

307.377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA INSTITUTO DE ECOLOGIA UNAM

VARIACION INTRAESPECIFICA EN LA HERBIVORIA Y SU IMPACTO EN ALGUNOS COMPONENTES DEL EXITO REPRODUCTIVO MASCULINO Y FEMENINO DE IPOMOEA PAUCIFLORA EN UNA SELVA BAJA CADUCIFOLIA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

JOSE GUMERSINDO JORGE SANCHEZ MONTOYA



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. NESTOR ALBERTO MARIANO BONIGO

2002



FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

Variación intraespecífica en la herbivoría y su impacto en algunos
componentes del éxito reproductivo masculino y femenino de Ipomoea
pauciflora en una selva baja caducifolia.

realizado por José Gumersindo Jorge Sánchez Montoya

con número de cuenta 8955225-8 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Néstor Alberto Mariano Bonigo

Propietario

Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez

Propietario

Dr. Eduardo Morales Guillaumin

Suplente

Biol. Raúl Ernesto Alcalá Martínez

Suplente

M. en C. Luis Alfredo Pérez Jiménez

FACULTAD DE CIENCIAS

U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología



Dra. Patricia Ramos Montoya

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

***La vida te va obligando;
empuja, mueve realmente,
el funcionamiento de tu mente,
de tu sensibilidad,
de todas tus acciones y movimientos.***

Lola Alvarez Bravo.

***A mis padres
Sara y Luis
por su apoyo incondicional***

A mis queridos amigos, que siempre le han dado alegría a mi vida; gracias por su amistad, confianza y cariño. Elsa, Caro, Viki, Eduardo, Mauro y Francisco.

***Antes que nada, quiero decir que este trabajo no sólo es mío,
sino de muchísimas personas, pues todas ellas con su apoyo de
una o de otra forma hicieron posible que este trabajo no
quedase inconcluso;
espero no haberles decepcionado.***

AGRADECIMIENTOS

Agradezco sinceramente a quienes colaboraron conmigo en la elaboración de esta tesis. A mi entrenadores; el Dr. Néstor Mariano y Dr. Rodolfo Dirzo.

A los sinodales, Dr. Eduardo Morales, Biol. Raúl Alcalá y M. en C. Alfredo Pérez por la cuidadosa revisión de la tesis y sus valiosas sugerencias al trabajo.

Mi mas sincero reconocimiento a Betsabé Ruiz, Lucero Sevillano, Martha Palomino, Néstor Mariano, Raúl Alcalá, Armando Aguirre, Juan Carlos González, Nashelly Meneses, Eduardo Cuevas, Mauro Vences, Eduardo Mendoza, Helga Caballero, Nayeli Murueta y Ramón Vezquez por el trabajo conjunto que realizamos en la Sierra de Huautla.

Este estudio es parte de un proyecto sobre el análisis de la herbivoría sobre el éxito reproductivo masculino y femenino, a cargo del Dr. Rodolfo Dirzo y Néstor Mariano, y financiado por el CONACYT (Proyecto N°.0193 P-N). Se agradece el apoyo económico del CONACYT, y del Instituto de Ecología UNAM (vía presupuesto operativo del Dr. Rodolfo Dirzo). El trabajo de campo se llevó a cabo en el "Centro de Educación Ambiental Sierra de Huautla", de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Se agradece el apoyo de esta Institución, y las facilidades otorgadas por el Dr. Oscar Dorado, Director de la misma y del Sr. Reynaldo Castro , por su ayuda en el trabajo de campo. Agradesco tambien a la Dra. Irma Trejo por su ayuda en la elaboración de los gráficos ombrotérmicos. Al Dr. Santiago Zaragoza por la identificación del crisomélido, así como a la M. en C. Guillermina Mungia Sánchez por la

identificación de la planta. A Gisela Sánchez por la elaboración de las ilustraciones. A Raúl Ivan Martínez por su apoyo logístico.

A mis amigos del laboratorio Néstor, Juan Carlos, Raúl, Armando, Eli, Cesar, Lalo, Sergio, Yolanda, Ek, Karina, Laura, Nashelly, Betsa, Martha, Eduardo, Lucero, Helga, Raúl Ivan, Valentina, Fernando, Luis, Paula, Sarita, Ricardo, Verónica y Germán.

A mis amigos de la Facultad; para no arriesgarme a omitir a alguno prefiero no nombrarlos. Sin embargo todos ustedes deben saber que formaron una parte importante de esa etapa de mi vida.

A esta Universidad que me ha dado y que me sigue dando pues como ven me sigue aguantando.

INDICE

INTRODUCCION	1
Interacción planta-herbívoros	1
Herbivoría en selvas tropicales caducifolias	7
Impacto de la herbivoría sobre la adecuación de las plantas en selvas tropicales caducifolias	9
OBJETIVOS	12
MATERIALES Y METODOS	13
Sitio de estudio	13
Especie de estudio	18
Determinación de la intensidad de daño	25
Efecto del vecindario y el tamaño de los árboles sobre la intensidad de daño	27
Efecto de la herbivoría sobre los componentes de la adecuación femenina y masculina	27
Análisis estadísticos	30
RESULTADOS	32
Intensidad de daño y variación intraespecífica en la herbivoría de <i>Ipomoea pauciflora</i>	32
Efecto del vecindario y del tamaño sobre la variación entre árboles en la intensidad de daño	35
Efecto de la herbivoría sobre la adecuación femenina	37
Efecto de la herbivoría sobre la adecuación masculina	45
DISCUSION	47
CONCLUSION	60
LITERATURA CITADA	61

RESUMEN

La herbivoría es una interacción ecológica que afecta negativamente la adecuación de las plantas. En plantas hermafroditas la herbivoría puede afectar tanto la adecuación femenina (disminución del número y tamaño de flores, frutos y semillas) como la masculina (disminución en la producción, tamaño y calidad de polen). La información disponible sobre la interacción planta-herbívoro y sus consecuencias en selvas caducifolias es limitada. En el presente trabajo examino el efecto de la herbivoría sobre una planta predominante de la selva baja caducifolia del sur de México, *Ipomoea pauciflora* (Convolvulaceae). Los objetivos de este trabajo fueron: a) evaluar la variación en los niveles de daño entre plantas; b) analizar la variación interindividual de la herbívora en función del nivel de agregación local y el tamaño de la planta; c) evaluar el efecto de la herbivoría sobre los diferentes componentes de la adecuación masculina y femenina. Para este estudio medí el daño en las hojas de 5 ramas elegidas al azar en 19 árboles. El efecto del vecindario se analizó como la relación entre la distancia promedio de los tres vecinos más cercanos a un árbol focal, y el daño de este. También se midió el tamaño de los individuos y se relacionó con la magnitud de la herbivoría. El éxito reproductivo femenino de las plantas se estimó mediante el número de botones, flores, frutos y el peso de las semillas. La adecuación masculina se estimó indirectamente a través del número de visitas.

Los resultados mostraron que la intensidad de daño varió significativamente entre árboles. Esta variación no fue explicada por la proximidad de árboles, pero sí por el tamaño de los mismos. El número de botones florales, el éxito reproductivo "fruitset" y la producción de frutos disminuyó con el daño. En contraste, la herbivoría no tuvo efectos significativos sobre el peso de las semillas. Un análisis de regresión múltiple mostró que la visita de los polinizadores fue diferente entre días, pero el efecto del número de flores sobre las visitas fue marginalmente significativo. Los resultados indican que además de afectar el éxito reproductivo femenino la herbivoría puede tener efectos indirectos, ya que al afectar el número de flores puede disminuir el número de visitas de los polinizadores y afectar el éxito reproductivo masculino.

INTRODUCCION

Interacción planta-herbívoros

Por su universalidad, la herbivoría es una de las interacciones ecológicas más importantes que se da entre plantas y animales. La herbivoría se define como el consumo de tejidos vegetales vivos (p. ej. hojas, flores, frutos, yemas, tallos, corteza, raíces, madera) por animales (Harper 1977, Crawley 1983) y puede afectar negativamente la sobrevivencia, el crecimiento, la habilidad competitiva y el éxito reproductivo de las plantas (Harper 1969, Crawley 1983, Coley 1986). Este tipo de interacción ecológica involucra una amplia gama de organismos tanto del reino animal como vegetal. Por ejemplo, los animales herbívoros incluyen miembros de numerosos taxa, desde invertebrados de talla pequeña (p. ej. áfidos), hasta vertebrados de gran talla (p. ej., elefantes). A su vez, las plantas que sirven de alimento a estos animales van desde algas hasta angiospermas, incluyendo plantas herbáceas de corta vida (p. ej. algunas hierbas ruderales) y plantas perennes longevas (p. ej. árboles de *Sequoia* spp.). Colectivamente las plantas y animales involucrados en esta relación trófica incluyen no menos del 50% de las especies conocidas de organismos multicelulares (Strong *et al.* 1984).

