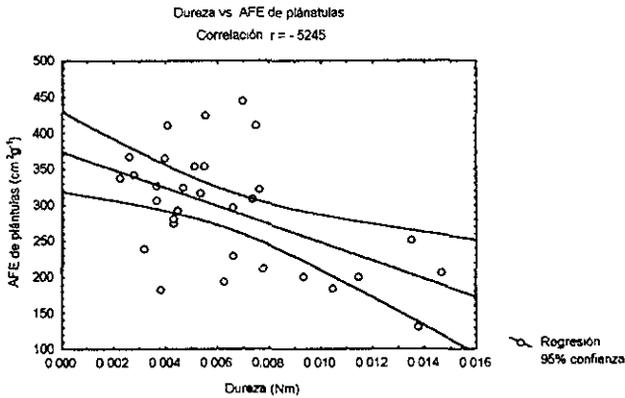


Figura 3.12 Relación entre la dureza foliar (Nm) y el área foliar específica de plántulas (AFE, cm^2g^{-1})

Relación entre los niveles de daño causados por folívoros y características foliares

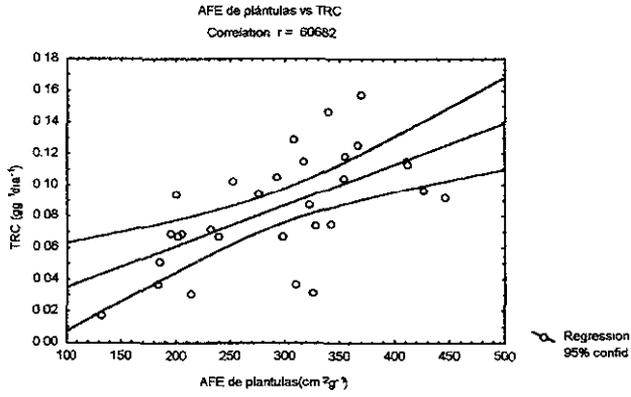


Figura 3.13 Relación entre la tasa relativa de crecimiento (TRC, gg⁻¹día⁻¹) y el área foliar específica de plántulas (AFE, cm²g⁻¹).

IV. DISCUSIÓN

4.1 Niveles de daño foliar

Los niveles de herbivoría que se presentan en las selvas bajas caducifolias pueden variar en los diferentes años. Por ejemplo, los porcentajes de herbivoría obtenidos en el muestreo de este trabajo para la selva baja caducifolia de Chamela, no difieren mucho de los datos esperados para este tipo de ecosistemas (Tabla 1.4). Trabajos anteriores donde se comparan los porcentajes de herbivoría para ecosistemas tropicales sugieren que el promedio de daño por folívoros es cercano al 11.1% con un intervalo de 4.8 a 12.8% (Coley & Aide, 1992; Coley & Barone, 1996; Coley, 1998). El intervalo de daño medido fue de 0.13% a 12.88 y con una media de 5.33%, la cual es más baja a la reportada para este tipo de selvas. Aunque el porcentaje promedio de herbivoría que se ha reportado en particular para la región de Chamela se reporta un porcentaje de herbivoría del 17% (Filip *et al.*, 1995), el cual es más alto al que se obtuvo en este trabajo, además de ser el más alto reportado para este tipo de ecosistemas.

Si se comparan algunos de los porcentajes de herbivoría obtenidos por Filip *et al.* (1995) para los años 1983-1985, se observa que casi no hay diferencia para las especies de *C. vitifolium* (4.18%), *C. alliodora* (4.78%), *G. macrocarpa* (8.98%) e *I. wolcottiana* (14%). En cambio, las diferencias sí son marcadas para *P. rubra*, la cual se reporta con una herbivoría regular (6.01%) y de acuerdo a las mediciones realizadas en este trabajo puede ser considerada como una de las especies que presenta los niveles más bajos de herbivoría (0.18%); lo mismo ocurre con *J. standleyi* que fue reportada con un daño del 13.22% y en este trabajo se midió un daño del 4.62%. Todas estas diferencias pueden deberse a características propias del tipo de muestreo, ya que en este caso se realizó una medición puntual de los niveles de daño, en tanto que Filip *et al.* (1995) realizaron un seguimiento de las hojas. Otra de las causas puede ser que la herbivoría no se distribuye de manera homogénea en todos los individuos de la misma especie, además de que los niveles de daño varían cada año, y especies que una temporada fueron muy afectadas por los herbívoros, a la siguiente temporada pueden no serlo tanto, así como las poblaciones de herbívoros también varían año tras año.

Los diferentes niveles de herbivoría que se presentan en las especies dependen tanto de la abundancia de herbívoros como de qué tan palatables son las hojas para los herbívoros. La palatabilidad de las hojas está determinada por tres componentes principales: los compuestos

químicos, las características físicas y la calidad nutricional. Janzen & Waterman (1984) realizaron análisis químicos de algunos compuestos que están relacionados con la palatabilidad como son los compuestos fenólicos, las fibras y los alcaloides para 80 especies del Parque Nacional de Santa Rosa en Costa Rica. Una de las especies que fue analizada en dicho trabajo fue *L. eriocadinalis*, la cual presentó los mayores porcentajes de compuestos fenólicos (4.44%) y taninos condensados (2.52%), y fue una de las especies que, de acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, presentó un mayor porcentaje de herbivoría (12.87%). Otras dos especies estudiadas por Janzen & Waterman (1984) fueron *P. rubra* (0.18%) y *T. ovata* (0.55%), que se reportan con niveles bajos de estos dos grupos de compuestos, pero sus bajos niveles de daño foliar pueden ser debidos a los altos niveles de fibras que estas plantas contienen, los cuales son de 36.3% y 30.0%, respectivamente. Además, ambas especies fueron unas de las que tuvieron las hojas más gruesas (obs. pers.) y duras (0.0093 y 0.0104 Nm). Adicionalmente, presentan látex (obs. pers.), el cual se considera como una sustancia que disminuye la palatabilidad de las hojas y quizá es por estas razones que presentan un menor número de hojas con daño.