Los elementos que modulan la dinámica de la interacción planta-herbívoro involucran tres componentes: *i*) la probabilidad de que la planta entre en contacto con el herbívoro; *ii*) la probabilidad de que la planta encontrada sea consumida por

el herbívoro y *iii*) el impacto del herbívoro sobre la planta individual (Dirzo 1984). El primer componente depende de la “apariencia” de la planta (Feeny 1976), la cual está asociada al tamaño, abundancia y persistencia del vegetal, así como del ámbito de búsqueda, la densidad y capacidad sensorial del herbívoro. Si esta probabilidad es mayor a cero (es decir la planta es encontrada por el herbívoro), entonces el sistema se enfrenta al potencial de ataque por el herbívoro. Este segundo componente está determinado por la aceptabilidad a las plantas (defensas y estado nutricional) y la conducta alimenticia del herbívoro (p. ej. mecanismos de desintoxicación y requerimientos nutricionales). Finalmente las consecuencias de la herbivoría dependen del estado fenológico y de desarrollo de la planta que recibe el daño, así como de la calidad y cantidad del tejido consumido, y de la estructura “modular” de la planta (Harper 1977, Marquis 1996).

Más allá de las características individuales de la planta, otro de los factores que puede afectar la interacción planta-herbívoro está asociado a la densidad del recurso para los herbívoros. Esta idea está planteada en la “Hipótesis de la Concentración de Recursos” propuesta por Root (1973), la cual predice que los herbívoros especialistas deberán ser más abundantes en agrupaciones grandes de plantas hospederas, debido a la mayor probabilidad de encontrar recursos y por consecuencia a la menor necesidad de movilización por parte del herbívoro. Esta hipótesis ha sido puesta a prueba en numerosas ocasiones, encontrándose que a mayor concentración del recurso la densidad de herbívoros es mayor y en consecuencia el daño es mayor (Root 1973, Rämert y Ekbohm 1996, Matter 1997, Schellhorn y Sork 1997).

Además de su carácter omnipresente en cualquier comunidad, una de las razones por la cual la herbivoría ha sido ampliamente reconocida en la literatura ecológica es por su impacto sobre el desempeño de las plantas.

Esto se lleva a cabo mediante cuatro posibles vías:

- i) reduciendo la tasa de crecimiento (Marquis 1984).
- ii) afectando la habilidad competitiva (Dirzo 1984).
- iii) disminuyendo la producción de semillas (Marquis 1984).
- iv) incrementando la mortalidad (Jameson 1963, Kulman, 1971, Rockwood 1973, Coley 1983, Dirzo 1984).

Además se reconoce que los herbívoros pueden alterar la arquitectura (Marquis 1996), retrasar o eliminar la reproducción sexual, (Crawley 1983, Whitham *et al.* 1991), modificar la fenología reproductiva (Marquis 1992) e incluso promover cambios en la sexualidad de la planta (Freeman *et al.* 1980). Estos efectos o la combinación de ellos pueden tener, finalmente, un impacto negativo en la adecuación.

Comúnmente los estudios de herbivoría con un énfasis fitocéntrico (ej. Dirzo 1984) se enfocan en investigar los efectos de herbivoría sobre la adecuación femenina, la cual se manifiesta por la disminución del número y tamaño de flores y óvulos. No obstante, el impacto sobre la adecuación masculina también se puede reflejar por la disminución en la producción, tamaño y calidad de polen (Strauss 1997). Sin embargo, son pocos los trabajos que exploran el efecto de la herbivoría sobre los componentes masculinos de la adecuación. Esto es debido en parte, a la

dificultad metodológica para llevar a cabo tales tipos de análisis. En esencia, para su reproducción, muchas plantas dependen de la capacidad de percepción de los polinizadores hacia los caracteres florales (color, morfología y recompensas). Si la herbivoría tiene efectos negativos sobre estos caracteres es predecible un impacto sobre la adecuación no sólo femenina, sino también masculina.

Debido a los efectos negativos de los herbívoros sobre las plantas, los herbívoros tienen el potencial de actuar como agentes selectivos conducentes a la evolución de estrategias adaptativas que permitan a las plantas disminuir los costos y consecuencias de la pérdida de tejidos. Se pueden distinguir dos mecanismos de respuesta hacia la defoliación que son: la tolerancia y la resistencia. El tipo y grado de respuesta al impacto de la herbivoría dependerán de: *i*) la etapa de desarrollo de la planta en que se produzca la herbivoría (Marquis 1992); *ii*) la disponibilidad de recursos para la planta (luz, agua y nutrientes); *iii*) la influencia de los competidores (Lee y Bazzaz 1980, Dirzo 1984, Begon *et al.* 1997).

La tolerancia involucra la capacidad de las plantas para soportar la herbivoría, con efectos mínimos en su crecimiento y reproducción (Rosenthal y Welter 1995). Los mecanismos de tolerancia incluyen ajustes fisiológicos y estructurales, así como la reasignación de recursos dentro de las plantas (Rosenthal y Kotanen, 1994). La tolerancia involucra tanto factores intrínsecos como extrínsecos. Los primeros tienen que ver con características genéticas y del desarrollo ontogenético. En estos casos, la planta puede reflejar la tolerancia en

atributos tales como la capacidad de almacenar nutrientes, flexibilidad en la tasa fotosintética, patrones de asignación de recursos, toma de nutrientes del ambiente y plasticidad en la arquitectura de la planta (Rosenthal y Kotanen 1994, Rosenthal y Welter 1995). Por otra parte los factores extrínsecos se refieren a las interacciones de la planta con el medio biótico y abiótico. Estas incluyen la disponibilidad de nutrientes en el ambiente y el tipo de herbivoría que recibe la planta (cantidad y calidad) (Rosenthal y Kotanen 1994, Rosenthal y Welter 1995).

Por otro lado, la resistencia se refiere a la existencia de características de la planta que reducen el consumo por parte de los herbívoros (Strauss y Agrawal 1999). Esto implica que en este caso las plantas despliegan atributos que repelen o afectan negativamente a los herbívoros (Rosenthal y Kotanen 1994). Dentro de la resistencia, existen tres grupos de mecanismos comúnmente utilizados en el reino vegetal (Coley 1983). Estos mecanismos son mecánicos (Gilbert 1971), biológicos (Hölldobler y Wilson 1991; Huxley 1991) y químicos (Harborne 1997, Rosenthal y Janzen 1979). Ejemplo de los mecánicos son las resinas y savias lechosas que atrapan y engoman las mandíbulas de los insectos; espinas que evitan que los herbívoros alcancen el tejido de las hojas; y tricomas que reducen la ovoposición y la movilidad de los herbívoros (Gilbert 1971). Las defensas biológicas que son generalmente asociaciones mutualistas donde una especie animal, típicamente hormigas, repele el ataque por herbívoros. Ejemplos notables de defensa biótica son las asociaciones entre *Cecropia* spp. y *Azteca* spp. (Frías 1996) y entre *Acacia* spp. y *Pseudomyrmex* spp. (Janzen 1969). Finalmente, las defensas químicas tienen una acción directa al inhibir o repeler el consumo del

tejido vegetal o restarle calidad nutricional a la planta, o afectar el desempeño de los herbívoros a través de metabolitos secundarios (Rosenthal y Janzen 1979).

Los estudios de tolerancia a la herbivoría se han concentrado en las plantas herbáceas debido en parte al supuesto implícito de que las leñosas exhiben una menor capacidad de recuperación. Sin embargo, la tolerancia puede ser un mecanismo de defensa importante para los árboles debido a que por su tamaño y larga vida son más aparentes para los herbívoros y sus sistemas de defensas no podrían excluirlos totalmente. Las diferencias aparentes en potencial de recuperación entre plantas herbáceas y leñosas probablemente es más una consecuencia de las diferencias entre ambos tipos de planta en arquitectura modular, longevidad y el tipo de herbívoros comúnmente asociados a ellas que un indicio de diferencias inherentes en su habilidad compensatoria (Haukioja y Koricheva 2000).