En este análisis se trabajó con dos especies de fenología inversa, es decir, que producen hojas durante la temporada seca del año (*J. pungens* y *F. pallida*). En este estudio se registró que ambas especies sufren niveles bajos de herbivoría (*J. pungens* 0.79% y *F. pallida* 1.95%). Esto pudo ser debido a que su producción de hojas se realiza al final de la temporada de lluvias o principios de la temporada de seca, cuando la densidad de insectos herbívoros es baja. El "escape" de estas especies de plantas se debe básicamente al acoplamiento que existe entre los ciclos de vida de los insectos fitófagos y la diferencia que existe entre las dos estaciones que caracterizan a una selva baja caducifolia como Chamela, de tal manera que la mayor diversidad y abundancia de insectos fitófagos coincide con la temporada de mayor producción foliar. Asimismo, ambas especies presentaron hojas duras (0.0137 y 0.0095 Nm, respectivamente), lo cual representa una barrera para los herbívoros.

Otra especie que presentó un porcentaje bajo de daño por folívoros fue *C. alliadora* (1.5%), el cual fue muy bajo comparado con otra especie del mismo género, *C. eleagnoides*, la cual tuvo una herbivoría del 10.96%. Esto no concuerda con el hecho de que *C. alliadora* es una especie con hojas muy nutritivas, 2.1 a 4.1%, 1.46% de calcio, 0.57% de magnesio, 2.09% de potasio y 0.21% de fósforo, datos de contenido en peso seco (Bergman *et al.*, 1994, Herrera & Finegan, 1997). Sin embargo, este porcentaje relativamente bajo de herbivoría puede deberse a la asociación

simbiótica que tiene esta planta con hormigas. Este tipo de relación ha sido muy documentada, de hecho algunas especies de plantas producen secreciones extraflorales de las cuales se alimentan sus simbioses (Coley & Kursar, 1996). Por ejemplo, Fonseca (1994) reporta que la relación entre *Tachigali myrmecophila* y *Pseudomyrmex concolor* es simbiótica, ya que las hormigas atacan a los insectos fitófagos que se puedan acercar a la planta. Este autor encontró una disminución de hasta 4.3 veces en el porcentaje de daño en las plantas que presentaron este tipo de asociación.

4.2 Daño foliar y la tasa relativa de crecimiento.

En éste análisis se trabajó con 34 especies con el fin de que con ellas se tuviera una amplia gama de tasas de crecimiento y de esta manera tuvieron especies con diferentes estrategias de crecimiento y administración de recursos. Las tasas de relativas de crecimiento (*TRC*) fueron tomadas de los resultados que presentaron los controles de experimentos realizados en plántulas sobre la respuesta a diversos tipos de estrés, como diferentes intensidades de luz, concentraciones de nutrimentos y fósforo (Huante *et. al.*, 1995a, b; Huante & Rincón, 1998, P. Huante, com.pers). Se podría esperar que la *TRC* cambie con la edad de las plantas, pero la relación que existe entre la *TRC* de las diferentes especies se mantiene, de tal manera que hay una variación en la magnitud de la *TRC* en los distintos estadios; sin embargo, es de suponerse que la tendencia general no variaría. Por esto pudieron ser empleadas en este estudio y ser aplicadas a individuos adultos.

La distribución de las defensas (tanto temporal, como en las diferentes partes de ella) en las plantas tiene un gran significado ecológico y evolutivo, en los patrones y dinámicas de las poblaciones tanto de los herbívoros como de las plantas. En este trabajo se analizó la relación entre la *TRC* y algunas características de defensa de las hojas para un grupo de especies arbóreas en un ecosistema estacional.

Se ha propuesto la existencia de una relación positiva entre la *TRC* y el porcentaje de daño (Coley, 1983). De acuerdo con las mediciones realizadas en este trabajo, dicha relación se correlaciona de manera significativa, a pesar de que los datos presentan una gran dispersión. La tendencia que se aprecia no es de todo clara que permitiera suponer de manera muy consistente un determinado comportamiento en cuanto a la *TRC* y los niveles de daño (medidos como porcentajes) que presentan las hojas. Este resultado pudo deberse a que los datos presentaron varianzas grandes, lo

cual representa una gran dispersión de los datos debido a que las hojas son comidas diferencialmente tanto entre individuos como en un mismo árbol.

Otra razón no relacionadas con la distribución del daño foliar en los árboles, es la que se relaciona con el tipo de muestreo empleado en este trabajo, el cual consistió en un muestreo del daño foliar instantáneo (por medio de mediciones discretas) debido a que se realizó una sola medición, sin repeticiones en el tiempo. Filip *et al.* (1995), realizaron una comparación entre este tipo de muestreo y las mediciones a largo plazo, ellos encontraron que las mediciones discretas del daño causado por herbívoros subestima la herbivoría calculada con las mediciones a largo plazo. De acuerdo con este análisis el cociente de discrepancia entre ambos tipos de mediciones mostró una gran variabilidad entre especies, con un promedio de 1.99. Por lo cual se consideró que las mediciones discretas subestimaron las mediciones a largo plazo, por un factor de dos. La causa probable de esta subestimación es debida a que algunas de las hojas que son dañadas totalmente y por lo tanto, pasan desapercibidas en las mediciones discretas, además de que en las mediciones discretas no se obtiene la información referente al momento en el que ocurrió el daño.