La información disponible sobre las interacciones planta-herbívoro se basa fundamentalmente en estudios de zonas templadas y en estudios de selvas tropicales húmedas (Crawley 1983). En contraste, la información disponible en el estudio de las interacciones planta herbívoro en selvas tropicales estacionales (p. ej. la selva baja caducifolia) son bastante limitados. La única revisión disponible (Dirzo y Domínguez 1995) hace evidente esta situación. En particular, la información es aún más limitada desde el punto de vista fitocéntrico. A continuación destaco los aspectos más importantes sobre la información disponible para el caso de la herbivoría en selvas tropicales secas.

Herbivoría en selvas tropicales caducifolias

La característica más sobresaliente de la selva baja caducifolia es la estacionalidad. Esta característica determina una distribución desigual de la precipitación a lo largo del año (lluvias y secas). Existiendo una notable variación interanual en las condiciones climáticas (Filip *et al.* 1995).

La estacionalidad ocasiona una modificación considerable en la disponibilidad de los recursos necesarios para el crecimiento de las plantas y sus herbívoros. Esto impone, en la mayoría de las especies de plantas de estos hábitats, un ritmo estacional de producción de hojas, lo cual implica que el recurso necesario para los herbívoros consumidores de follaje sólo se encuentra disponible durante un período restringido del año (Opler *et al.* 1976, Reich y Berchert 1984). Por este motivo la herbivoría puede ser especialmente importante en este tipo de ecosistema, por lo que es de esperarse que esta dinámica genere patrones ecológicos y evolutivos característicos de estos ambientes.

Son pocos los trabajos donde se han medido los niveles de herbivoría en este tipo de selva. En la selva seca de Palo Verde, Costa Rica, el nivel de daño encontrado en una muestra de varias especies oscila entre 0 y 16%. En otra localidad de la misma región, los valores corresponden a 1-12%. En la selva de Chamela, México, la magnitud promedio de la herbivoría foliar es de 17% (Dirzo y Domínguez 1995). Dicho valor representa un porcentaje alto, comparado con el observado en los ecosistemas tropicales húmedos, cuyo promedio es cercano al

10% (Dirzo 1987, Coley 1998). En una revisión reciente que compara los niveles de herbivoría en los diferentes tipos de ecosistemas tropicales, se encontró que las tasas de herbivoría de las selvas tropicales secas son en promedio 14.2% (Coley y Barone 1996). Este valor es exactamente el doble del estimado para los bosques templados (7.1%), y es ligeramente superior al calculado para las especies tolerantes a la sombra (i. e., las menos dañadas) de las selvas tropicales húmedas (11.1%). En contraste, el valor promedio de la tasa de daño en las plantas de las selvas tropicales secas es tres veces menor al promedio calculado para las especies pioneras, demandantes de luz, de las selvas tropicales húmedas (48%). En suma, los valores conocidos para las plantas de las selvas tropicales secas son de los más altos, y sólo son menores a los de las especies tropicales pioneras de rápido crecimiento, en las cuales se han registrado las mayores tasas de herbivoría (Coley y Barone 1996).

En cuanto a la variación temporal, además se ha encontrado que existe una gran variación en los niveles de herbivoría dentro de la misma estación lluviosa (Filip *et al.* 1995). En un estudio detallado en Chamela se encontró que las tasas de herbivoría, calculadas para un número representativo de especies, son considerablemente mayores al principio de la estación lluviosa que en la parte tardía de la estación. Se ha sugerido que dicho patrón pudiera estar explicado por un cambio en las características químicas, defensivas y nutricionales del follaje a lo largo de la estación (Dirzo y Domínguez 1995). Sin embargo, la información disponible sobre las características del follaje de estas selvas, además de limitada, no es consistente. Por otra parte, también se ha especulado que la abundancia de

los enemigos naturales de los herbívoros, la cual se incrementa a medida que progresa la estación de lluvias, pudiera ser la responsable del patrón observado en la variación intraestacional en la herbivoría (Filip *et al.*, 1995).

Se ha observado que los árboles que producen las hojas más tarde durante la estación de lluvia sufren significativamente más daño, debido a una mayor densidad de fitófagos. En cambio las especies que producen sus hojas antes del inicio de las lluvias presentan menos daño (Murali y Sukumar 1993). Con base en este tipo de observaciones se ha argumentado que como consecuencia del impacto de los herbívoros algunas plantas de la selva seca presentan un adelanto fenológico como una estrategia de escape a la herbivoría (Brown 1985, Murali y Sukumar 1993).

Impacto de la herbivoría sobre la adecuación de las plantas en selvas tropicales caducifolias

Anteriormente se mencionó cómo la herbivoría puede afectar la adecuación de las plantas. Si bien existe información al respecto en el caso de algunas plantas de zonas templadas (Dirzo 1984), y algunas de selvas tropicales húmedas (Marquis 1984), son pocos los trabajos realizados para examinar este efecto con plantas de la selva tropical seca. Domínguez y Dirzo (1994) sometieron plantas de *Erythroxylum havanense* (Erythroxylaceae) a tres niveles de defoliación artificial (0%, 25%, y 100%). Los resultados mostraron que en las plantas de mayor defoliación la producción de frutos se redujo tres veces con respecto a las plantas

testigo. También se observó que en el tratamiento de defoliación total el tiempo de maduración de los frutos se modificó marcadamente. Los frutos de las plantas severamente defoliadas lograron alcanzar la madurez sólo con una nueva cosecha de hojas de la estación siguiente. Un hallazgo notable de este estudio fue que la herbivoría puede impactar el desempeño reproductivo de las plantas en la misma estación, así como en la estación siguiente. Mientras que algunas variables se afectaron en la misma estación en que ocurrió el pulso de herbivoría simulada, el impacto en la maduración de los frutos no se hizo evidente sino hasta el próximo año. En un estudio con *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae) se evaluó el efecto de la herbivoría y la deficiencia de fósforo en el suelo sobre la producción de semillas (Parra 1995), sea encontró que en los árboles sin herbivoría y con nutrientes abundantes en el suelo tuvieron en promedio semillas más pesadas (en un 22%). Al segundo año del estudio hubo un incremento del 400% en el número de inflorescencias y flores en las plantas fertilizadas, sin embargo no se observó ningún efecto en la producción de semillas.

Estos estudios revelan que en los casos en que la herbivoría es de gran intensidad, el impacto sobre el desempeño reproductivo y/o vegetativo de algunas plantas se ve afectado significativamente. Dada la frecuencia con que ocurren episodios de herbivoría intensa en algunas plantas de la selva seca (Filip *et al.*, 1995) es de interés analizar los detalles de las consecuencias de la variación interindividual en la herbivoría en diversas especies de este ecosistema.

Con el fin de contribuir en el conocimiento en este campo, en la presente tesis examiné el efecto de herbívoros sobre una planta predominante de la selva baja caducifolia del sur de México. La especie de interés, *Ipomoea pauciflora* Mart. & Gal. (Convolvulaceae) (el "cazahuate"), es una de las más abundantes y conspicuas en la selva de Huautla, Morelos. En esta zona el cazahuate crece en parches de abundancia local variable. Además, la planta muestra variación en la intensidad de daño de un escarabajo (Chrysomelidae) estenófago, aparentemente restringido a especies de este género. Específicamente intenté examinar las siguientes preguntas:

- 1- ¿Cómo es la variación interindividual en los niveles de daño entre árboles de esta especie en la población de Huautla?
- 2- Con base en la hipótesis de la concentración de recursos (Root 1973), ¿cómo varía la magnitud de la herbivoría en función de la intensidad de la agregación local y el tamaño de árboles de esta especie?
- 3- Si existe variación interindividual, ¿en qué medida dicha variación se correlaciona con algunas variables del éxito reproductivo masculino (visitas de los polinizadores) y femenino (producción de frutos y semillas) de las plantas?

OBJETIVOS

- 1.- Determinar cómo es la variación en los niveles de daño entre árboles de *Ipomoea pauciflora* en la población estudiada.
- 2.- Determinar cómo varía la magnitud de la herbivoría en función de la agregación local y el tamaño de los árboles de *I. pauciflora*.
- 3.-Evaluar el efecto de la herbivoría sobre diferentes componentes de la adecuación femenina y masculina de *I. pauciflora* en una selva baja caducifolia.

MATERIAL Y METODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en el Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla (C.E.A.M.I.S.H) de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, ubicado dentro de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos. Se localiza a los 18° 28' Norte, 99° 02' Oeste y 940 ms.n.m. (Fig. 1).

La reserva está en una área ocupada por tres provincias fisiográficas: la parte oriente y una porción importante del sur que se halla dentro del Eje Neovolcánico, en la subprovincia del Sur de Puebla. La zona occidental pertenece a la Sierra Madre del Sur, subprovincia de los Lagos y Volcanes del Anáhuac, en la cual se aprecian lomeríos intrincados y mesetas pequeñas con altitudes de los 900 a los 1,400 ms.n.m. Hidrológicamente pertenece a la Cuenca del Río Balsas, ocupando el extremo austral de la subcuenca del Río Amacuzac.

En la parte sur del Estado de Morelos, en general, se presenta el clima Awo"(w)(i)g, que corresponde a un clima cálido subhúmedo, siendo el más seco de los subhúmedos (García 1988).

La precipitación es del orden de 1199.3 milímetros anuales y se manifiesta durante el verano, entre mayo y principios de octubre (ver Fig. 2). Los picos

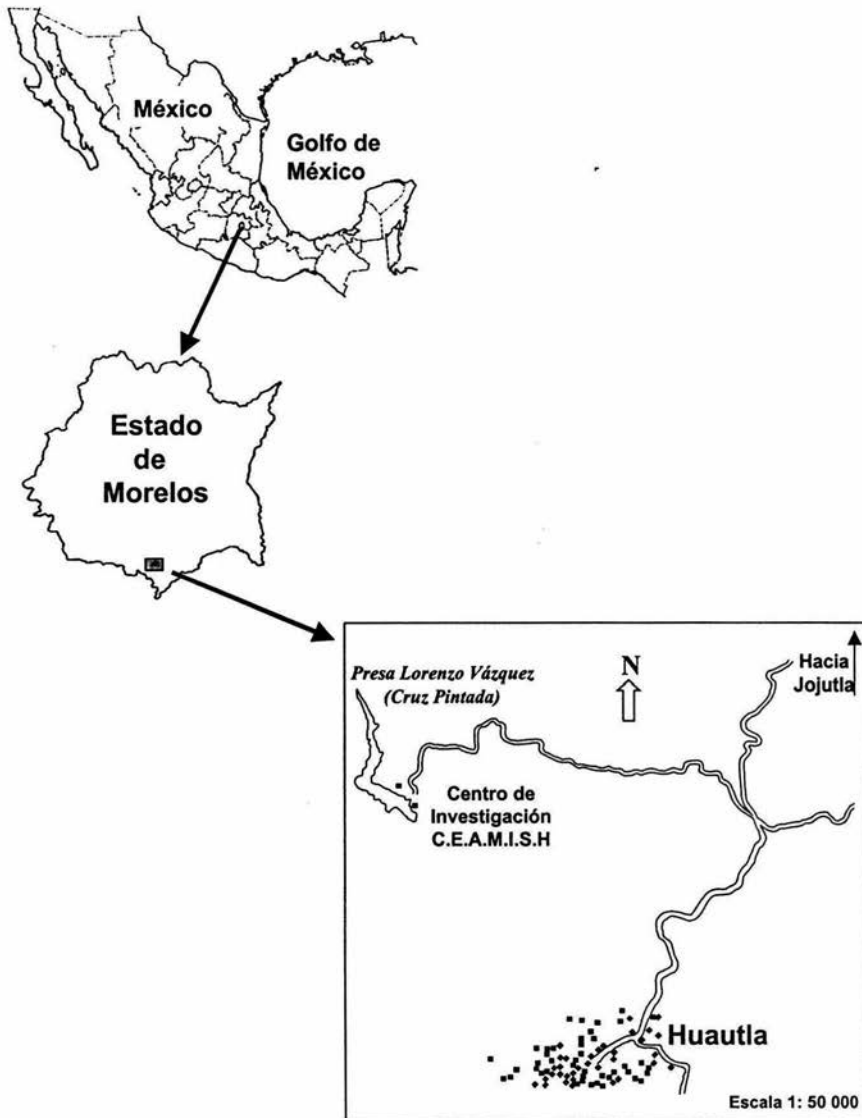


Figura 1. Ubicación geográfica de la zona de estudio, en los alrededores del Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla (C.E.A.M.I.S.H) en el Estado de Morelos, México.

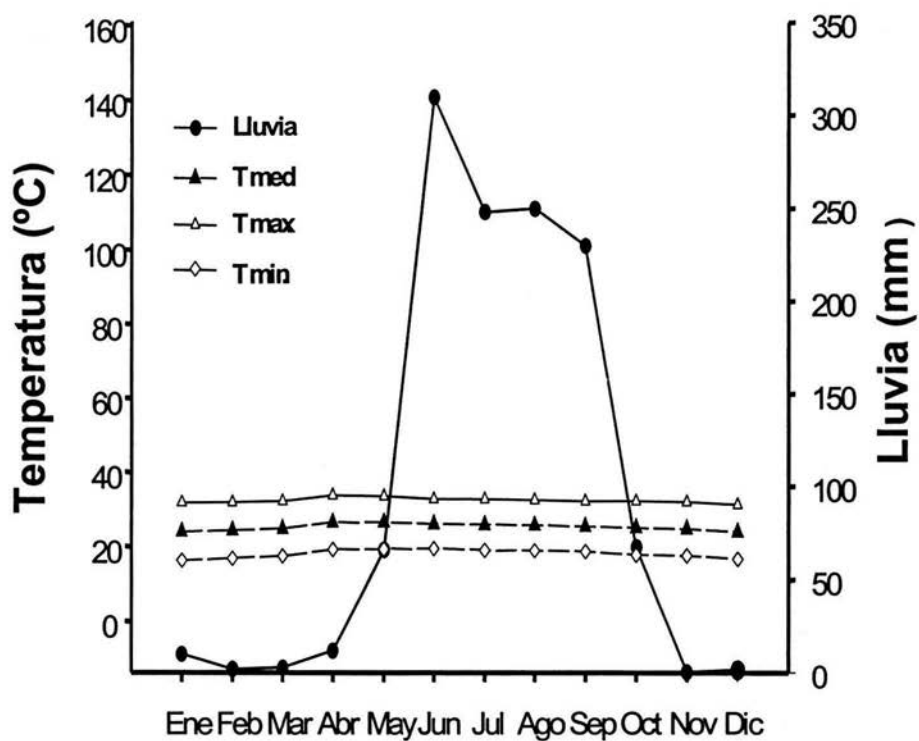


Figura 2. Diagrama ombrotérmico correspondiente a la estación climatológica de Huautla, Morelos.

máximos de precipitación se presentan desde junio y septiembre. La precipitación en el área de la reserva se presenta en forma de aguaceros o tormentas. En el mes de julio, por la formación de *cumulo nimbo*s, suelen presentarse lluvias intensas, de hasta 80 mm, las cuales a veces son acompañados por granizadas.

En la reserva se encuentra una variedad considerable de rocas ígneas y sedimentarias. Las rocas más antiguas son las sedimentarias, las cuales datan del Cretácico Inferior, litológicamente clasificadas como calizas y depósitos marinos interestratificados de areniscas y lutitas del Cretácico Superior. Por otro lado, las estructuras más notables y más abundantes son las rocas ígneas, las cuales datan del Oligoceno-Mioceno. En su composición existen derrames de andesitas, riolitas, tobas y brechas.

Los tipos de suelo dominantes en el área de la reserva son: Faeozem háplico, Regosol éutrico y en los cuerpos montañosos se manifiesta el Litosol (SPP 1981).

El tipo de vegetación que caracteriza a esta región corresponde a la selva baja caducifolia (SBC; Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963) o bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978), y se encuentra en altitudes que van desde los 800 a los 1,800 ms.n.m. Las características fisonómicas principales de la selva baja caducifolia residen en su marcada estacionalidad climática, la cual determina que la mayor parte de las especies vegetales pierdan sus hojas por periodos de cinco a siete meses, en la época seca del año. Los árboles en general presentan un

tamaño reducido, siendo normalmente de 4 a 10 m. de altura. Sin embargo, en la región también se encuentran algunas áreas con selva mediana subcaducifolia en las cañadas. Además en las partes altas de las sierras se presentan encinos y un pequeño manchón de pinos (CEAMISH-INE 1998).