Por estas razones se emplearon otras formas de evaluar los niveles de daño. Primero se realizó el conteo del número de hojas que no presentaban ningún daño (hojas con 0% de herbivoría), de tal manera que las especies que presentaran una menor proporción de hojas intactas, serían aquellas que presentaron mayores niveles de daño. En segundo lugar se calculó la distancia Euclidiana, la cual está dada por la diferencia entre el valor máximo de herbivoría menos el valor mínimo para cada especie; se esperaría que un individuo de una especie que es muy comida presente un rango muy amplio de herbivoría en sus hojas, por lo que la distancia Euclidiana será mayor respecto al individuo de una especie que enfrenta poca herbivoría. La distancia euclidiana presenta una medición de la variación de los datos.

En este trabajo se encontró una correlación significativa con la *TRC* y los niveles de daño foliar (correlación positiva) y con el número de hojas que no presentaron daño foliar (correlación negativa). Estos dos parámetros están estrechamente relacionados ya que uno corresponde al opuesto del otro. De acuerdo con los resultados obtenidos entre mayor sea la *TRC* de las especies de plantas, el daño foliar que presentaron fue mayor y por lo tanto tenían un menor número de hojas que no

presentan daño. Esto es un resultado esperado debido a las características antiherbivoría que presentan las hojas de especies con tasa de crecimiento lentas y que se han relacionado con el costo de reemplazo del área foliar perdida (Herms & Mattson, 1992)

En este trabajo se encontró una relación positiva y significativa entre la distancia Euclidiana del porcentaje de herbivoría y la *TRC*. Según esto, se obtuvo una tendencia a que especies con una mayor distancia Euclidiana tuvieron *TRC* mayores, ya que las especies con una *TRC* lentas presentaron una variación menor del porcentaje de daño causado por herbívoros, y se obtuvo que las especies con *TRC* lentas presentaron hojas sin daño foliar y con poco daño foliar. En tanto que entre las más rápidas era la *TRC* de las especies presentaron una variación mayor en los niveles de daño foliar. De tal manera, que se midieron hojas sin daño foliar, hojas más o menos dañadas y hojas muy dañadas. Estos resultados son del todo esperados y dependen de las características particulares de cada una de las especies de plantas que de acuerdo a los resultados obtenidos son más palatables las especies con *TRC* rápidas que las lentas.

Existe una probabilidad muy baja de que el porcentaje de herbivoría sea del 100% en una hoja en particular. Con la metodología empleada en este estudio la relación entre la *TRC* y la distancia Euclidiana habla de un cierto grado de resistencia a la herbivoría que existe en las especies con *TRC* más lentas. La relación obtenida entre estos dos parámetros se puede analizar en términos de costos y beneficios para la planta, de tal manera que la resistencia y la defensa ante los herbívoros representan un costo energético y desvío de recursos que podrían haber estado designados a otras necesidades de la plantas como son: el mantenimiento, el crecimiento y la formación de reservas, entre otros (Chapin III *et. al.*, 1990). La limitación de recursos a las que se enfrentan las plantas predice la existencia de un compromiso (trade off) entre la inversión en crecimiento y defensa. Este compromiso se manifiesta en especies con diferentes *TRC*: las especies con *TRC* rápida aparentemente distribuyen sus recursos hacia el crecimiento y las especies con *TRC* lenta hacia la producción de defensa, esto ayuda a explicar la presencia de niveles altos de herbivoría en las especies rápidas.

4.3 Tasa Relativa de Crecimiento y algunas características foliares

Las diferencias en las características defensivas entre las especies con diferentes *TRC* no se debe a la habilidad de escapar de los herbívoros, sino más bien a que entre mayor sea su

TRC, las especies son más tolerantes a altos niveles de herbivoría debido a que el costo de formación de una nueva hoja es menor. En términos del área foliar removida, el impacto de la herbivoría en las especies con *TRC* rápidas es más bajo debido a los costos de producción y mantenimiento (Coley, 1983). La inversión que hace la planta a la producción de defensas determina los niveles de daño que presentan las plantas. Los herbívoros remueven un cierto número de gramos por día, lo cual puede representar una gran fracción de la productividad neta de especies con tasas de crecimiento lentas, mientras que para especies con *TRC* rápidas tal vez no represente tanto y pueda ser reemplazado rápidamente (Coley, 1987)

En este trabajo se obtuvo que las especies que tienen tasas de crecimiento rápidas son aquellas que presentan altos niveles de herbivoría comparado con las especies de lento crecimiento, esto se puede relacionar con la velocidad de expansión de las hojas, la cual teóricamente, en las especies de *TRC* rápidas reduce la herbivoría a un corto periodo de vulnerabilidad. Ambas características las hacen más atractivas para la elección de los herbívoros

No se encontró una correlación significativa entre el porcentaje de herbivoría y el *AFE* de los árboles muestreados de cada una de las especies, esto se puede explicar debido a que los valores de *AFE* de árboles calculados en el experimento fueron obtenidos de datos de área y peso de las mismas hojas a las que se les midió el porcentaje de daño; en este caso se presentó una pérdida en área foliar en las hojas comidas, pero no hubo una pérdida proporcional en peso debido a que éste está influenciado por el peso de las venas de las hojas, las cuales son difícilmente comidas por los insectos folívoros y en ninguna de las hojas comidas se observó un daño que incluyera la disminución de las venas principales. Por eso que se emplearon valores de *AFE* de plántulas, los cuales se obtuvieron en otros experimentos (Huante *et al.*, 1985, Huante & Rincón, 1998; P Huante, com pers.). Al igual que con los valores de *TRC*, se espera que las proporciones entre las especies se mantengan a pesar de que las magnitudes cambien con la edad. La relación entre *AFE* de plántulas y el porcentaje de herbivoría sí fue significativa

La distancia Euclidiana del porcentaje de herbivoría se relaciona de manera significativa tanto con el *AFE* de árboles como con el *AFE* de plántulas, mientras que el número de hojas sin daño sólo se relacionó de manera significativa con el *AFE* de plántulas. En ambos casos se observa que las especies con un mayor *AFE* presentan un mayor nivel de daño foliar, es decir los herbívoros prefieren hojas que sean poco pesadas y con una estructura anatómica no muy compleja

(Dijkstra, 1989). El AFE puede ser modificada por las características anatómicas, características químicas y la presencia de indumentos, entre otros; varias de estas características están relacionadas con mecanismos de defensa en contra de los herbívoros (Dijkstra, 1989), por lo que la tendencia es que entre mayor sea el AFE mayor es el nivel de daño que presentan las hojas.