Existen varias especies que dominan el paisaje, siendo las más comunes *Conzattia multiflora*, *Lysiloma acapulcensis*, *L. divaricata* (Fabaceae) y varias especies de los géneros *Bursera* (Burseraceae) y *Ceiba* (Bombacaceae). Un elevado número de las especies vegetales presenta exudados resinosos o laticíferos. En las zonas alteradas se establecen asociaciones de vegetación secundaria formadas principalmente por arbustos espinosos mimosoideos (Fabaceae), con especies tales como *Acacia farnesiana*, *A. cochliacantha*, *A. pennatula*, *A. bilimekii*, *Mimosa polyantha*, *M. benthamii*, *Pithecellobium acatlens*, y *Prosopis laevigata*, entre otras (CEAMISH-INE 1998).

Dentro de la composición florística de las selvas bajas resalta la presencia de algunos grupos con adaptaciones para fotosintetizar y/o crecer en la estación seca, tales como Rhamnaceae, Convolvulaceae, Bignoniaceae, Boraginaceae, Rutaceae, Verbenaceae, Euphorbiaceae, Leguminosae, Burseraceae, Cactaceae y Capparidaceae, así como la presencia de especies con tejidos suculentos en plantas de familias como Anacardiaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Caricaceae, Cochlospermaceae, Convolvulaceae, Euphorbiaceae y Leguminosae. Algunas especies con estas características que se encuentran en estas selvas son

Bursera spp., *Capparis incana*, *Pseudobombax ellipticum*, *Cochlospermum vitifolium* e *Ipomoea* spp (Trejo 1998).

En la Sierra de Huautla se pueden encontrar manchones extensos de SBC en buen estado de conservación. Sin embargo en el área circundante a las instalaciones del CEAMISH la vegetación se encuentra profundamente alterada. Al parecer en esta zona se establecieron potreros para la ganadería vacuna, los cuales se mantuvieron hasta finales de la década de los años 30 (R. Dirzo, com. pers.). Por lo tanto la vegetación de esta zona constituye un mosaico de regeneración secundaria, con zonas activamente utilizadas para los potreros de ganado vacuno y árboles remanentes de la vegetación original (R. Dirzo, com. pers.).

Especie de estudio

La familia Convolvulaceae, a la cual pertenece la especie de estudio, está formada por alrededor de 1400 especies, cuyos rasgos principales son: flores actinomorfas, gamopétalas, con uno o dos estilos, frutos capsulares y semillas con desarrollo del endospermo de tipo nucelar, cotiledones con pliegues y en muchos casos, presencia de alcaloides ergólicos (McDonald, 1991).

Las especies de la familia Convolvulaceae están ampliamente distribuidas en las regiones tropicales y otros pocos taxa de esta familia se encuentran también en zonas templadas de los hemisferios norte y sur. La forma de vida más

común es la herbácea o la arbustiva, aunque también se encuentran especies de hábito arbóreo y trepadoras leñosas.

En México están representadas aproximadamente 217 especies que pertenecen a 15 o 17 géneros de los aproximadamente 40 que forman a la familia. El mayor número de especies pertenece al género *Ipomoea*. En nuestro país se establecen aproximadamente 144 especies de este género (McDonald, 1991). Se calcula que aproximadamente 80% de las secciones y series del género presentes en México son endémicas o al menos de origen mexicano, y la mayoría se encuentran en los bosques tropicales deciduos (McDonald 1991).

La mayoría de las especies de género *Ipomoea* son polinizadas por diferentes especies de abejas, mariposas, esfíngidos, murciélagos y colibríes (McDonald 1991, Chemás 1992). Existen pocos géneros donde no hay producción de néctar floral (Chemás 1992).

Las *Ipomoea* de las series *Arborescentes* (McDonald1991) también tienen sus representantes en México. Estas, además de presentar un tallo leñoso y hábito arborescente, se caracterizan por tener flores blancas o amarillas, sépalos coriáceos, frutos dehiscentes y semillas con largos tricomas marginales.

La clasificación de la especie de este estudio es la siguiente:

Familia Convolvulaceae

Subfamilia Ipomoeae

Género *Ipomoea*

Subgénero *Eriospermum*

Sección *Eriospermum*

Serie *Arborescentes* (Choisy) Austin 1979.

Ipomoea arborescens (Humb. et Bonp. ex Willd) G. Don

Ipomoea chilopsidis Standley

Ipomoea intrapilosa Rose

Ipomoea murucoides Roem. et Schult.

Ipomoea pauciflora Mart & Gal. ssp. *pauciflora*

Ipomoea populina House

Ipomoea praecana Huse

Ipomoea teotitlanica McPherson

Ipomoea wolcottiana Rose ssp. *wolcottiana*

Esta clasificación difiere de la propuesta de McPherson (1981) porque incluye a *I. cuernavacensis* House, especie al parecer endémica de Cuernavaca, México y, cuando este autor menciona el número de especies de *Ipomoea* arbóreas en el mundo, no incluye a *I. pulcherrima* Van Ooststroom, especie que se encuentra en Perú (ver McDonald 1991, Murguía 1995).

Historia natural de *Ipomoea pauciflora*

Esta especie se distribuye a lo largo de la costa occidental de México, abarcando desde el estado de Michoacán hasta el estado de Chiapas, con algunas poblaciones distribuidas hacia el centro de México, en los estados de Puebla y

Morelos (Carranza *et al.* 1998). Llega a encontrarse hasta Guatemala, Honduras y Nicaragua (Standley y Williams 1970), en zonas de selva baja caducifolia.

I. pauciflora es una planta colonizadora de hábitats perturbados. Las especies con este hábito de vida son frecuentemente autocompatibles, con lo cual garantizan la producción de semillas en localidades nuevas (Baker y Hurd 1968, Chemás 1992). Esta especie puede alcanzar una altura de 4m. Su tronco generalmente es robusto y torcido (Fig. 3 A), con numerosas ramas ascendentes y horizontales y copa redondeada. La madera es suave pues presenta un crecimiento secundario anómalo (McDonald, 1992).

Sus hojas están dispuestas en espiral o más comúnmente aglomeradas en ramas cortas; con láminas simples de 10 x 5 a 15 x 9 cm, ovadas, con el margen entero, ápice acuminado, base truncada o ligeramente corta; de color verde opaco en la haz, y verde grisáceo en el envés, ligeramente escamosas cuando jóvenes, tornándose glabras rápidamente. Los pecíolos son de 5 a 9 cm de largo, glabros.

La época de foliación ocurre en la temporada de lluvias (junio-noviembre). Durante este periodo las plantas mantienen sus hojas verdes (Fig. 3 B). Su floración se inicia en el mes de noviembre, pero se pueden encontrar algunos árboles con flores hasta el mes de enero. Cuando inicia la floración, las hojas de los árboles empiezan a caerse, quedando totalmente sin hojas. Esto coincide con la temporada de secas. Las semillas maduran en los meses de enero a febrero (Murguía 1995).



(A)



(B)



(C)



(D)

Figura 3. Ilustraciones de *Ipomoea pauciflora* que muestran: (A) árbol en la temporada de secas en el sitio de estudio; (B) daño foliar en ramas; (C) adultos de *Phytodectoidea quatuordecimpunctata*; (D) larvas agrupadas consumiendo hojas.

Las flores de *I. pauciflora* son perfectas, gamopétalas, de corolas blancas y presentan cinco anteras, estigmas bicilíndricos (5.0 x 2.5 mm) (Fig.4 A). El androceo y gineceo son pequeños (1.70 cm y 1.59 cm, respectivamente). El grano de polen tiene un diámetro pequeño (74.3 a 79.4 micrómetros) (Murguía 1995).

El tiempo aproximado de maduración de las semillas es de cuatro meses, desde la polinización y hasta el momento de su dispersión (Murguía 1995) (Fig. 4 B y C). En este periodo las semillas están expuestas al ataque de insectos depredadores que pueden destruir parcial o totalmente las semillas. El daño se localiza generalmente en la porción media de la arista interna (recta) de las semillas.

En la zona de estudio el herbívoro predominante en esta planta es un Crisomélido (*Phytodectoidea quatuordecimpunctata* Boheman, 1854), el cual también está presente en *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae). Ambas especies reciben fuertes defoliaciones. Los escarabajos colocan masas de huevecillos en el envés de las hojas y sus larvas agrupadas consumen el tejido. Los adultos son los que causan más daño (Fig. 3 C y D). Este herbívoro a su vez es depredado por la avispa *Stiretrus caeruleus* Distant (Asopinae: Pentatomidae. Hemiptera) (Noguera 1988).



Figura 4. Ilustraciones de la fase reproductiva de *Ipomoea pauciflora* que muestran: (A) botones florales y flores; (B) frutos; (C) semillas maduras con tricomas en fase de dispersión.

Determinación de la intensidad de daño

Al final de la temporada de lluvias (mediados del mes de septiembre de 1999), localicé una población de árboles de *Ipomoea pauciflora* ubicada en un sitio con características homogéneas de pendiente. En este sitio, se numeraron 50 árboles de talla pequeña a media. Los escasos árboles de más de 6 m. de alto que integraban la población fueron descartados por la imposibilidad de acceso a sus ramas. Posteriormente, de este grupo de árboles se eligieron 19 al azar.

La intensidad de herbivoría en los árboles de *I. pauciflora* se determinó a través de un censo instantáneo del daño foliar de una muestra de ramas formadas en la temporada de crecimiento anterior. En cada árbol se eligieron cinco ramas al azar. Para ello se sortearon las ramas de cada orden de ramificación a partir del tronco, en sentido ascendente, hasta llegar a las ramas con hojas. Si la rama sorteada era accesible por su altura, era seleccionada; si no, se volvía a sortear. Este proceso se repetía hasta obtener todas las ramas dentro del rango de altura máxima de las escaleras disponibles, más la altura del observador (aproximadamente 4 metros). Dada la fragilidad de las ramas de esta especie no fue posible acceder a las ramas más altas con otra metodología (como treparse al árbol o usar cuerdas de ascenso). Todas las ramas seleccionadas fueron marcadas con cinta "flagging" y un código de identificación. De estas ramas se midió el daño foliar en todas las hojas a través de un método no destructivo. Para ello se superpuso sobre cada hoja una rejilla de puntos (equidistantes en 5 mm) dispuestos sobre un acetato transparente, y se contó el número de puntos que

coincidían sobre las áreas dañadas de la hoja. Además se midió la longitud de la hoja, lo que permitió estimar el área foliar total mediante una regresión lineal sin necesidad de contar todos los puntos con el acetato.

Para obtener el modelo de regresión, previamente se colectaron 94 hojas tratando de abarcar toda la gama de variación en el tamaño observada en la población de árboles. Posteriormente en el laboratorio se midió el área foliar, la longitud y el ancho de cada hoja, con un medidor de área foliar (Delta-T Devices, Cambridge, Inglaterra).

El ajuste del modelo de regresión entre área foliar y longitud fue altamente significativo y se definió por la siguiente ecuación:

$$\text{Area calculada} = 2.14878 \bullet (\log \text{ de la longitud}) - 1.851; [(F = 2745.04; \\ P = 0.0001; r^2 = 0.97)]$$

Para calcular el porcentaje de daño de una hoja se aplicó la siguiente fórmula:

$$\% \text{daño} = a \times \frac{b}{25} \times 100$$

donde:

a: número de puntos contados sobre áreas dañadas de las hojas.

b: área foliar en mm (estimada a partir de la regresión).

Efecto del vecindario y el tamaño de los árboles sobre la intensidad de daño

Para saber si había una relación entre la intensidad de daño foliar y la distribución espacial se midió la distancia de los tres vecinos coespecíficos más cercanos al árbol focal y se calculó un índice de agregación (promedio de las tres distancias). También se midió el diámetro a la base del tronco y la altura para investigar si existe una relación entre el tamaño y la herbivoría de los individuos. Con estas variables se calculó un índice de tamaño a partir de la suma del diámetro y la altura [previa estandarización de la media y la varianza para eliminar problemas con las diferencias de escalas de medición (p. 191, Philippi 1993)].

Efecto de la herbivoría sobre los componentes de la adecuación femenina y masculina

El efecto de la herbivoría sobre la adecuación total de la planta se midió a través de sus consecuencias sobre varios componentes de la adecuación femenina y masculina. Como componentes comunes de ambas funciones se midieron la producción de botones florales y el número de flores. También se determinó el número frutos y el peso de las semillas como componentes de la función femenina y el número de visitantes florales como un estimador indirecto de la adecuación masculina (Stanton et al. 1989, Bertin 1988). Si bien las visitas a las flores puede afectar tanto la adecuación masculina como la femenina, los antecedentes indican que se requiere un número mayor de visitas para exportar todo el polen (i. e., adecuación masculina) que el número requerido para fertilizar todos los óvulos (i.

e., adecuación femenina) (Aizen y Basilio 1998). Esto permite suponer que las visitas son un componente de mayor importancia para la adecuación masculina.

Botones florales

Para determinar el efecto de la herbivoría sobre la producción de botones florales, utilice los mismos árboles a los que se les había medido el daño foliar. En estas plantas se contó el número total de botones en ramas seleccionadas al azar (distintas a las utilizadas para estimar daño). Este conteo se realizó una sola vez durante el estudio. Los datos se analizaron con una regresión múltiple utilizando el daño promedio por árbol y el tamaño del árbol como variables explicativas del número de botones. Los datos de número de botones fueron transformados mediante el logaritmo natural para cumplir con los supuestos de normalidad.

Número de flores

Otro componente utilizado para estimar la adecuación femenina fue la producción de flores. El censo de las flores se hizo con una muestra de nueve árboles a los que también se les había medido daño, tamaño y número de botones florales. En estos árboles registré el número total de flores abiertas en dos días consecutivos, y usé el promedio de las flores abiertas en los dos días como variable de respuesta. Los datos del número de flores fueron transformados a logaritmo natural para cumplir con los supuestos de normalidad.

Producción de frutos

En el mes de febrero se registró el número de frutos (maduros o no). El censo se hizo sobre las ramas para las que ya se tenían los datos del número de botones florales. Esta información me permitió estimar si hay efecto del daño en esta etapa reproductiva. Después de ser identificados, los frutos fueron embolsados para evitar su pérdida en la etapa de maduración. La mayoría de los frutos maduraron en el mes de marzo. Los datos se transformaron a logaritmo natural para cumplir con los supuestos de normalidad.

Peso de las semillas

Inicialmente se pretendió tomar el peso promedio de las semillas por fruto, pero debido al carácter anemócoro de las semillas, éstas se salieron de la cápsula y fue imposible conservar la identidad de las semillas por fruto. Sin embargo se tomó el peso promedio de semillas por árbol, pesando éstas en una balanza analítica Scientech. Los tricomas fueron removidos antes de medición para estandarizar el peso.

Número de vistas

El número de visitas por árbol se determinó en la tercera semana de noviembre (1999). Para esta parte del estudio no se usaron todos los árboles de los que se conocía la herbivoría, pues no se contaba con recursos humanos necesarios para

este trabajo. Cuatro observadores registraron las visitas en una muestra de doce árboles. Los datos tomados para cada árbol fueron tiempo de permanencia, y número de visitas por flor. Cada observador trabajó con tres árboles durante dos días consecutivos. El registro de las vistas se hizo en periodos de 15 minutos de observación y cinco minutos de descanso por árbol. El periodo de observación abarcó de las 07:00 hrs. a las 17:00 hrs. En cada árbol se observaron entre 1-20 flores focales dependiendo de la disponibilidad y facilidad de observación de éstas. En árboles que presentaban muchas flores, se eligieron tres ramas, las cuales pudieran ser observadas desde un mismo punto. La distancia de observación no fue mayor de tres metros. Las flores observadas no pertenecían a las ramas en las cuales se censó el número de botones florales.

Análisis estadístico

Todos los análisis estadísticos fueron realizados con JMP (ver. 3.2.1, SAS Institute 1989-1997). Para evaluar la variación intraespecífica en los niveles de daño realicé una prueba de ANOVA de una vía. Para analizar las relaciones entre el nivel de daño y el vecindario, el tamaño del árbol y los componentes de la adecuación utilicé regresiones simples. Para ver el efecto del daño sobre el número de botones se utilizó una regresión múltiple que incluyó el tamaño del árbol como variable independiente. El efecto del número de flores sobre las visitas se analizó con un ANCOVA que incluyó el día como factor.

A cada una de las variables les verifiqué los supuestos de distribución normal del error mediante inspección visual de la distribución de los errores en relación a los valores estimados. También verifiqué si los errores se ajustaban a una distribución normal (prueba de Shapiro-Wilk). Cuando fue necesario realicé transformaciones para cumplir los supuestos de normalidad.