Los coeficientes de correlación obtenidos en este trabajo indican la importancia o la eficiencia relativa de los diferentes caracteres en reducir la herbivoría y los altos niveles de dureza de las hojas y sus contenidos de fibras asociados con un valor nutritivo bajo son las características que se correlacionan de manera negativa con los niveles de herbivoría. Se puede decir que la dureza de las hojas provee un soporte estructural y que los herbívoros ejercen una presión selectiva para incrementar la dureza. La dureza provee una defensa efectiva en contra tanto de herbívoros vertebrados como invertebrados (Dijkstra, 1989).

Las plantas modifican la dureza de las hojas mediante la acumulación de celulosa, hemicelulosa, pectinas y otros materiales que tienen la función de consolidar las paredes celulares (Feeny, 1970; Feeny, 1976). Es probable que la dureza también se relacione con un decremento en las concentraciones de agua (Feeny, 1970), lo cual, además de desfavorecer la digestión de las hojas que sean consumidas, las hacen menos atractivas para el herbívoro y puede ser una de las causas que favorezca a que los herbívoros escojan otra planta como fuente de alimento. El porcentaje de herbivoría como la distancia Euclidiana del porcentaje de herbivoría se relacionaron de manera significativa con la dureza de las hojas. Ambos parámetros están muy vinculados con la presencia de fibras o de capas celulares adicionales en las hojas, las cuales pueden servir como defensa en contra de los herbívoros. Es por esta razón que se observa que entre mayor sea el grosor y la dureza de las hojas, menor es el daño ocasionado por herbívoros. Mendoza & Tovar (1996) realizaron un experimento de preferencias alimenticias para un herbívoro generalista *Sphenarium purpuracens*, el cual presentó una cierta preferencia hacia plantas más suaves y rechazó las duras en sus dos primeros estadios de desarrollo, mientras que en estadios más avanzados no mostró diferencias en la dureza de las hojas de las que se alimentan. Esto podría estar relacionado con una preferencia selectiva de los herbívoros a ciertos grupos de plantas en estadios de desarrollo determinados y que probablemente la selección del alimento pueda estar determinada por la dureza de las hojas, la cual se ha vinculado con las características nutricionales que estas posean (Feeny, 1976)

Los valores de *AFE* de árboles se relacionaron de manera positiva con los de *TRC* como lo menciona Huante *et al.* (1995) y Garnier *et al.* (1997). El *AFE* tiene una relación positiva con la concentración de nitrógeno que hay en las hojas, las diferencias en los valores de *AFE*, pueden deberse a diferencias en el tamaño de las hojas o la presencia de tricomas, glándulas, espinas, etc. También existe una relación entre los diferentes valores de *AFE* con la tasa fotosintética que presenten, pero esto no ha sido muy estudiado (Dijkstra, 1989). La explicación que se presenta para esta relación se basa en que la hoja es la maquinaria fotosintética: una hoja está formada por materiales que se asocian con diferentes funciones como son la protección en contra de herbívoros y cambios climáticos adversos, competencia y otros requerimientos estructurales (Lambers & Poorter, 1992). Éstas y otras funciones pueden ser factores que permiten un incremento en la materia seca de la hoja (Dijkstra, 1989).

Se ha visto que el potencial de crecimiento de las plantas está negativamente correlacionado con defensas cuantitativas (Coley, 1983). La relación que presenta el *AFE* de árboles como el *AFE* de plántulas, con el grosor y la dureza de las hojas es negativa, lo cual es comprensible debido a que las variaciones en *AFE* pueden deberse a diferentes causas. Por ejemplo, se piensa en una hoja compuesta únicamente por clorénquima, tejido vascular, número de capas y epidermis, las modificaciones en el *AFE* pueden ser causadas por la acumulación de sustancias químicas en diferentes capas en las hojas, o la acumulación de metabolitos secundarios. Un ejemplo de esto se presenta en *T. ovata* y *P. rubra*, ambas especies presentan látex que es acumulado en el interior de la hoja y le proporciona ese grosor y consistencia que las caracteriza. La acumulación de capas adicionales, como esclerénquima u otro tipo de tejido, o la presencia de cuernos, espinas, tricomas, etc. pueden modificar los valores de *AFE* (Lambers & Poorter, 1992)

La correlación entre la *TRC* y la dureza de las hojas fue significativa pero con signo negativo. Esto puede ser debido a que se ha propuesto que las especies con *TRC* rápidas tienen bajas concentraciones de fibras y de otros compuestos que les puede conferir una mayor dureza, es decir, que especies con mayores *TRC*, presentan una menor dureza de las hojas. Esto es debido a que las especies que presentan *TRC* más bajas acumulan una mayor proporción de fibra (Lambers & Poorter, 1992). En especies con una mayor dureza foliar la poca flexibilidad de las paredes celulares es aparentemente suficiente para una lenta expansión (Coley & Kursar, 1996).