El extenso periodo de floración de las plantas impidió que se pudiera censar las visitas de los polinizadores durante todo el tiempo. Por lo anterior, para determinar las consecuencias de la herbívora sobre los componentes de adecuación masculina a través de las visitas se observó si los polinizadores respondían al número de flores por árbol. Este resultado se relacionó posteriormente con el efecto del daño sobre la producción de flores para finalmente, a partir de ambos análisis, interpretar las consecuencias del daño sobre las visitas de los polinizadores. Para determinar si la visita de los polinizadores respondía al número de flores por planta realicé un análisis de covarianza mediante un modelo lineal con el día como variable categórica y el número de flores como variable continua.

RESULTADOS

Intensidad de daño y variación intraespecífica en la herbivoría de *Ipomoea pauciflora*

A mediados de la temporada de foliación los árboles mostraron intenso daño foliar provocado por *Phytodectoidea quatuordecimpunctata*. El porcentaje promedio (\pm EE) de daño de la población fue de 26.84 ± 0.416 ($N = 19$). La intensidad de daño fue variable entre árboles (ANOVA; $F = 2.5894$; $P = 0.002$; Fig. 5). El análisis de frecuencias mostró que el nivel de daño entre árboles se distribuyó como una normal (Fig. 6A) ($W = 0.96$; $p > 0.6022$). El análisis de la distribución de frecuencias del daño por hojas muestra una función lognormal característico de numerosas especies de plantas (Fig. 6B). Esto indica que el mayor número de hojas estuvo comprendida en la categoría de 0-10% de daño y muy pocas hojas presentaron daños superiores al 90%.

Además de la variación del daño, hubo diferencias en el tipo de daño. Los crisomélidos completan su ciclo biológico en las plantas a partir de los huevos ovipositados en las hojas de *I. pauciflora*, ocasionando diferentes tipos de daño según sean producidos por larvas o adultos. Las larvas se alimentan en grupos que comienzan a consumir el tejido más blando que se encuentra entre las nervaduras del envés de las hojas. El tipo de daño que producen es de esqueletonización. Este daño se extiende en la planta por migración de las larvas

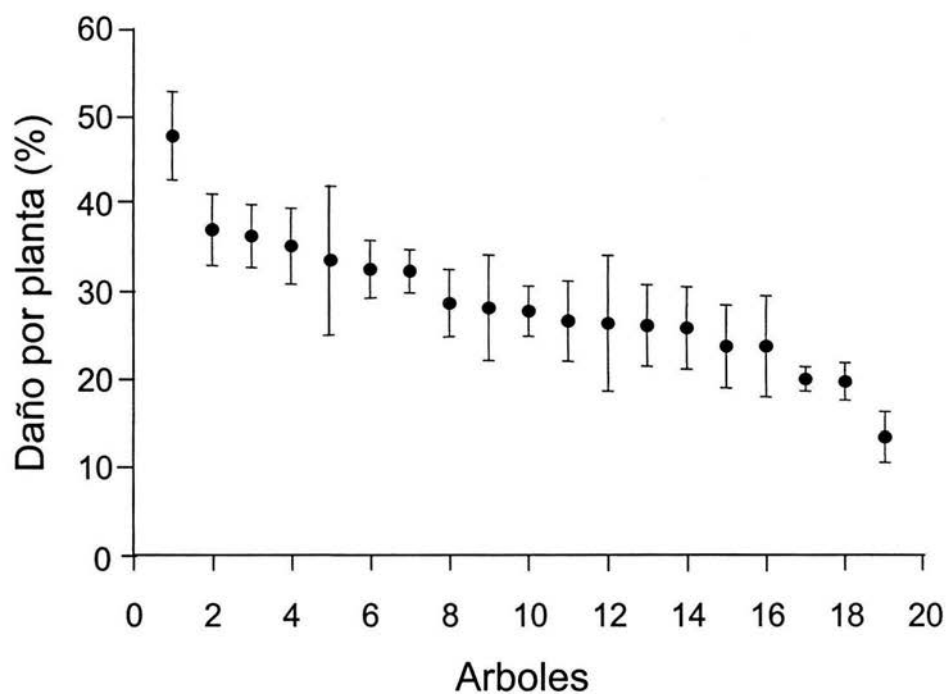


Figura 5. Variación intraespecífica en los porcentajes de área foliar dañada de *Ipomoea pauciflora*. Los datos fueron ordenados en orden decreciente y corresponden al promedio \pm EE por planta.

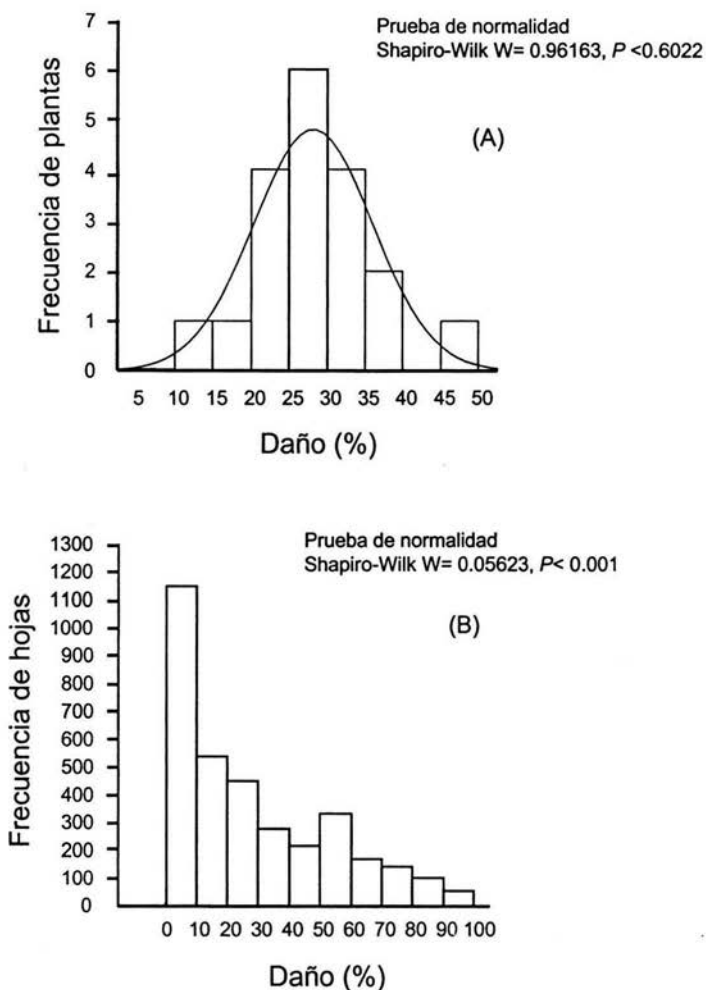


Fig. 6. Distribución de daño en *Ipomoea pauciflora*. A. Distribución de plantas en categorías de daño. La línea continua corresponde al ajuste de una función normal. B. Distribución de frecuencia de hojas en categorías de daño. El eje de las x indica el límite superior de las categorías de daño. Las barras representan las frecuencias observadas.

hacia las hojas vecinas, generalmente a través de hojas sobrepuestas, o pasando por el peciolo al tallo y de éste a las hojas más cercanas. En contraste a este patrón, el daño provocado por los adultos se caracteriza porque las hojas muestran perforaciones, quedando únicamente la nervadura con restos de tejido internerval. En el período observado (16-20 de septiembre) la mayor defoliación fue provocada por los crisomelidos adultos. Es probable que este daño fue producido por el pico de la población de crisomelidos, a juzgar por el hecho de que en la siguiente visita de campo (última semana de septiembre) la población declinó sensiblemente. Esta tendencia coincide con el inicio de la caída de hojas hacia principios de noviembre.

Efecto del vecindario y del tamaño sobre la variación entre árboles en la intensidad de daño

La variación observada en la intensidad del daño entre árboles no fue explicada por la proximidad de árboles coespecíficos ($F = 0.319$; $P = 0.5796$; $r^2 = 0.018$), pero sí por el tamaño de los árboles, como lo muestra la relación positiva entre el tamaño y la intensidad del daño ($F = 4.702$; $P = 0.0446$; $r^2 = 0.22$; $N = 15$) (Fig. 7). Considerándolo en conjunto, ambos resultados sugieren que *P. quatuordecimpunctata* responde a la concentración de recursos expresada como el tamaño individual de los hospederos, más que a la agregación expresada entre individuos.