Coley (1987) realizó un trabajo en el que analizó diferentes características de hojas maduras de 47 especies de plantas y la relacionó con los niveles de herbivoría que presentaban. Esta autora encontró que son varias las características que se relacionan con la protección en contra de los herbívoro. Ella encontró que el nivel de herbivoría se relacionó de manera directa con la *TRC* ($r^2=0.520$), con la pubescencia, el contenido de agua y nitrógeno y de manera inversa con las concentraciones de taninos, fibras, ligninas, celulosa y dureza de las hojas ($r^2=0.515$).

En términos generales se puede decir que la mayoría de los herbívoros prefieren hojas que presenten altas concentraciones de proteínas y agua, bajos niveles de compuestos fenólicos, taninos y baja dureza (Dury *et al.*, 1998). Una hoja que tuviera la capacidad de fijar una mayor cantidad de dióxido de carbono, minimizar sus costos y que además corriera el menor riesgo de ser comida por herbívoros sería una hoja ideal para cualquier tipo de ecosistema.

En resumen, los resultados de este estudio muestran que hay una tendencia a que especies de *TRC* rápidas presenten un mayor nivel de daño ocasionado por folívoros en comparación con las especies de *TRC* lentas, lo que apoya la teoría de disponibilidad de recursos (Coley *et al.*, 1985) Las especies de rápido crecimiento se caracterizan por una alta concentración de nutrimentos y baja concentración de metabolitos secundarios y defensas cuantitativas, mientras que las especies de lento crecimiento acumulan una mayor cantidad de defensas cuantitativas las cuales juegan un papel importante en la reducción de la herbivoría. Debido a las características químicas de las hojas de especies de lento crecimiento, el costo de construcción es mayor además de que el aporte fotosintético por unidad de peso de las hojas es menor que en las especies con *TRC* rápidas (Lambers & Poorter, 1992).

La selva baja caducifolia es un ambiente altamente contrastaste, ya que no sólo presenta dos estaciones con condiciones ambientales diferentes, sino que además está expuesta a una gran variedad de modificaciones ambientales año con año. Por ejemplo, la selva baja de Chamela, es una región que está fuertemente influenciada por las tormentas tropicales y las diferencias en su promedio de lluvia en gran medida está determinada por ellas. Los organismos vivos que habitan en ambientes como lo es Chamela tienen que estar no sólo adaptados para estos lugares, sino además de ser especies plásticas para responder a las condiciones ambientales. Dentro del concepto de plasticidad se incluye las interacciones entre los diferentes organismos, un ejemplo de estas interacciones es la relación planta-herbívoro.

4.4 Perspectivas en el estudio de herbivoría en ecosistemas tropicales

Los amplios ámbitos de daño causado por herbívoros que se presentan en las zonas tropicales comparadas con los de las zonas templadas, pueden sugerir que existe una selectividad en cuanto al tipo de planta que es consumida por el herbívoro, así como una selectividad de las plantas hacia el tipo y concentración de defensa que presenta en contra de los herbívoros así como el momento fenológico en el que la planta expone un tipo u otro de defensa, dependiendo de las condiciones bióticas y abióticas en las que crecen. Particularmente distintivo es el hecho de que la mayoría de los daños en las zonas tropicales ocurren en las hojas jóvenes y en las hojas que recién se han expandido, mientras que las hojas maduras presentan diferentes tipos de defensas como son altas concentraciones de taninos y una acumulación de compuestos en la pared celular que les confiere una mayor dureza. Se ha visto que el tipo de defensas está en función de las características genéticas que presentan las plantas así como de la velocidad de crecimiento.

Los estudios que se han realizado en el área de interacción planta- herbívoro puede ser dividida en tres ramas principales que son desde el punto de vista del herbívoro (preferencias alimenticias, respuesta de los herbívoros a las defensas de las plantas); de las plantas (tipos de defensa de las plantas, efecto en la sobrevivencia, establecimiento y reproducción), del ecosistema (influencia en la diversidad, abundancia de las diferentes poblaciones) Las nuevas líneas de investigación pueden estar hoy en día dirigidas hacia las siguientes áreas:

- 1 El establecimiento de la plántulas, la sobrevivencia y la administración de los recursos en presencia de herbívoros.
2. Plasticidad en el tipo y velocidad de respuesta a la herbivoría así como los mecanismos de defensa que presentan las plantas y el costo que estas implican a las plantas con diferentes características fisiológicas y ecológicas
- 3 Efecto de los cambios ambientales en la respuesta de las plantas a la presencia de daño ocasionado por herbívoros.

4.5 Conclusiones

1. Se encontró una relación directa entre la tasa relativa de crecimiento (*TRC*) y el porcentaje de daño, es decir que entre más rápida era la *TRC* mayor es el daño foliar que presentaron las especies estudiadas.
2. Las características físicas (dureza y *AFE*) de las hojas fueron características que modificaron los niveles de daño foliar que presentaron las especies
3. Las especies estudiadas presentaron una tendencia negativa entre dureza y los niveles de daño foliar así como con la *TRC*.
4. Las características físicas (dureza y *AFE*) de las hojas se relacionaron inversamente con la *TRC* de las especies.

VI. LITERATURA CITADA

- Abrahamson, W. G. 1989 *Plant-Animal Interactions* McGraw-Hill. Nueva York. 350 p.
- Adis, J. 1981. Comparative ecological studies of the terrestrial arthropod fauna in Central Amazonian inundation forest. *Amazoniana* 7: 87-173.
- Anderson, C. & S. Y. Lee, 1995 Defoliation of the mangrove *Avicennia marina* in Hong Kong. causes and consequences. *Biotropica* 27: 218-226.
- Begon, M., J.L. Harper, C. & R. Townsend. 1990. *Ecology, Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications. Boston. 680 p.
- Bell, J.W. 1991. *Searching Behaviour. The Behaviour Ecology of Finding Resources*. Chapman & Hall. Londres. 358p
- Belsky, A.J. 1986 Does herbivory benefit plant? A review of the evidence. *The American Naturalist* 127. 870-892.
- Bergman, M. K. & F.T Turpin. 1986. Phenology of field populations of corn rootworms (Coleoptera. Chrysomelidae) to relative calendar date and heat units. *Environmental Entomology* 15 109-112.
- Bergman, C., M. Stuhmann & W Zech. 1994. Site factors, foliar nutrient leaves and growth of *Cordia alliodora* plantations in the humid lowlands of Northern Costa Rica. *Plant and Soil* 166.193-202.
- Bernays, E A & R. F Chapman, 1994. *Host-Plant selection by phytophagous insects*. Chapman & Hall. Nueva York 312 p
- Bloom, A.J., F S Chapin III & H. A Mooney. 1985 Resource limitation in plants. An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 363-392
- Bowers, W. S , T. Otha, J. S Cleere & P. A. Marsella. 1976. Discovery of insect antijuvenile hormones in plants. *Science* 193: 542-547
- Brown, V K. 1986. Life cycle strategies and plant succession. Pp. 105-124. *In*: F. Taylor & R. Karban (eds.) *The Evolution of Insect Life Cycle*. Springer- Verlag. Nueva York.
- Bryant, J. P., F S. Chapin III & D R. Klein 1983 Carbon/nutrient balance of arboreal plants in relation to vertebrate herbivory *Oikos* 40: 357-368.
- Bullock, S H. 1986. Climate of Chamela Jalisco, and trends in the south Coastal Region of Mexico. *Archives Meteorology Geophysics and Bioclimatology Ser. B.* 36:297-316.

- Cates, R. G. & G. H. Orians. 1975. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology* 56: 410-418.
- Champan, R. F. 1974. The chemical inhibition of feeding by phytophagous insects: A review. *Bulletin Entomological Review* 64: 339-363.
- Champan, R.F. & A. Joern. 1990 *Biology of Grasshoppers*. John Wiley & Sons. Nueva York. 562 p.
- Chapin III, F. S., E. D. Schulze & H. A. Mooney. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review Ecology and Systematic* 21: 423-447.
- Chensson, P. & N. Huntly. 1988 Community consequences of life history traits in a variable environment. *Annual Zoology Fennica* 24: 5-16.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- Coley, P. D. 1987. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist* 106: 251-263
- Coley, P. D. 1998. Possible effects of climatic change on plant herbivore interactions in most Tropical Forest. *Climatic Change* 39: 455-472.
- Coley, P. D., J. P. Bryant & F. S. Chapin III 1985 Resources availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899
- Coley, P. D. & T. M. Aide. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad leaved forests. Pp. 25-49. *In*: Price, P. W., Lewinsohn, T. M. Wilson, G. W. Fernández, W.W. Benson (eds) *Plant- Animal Interactions: Evolution, Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley & Sons Nueva York.
- Coley, P. D. & J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in Tropical Forest Plants. *Annual Review Ecology and Systematic* 27: 305-335.
- Coley, P. D. & T. A. Kursar 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: Physiological contains tand ecological trade offs. Pp. 305-336. *In*. Smith A. P., S. S. Mulkey & R. L. Chazdon (eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall. Nueva York.
- Cottan, D. A. 1985. Frecuency-dependent grazing by slugs and grasshoppers. *Journal of Ecology* 73: 925.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory, The Dynamics of Animal-Planta. Interaction*. Studies in Ecology No. 10. Blackwell Sci. Pub. Oxford 437 p.
- Denno R. F. & M. S. McClure. 1983 *Variable plants and herbivores in natural and managed system*. Academic Press Nueva York. 520 p

- Dijkstra, P. 1989. Cause and effect of differences in specific leaf area. Pp. 125-140. *In*: H. Lambers, M. L. Cambridge, H. Konings & T. L. Pons (eds.). *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants* Academic Publishing La Haya, Holanda.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: A phytocentric overview. Pp. 141-165. *In*: Dirzo, R. & J. Sarukán (eds.). *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sunderland, Mass. USA.
- Dirzo, R. & C. Domínguez. 1995. Plant-Herbivory interactions in Mesoamerican tropical dry forest. Pp. 304-325. *In*: Bullock, S., H. A. Mooney & E. Medina (eds.). *Seasonally dry Tropical Forest*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Dury, S. J., J. E. G. Good, C. M. Perrins, A. Buse & T. Kaye. 1998. The effects of increasing CO₂ and temperature on oak leaf palatability and the implication for herbivorous. *Global Change Biology* 4: 55-61.
- Eckstein, R. L. & P. S. Karlsson. 1997. Above-ground growth and nutrient use by plants in a subarctic environment. effects of habitat life form and species. *Oikos* 79: 311-324.
- Feeny, P. 1970. Seasonal change in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Pp. 1-40. *In*: Wallace, J. W. & R. L. Mansel (eds.). *Recent Advances in Phytochemical*. Vol. 10 *Interactions Between Plant and Insects*. Plenum Press. Nueva York.
- Filip, V., R. Dirzo, J. M. Maass & J. Sarukán. 1995. Within and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican Tropical Deciduous Forest. *Biotropica* 27: 78-86.
- Fonseca, C. R. 1994. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant tree. *Journal of Ecology* 82: 833-842.
- Fritz, S. R. & L. E. Simms., 1992. *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens*. Ecology, Evolution and Genetics. University of Chicago Press. Chicago 590 p.
- García, E. 1964. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)* Instituto de Geografía, UNAM. México. 71 p.
- García-Oliva, F., J. M. Maass & L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler* 73: 179-186.
- Garnier, E., P. Cordonnier, J. L. Guilerm & L. Sonié. 1997. Specific Leaf Area and leaf nitrogen

concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia* 111: 490-498.

- Gibson, R. W. 1971. Glandular hairs providing resistance to aphids in certain wild potato species. *Nature* 269: 245-248.
- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons. Chichester. 222 p.
- Hartley, S. E. & C. G. Jones. 1996. Plant Chemistry and herbivory or why the world is green. Pp. 284-324. *In*: Crawley, M. J. (ed.). *Plant Ecology*. 2a ed Blackwel. Nueva York.
- Harms, D. A. & W. J. Mattson. 1992. The dilemma of Plants. To grow or defend. *The Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.
- Herrera, B. & B. Finegan. 1997. Substrate conditions, foliar nutrients and the distributions of two canopy tree species in Costa Rican secondary rain forest. *Plant and Soil* 191: 259-267.
- Howe, H. F. & L. C. Westley. 1988. *Ecological Relationships of Plants and Animals*. Oxford University Press. Oxford. 273 p.
- Huante, P. 1992. Mecanismos de captura de recursos en plántulas de la selva baja caducifolia en Chamela Jalisco. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 119 p.
- Huante, P., E. Rincón & I. Acosta 1995a. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in México *Functional Ecology* 9 849-858
- Huante, P., E. Rincón & F. S Chapin III 1995b. Responses of phosphorous of contrastin successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of México. *Functional Ecology* 9: 760-766.
- Huante, P. 1996. Plasticidad, disponibilidad de recursos y crecimiento en plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco: un enfoque experimental. Tesis Doctoral. Centro de Ecología, UNAM. México.
- Huante, P. & E. Rincón. 1998. Responses to lighth change in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rate. *Oecologia* 113. 53-66.
- Hulme, P. E. 1994. Seedling herbivory in grassland: relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores. *Journal of Ecology* 82: 873-880.
- Hunt, R. 1990. *Basic Growth Analysis*. Unwin Hyman. Londres 112 p.
- Hunter, M. D. & P. W. Price. 1992. Natural varibility in plants and animals. Pp. 1-9. *In*: Hunter, M D., T. Ohgushi & P. W. Price (eds.) *Effects of resource Distribution on Animal Plant Interactions*. Academic Press. Nueva York.
- Huntly, N. 1987. Effects of refuging consumers on subalpine vegetation *Ecology* 68: 274-283.

- Huntly, N. 1991. Herbivores and the Dynamics of Communities and Ecosystems. *Annual Review Ecology and Systematic* 22: 477-503.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist* 104: 501-527.
- Janzen, D. H. 1983. Seasonal change in abundance of large nocturnal dungbeetles (Scarabaeidae) in a Costa Rican deciduous forest and adjacent hors pasture. *Oikos* 41: 274-283.
- Janzen, D. H & P. G Waterman. 1984. A seasonal census of phenolic, fibre and alkaloids in foliage of forest trees in Costa Rica. some factors influencing their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. *The Linnean Society of London* 21: 439-454.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical Dry Forest. The most endangered major tropical ecosystem. Pp. 130-137 *In: Wilson, E. O. & F. M. Peter (eds.) Biodiversity. National Academic Press Washington, D C.*
- Johnstone, I. M. 1981. Consumption of leaves by herbivores in mixed mangrove stands. *Biotropica* 13: 252-259.
- Lambers, H. & H Poorter 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences *Advances in Ecological Research* 23. 187-261.
- Lee, J. C. & E. A. Bernays 1990. Food tastes and toxics effectys: associative learning by the polyphagous grasshopper *Schistocerca americana* Drury (Orthoptera: Acrididae). *Animal Behaviour* 39: 163-178
- Lewis, A. C. & E. A Bernays 1985. Feeding behavior selection of both wet and dry food for increased growth in *Schistocerca gregaria* nymphs. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 37. 105-112.
- Lott, E. J. 1985. Listado Florístico de la Estación de Biología de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, UNAM. México 47 p.
- Lott, E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora de Chamela Bay Region Jalisco, México. *California Academy Sciences* 148: 1-60
- Lott, E. J. S. H. Bullock & A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and Arroyo Forest of Costal Jalisco. *Biotropica* 19. 228-235.
- Marquis, R. J. & H. E. Braker 1994. Plant-herbivore interactions: Diversity, specificity and impact.

- Pp. 261-281. *In*. L. A. McDadei, K. S. Bawa, H. A. Hospeheide & G. S. Hardshorn (eds.). *La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest* Chicago Press. Chicago.
- McNaughton, S. J. 1983. Physiological and ecological implication of herbivory. Pp. 657-677. *In*: Lange, O.L., P. S. Nobel, C. B. Osmond & H. Ziegler (eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology. Physiological Plant Ecology III* Springer-Verlag Berlin.
- Mendoza, C. & E. Tovar. 1996. Ecología de Forrajeo de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) en la reserva del Pedregal de San Ángel, D F México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 97 p.
- Miller, R. J. & A. T. Miller. 1986. *Insect-plant interactions* Springer-Verlag Nueva York. 342 p.
- Miranda, F. & E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Murali. K. S & R. Sukumar. 1993 Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, Southern, India. *Oecologia* 94: 114-119
- Niemann, G. J., J. B. M. Pureveen, G. B. Eijkel, H. Poorter & J. J. Boon. 1992 Difference in relative growth rate in 11 grasses correlate with differences in chemical composition as determines by pyrolysis mass spectrometry. *Oecologia* 89 567-573
- Novotny, V. & Y. Basset. 1998. Seasonality of sap-sucking insects (Auchenorrhyncha, Hemiptera) feeding on *Ficus* (Moraceae) in a lowland rain forest in New Guinea. *Oecologia* 115: 514-522.
- Núñez-Farfán, J. & R. Dirzo 1989 Leaf survival in relation to herbivory in two tropical pioneer species. *Oikos* 55: 71-74.
- Otte, D. & A. Joern 1977. On feeding patterns in deser grasshoppers and the evolution of specialized diets. *Proceedings of the Academy National of Science and Philosophy* 128 89-126.
- Oyama, K. 1994. Differentiation in phenotypic plasticity among populations of *Arabidopsis thaliana* Fr & Sav. (Brassicaceae). *Biological Journal of Linnean Society* 51: 417-432
- Oyama, K., Z. Cano-Santana & S. Careaga 1994. Estudios sobre la interacción herbívoro-planta en el Pedregal de San Ángel, D. F. Pp. 301-312. *In*: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. UNAM. México
- Pandey, C. B. & J. S. Singh, 1992. Rainfall and grazing effects on net primary productivity in a tropical savanna, India. *Ecology* 73: 2007-2021.
- Parker, M. A. 1984. Local food depletion and the foraging behavior of a specialist grasshopper, *Hesperotettix canescens*. *Ecology* 62: 1390-1392
- Price, P. W. 1984. *Insect Ecology*. John Wiley & Sons. Nueva York. 607p

- Price, P. W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPherson & J. N. Thompson 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review Ecology and Systematic* 11: 41-65.
- Quinn, A. M. & D. D. Walgenbach. 1990. Influence of grazing history on the community structure of grasshopper of a mixed-grass prairie. *Environmental Entomology* 19: 1756-1766.
- Rhoades D. F. & R. C. Cates. 1976. A general theory of plant-antiherbivore chemistry. Pp. 168-213 *In: Wallace, J. W. & R. L. Mansell (eds.). Recent Advances in Phytochemical. Vol 10. Interactions between plant and insects. Plenum Press. Nueva York.*
- Rice, K. J. 1987. Interactions of disturbance, patch size and herbivory in *Erodium* colonization. *Ecology* 68: 1113-1115.
- Rincón, E. & P. Huante 1988. Análisis de crecimiento de plántulas de *Apoplanesia paniculata* y *Celaenodendron mexicanum*. *Phytologia* 65: 174-183.
- Rincón, E. & P. Huante. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions *Trees* 7 202-207.
- Rincón, E. & P. Huante. 1994 Influence of mineral nutrient availability on growth tree seedlings from the tropical deciduous forest *Trees* 9: 93-97.
- Rosenthal, J. P. & P. M. Kotanen 1994 Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Tree* 9:145-148
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa México 431 p.
- Sallabanks, R. & S. P. Courtney. 1992 Frugivory, seed predation, and insect-vertebrate interactions *Annual Review of Entomology* 37. 377-400
- Scriber, J. M. & M. Slansky. 1981. The nutritional ecology of immature insect. *Annual Review of Entomology* 26:183
- Shiple, B., P. A. Keddy, D. R. J. Moore & K. Lemky. 1989. Regeneration and establishment *Strategies of emergent macrophytes Journal of Ecology* 77: 1093-1110
- Shiple, B. & R. H. Peters. 1990 The allometry of seed weight and seedling relative growth rate. *Functional Ecology* 4: 523-529.
- Simpson, S. J. & C. L. Simpson 1990. The mechanisms of nutritional compensation by phytophagous insects. Pp. 11-60. *In. Bernays, E.A. (ed.) Insect-Plant Interactions. Vol. II CRC Press. Boca Raton, Florida.*
- Solis, J. A. 1980 Leguminosas de Chamela, Jal Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM México 170 p

- SP, Secretaría de Programación y Presupuesto. 1981. Síntesis Geográfica del Estado de Jalisco. SPP. México. 306 p.
- Stanton, N. 1975. Herbivore pressure on two types of Tropical Forest. *Biotropica* 7: 8-11.
- Sterck, F., P. Van der Meer & F. Bongers. 1992. Herbivory in Two Rain Forest Canopies in French Guayana. *Biotropica* 24: 97-99.
- Strong, D. R., J.H. Lawton & T. R. E. Southwood. 1984. *Insects on Plants Community Patterns and Mechanism*. Blackwell Scientific Publications. Oxford 313 p.
- Tilman, D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities* Princeton University Press. Princeton 246 p.
- Via, S. 1990. Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: The experimental study of evolution in natural and agricultural systems. *Annual Review of Entomology* 35: 421-446.
- Watt, A. D., N. E. Stork, C. McBeath & G. L. Lawson. 1997. Impact of forest management on insect abundance and damage in a lowland tropical forest in southern Cameroon *Journal of Applied Ecology* 34:985-998.
- Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food, and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology* 47: 369-381
- Wolda, H. 1980. Seasonality of tropical insects. I. Leafhoppers (Homoptera) in Las Cumbres, Panama. *Journal of Animal Ecology* 49. 277-290.
- Wolda, H. 1988. Insects seasonality Why?. *Annual Review Ecology and Systematic* 19: 1-18
- Wolda, H. & R.W. Flowers, 1985. Seasonality and diversity of mayfly adults (Ephemeroptera) in a nonseasonal environment. *Biotropica* 17: 330-335.
- Zangerl, A. R. & F. A. Bazzaz. 1992. Theory and pattern in plant defense allocation. Pp 363-391 *In*. Fritz, R. S. & E. L. Simms (eds.). *Plant resistance to herbivores and pathogens Ecology, evolution and genetics*. University of Chicago Press. Chicago
- Zangerl, A. R., A. M. Arntz & M. R. Berenbaum. 1997. Physiological price of an induced chemical defense: photosynthesis, respiration, biosynthesis, and growth. *Oecologia* 109. 433-441.
- Zar, J. H. 1993. *Biostatistical Analysis* Prentice- Hall. Englewood Cliffs, Nueva Jersey. 718 p