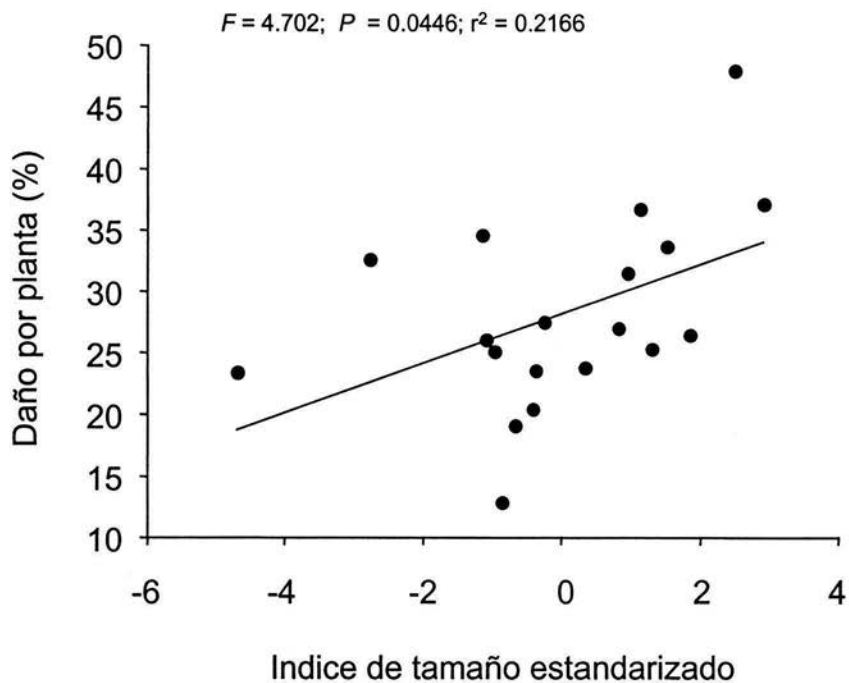


Figura 7. Relación entre el tamaño de la planta estandarizado (diámetro de la base por la altura) y el porcentaje de daño foliar.

Efecto de la herbivoría sobre la adecuación femenina

Efectos la herbivoría sobre la producción de botones florales

El análisis de regresión múltiple mostró que el número de botones florales disminuyó con el daño foliar en *Ipomoea pauciflora* ($F = 6.81$; $P = 0.0229$; $r^2 = 0.41$; $N = 15$) (Fig. 8). La pendiente de la regresión indicó, por ejemplo, que un 10% de aumento en la intensidad de daño, produce una pérdida de 25 botones florales. Por el contrario, el efecto del tamaño incluido en la regresión múltiple no fue significativo ($F = 1.407$; $P = 0.2586$). Este resultado sugiere que el número de botones es independiente del tamaño de los árboles al menos en esta etapa de la reproducción y que potencialmente el daño puede limitar la adecuación femenina a través de la producción de flores.

Efectos de la herbivoría sobre la apertura floral al inicio de la floración

En el conteo de flores realizado en la fase inicial de la apertura floral (tercera semana de noviembre) Los árboles más dañados presentaron el mayor número de flores abiertas ($F = 9.0543$; $P = 0.0197$; $r^2 = 0.56$; $N = 9$) (Fig. 9). Este resultado sugiere que las plantas con mayor intensidad de daño mostraron un adelanto en la

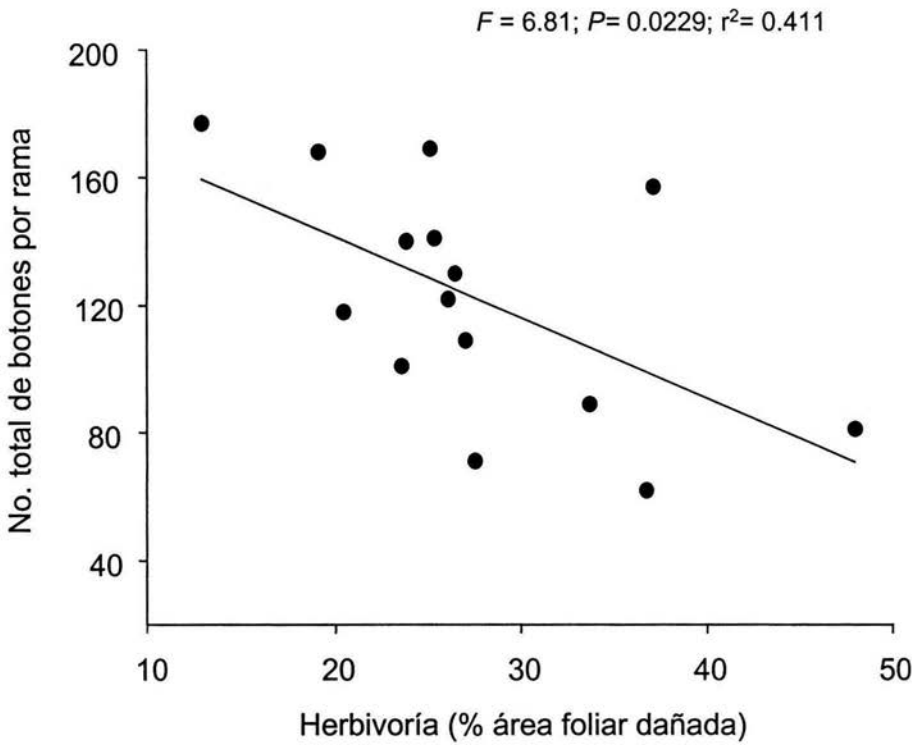


Figura 8. Relación entre el número de botones florales por rama y el porcentaje de daño foliar.

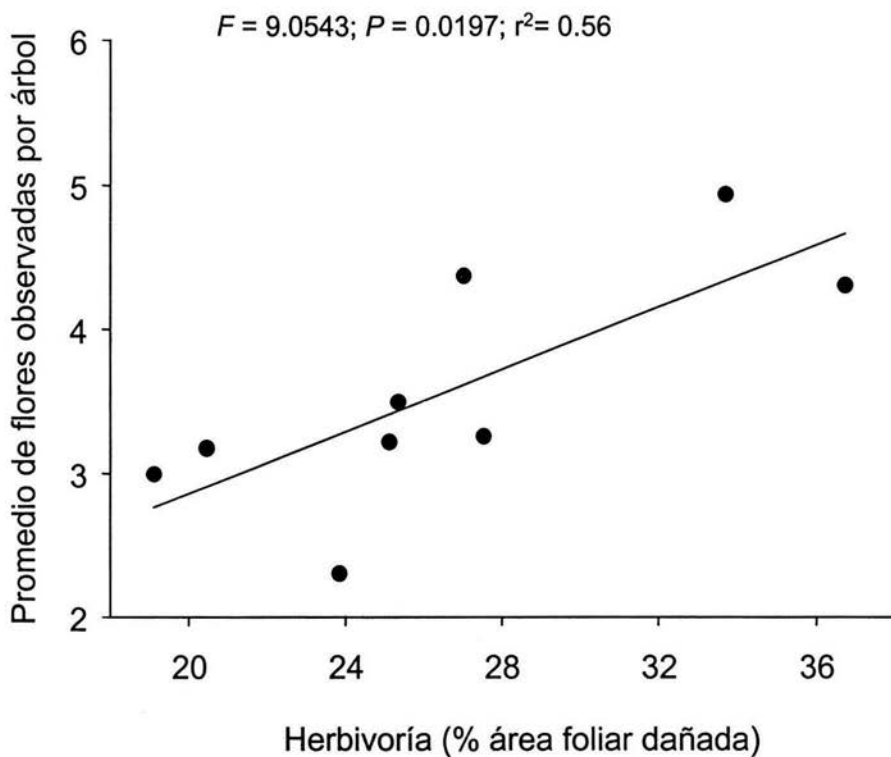


Figura 9. Relación del promedio de flores observadas y el porcentaje de daño foliar.

fenología floral. Esta interpretación es sustentada por el hecho de que el número de flores abiertas en este periodo no mostró una correlación positiva con la producción de botones florales (Spearman $r_s = -0.57$; $P = 0.111$; $N = 9$).

Efectos de la herbivoría sobre la eficiencia en la producción de frutos

A finales del mes de diciembre se inició el llenado de los frutos de *I. pauciflora* y la maduración comenzó a finales de enero. En esta etapa reproductiva se presentó una alta tasa de aborción de flores fertilizadas y frutos inmaduros. El análisis de regresión mostró una relación negativa, marginalmente significativa, entre la intensidad de herbivoría y la eficiencia de las plantas para madurar frutos a partir de las flores ("fruitset") ($F = 4.5241$; $P = 0.0531$; $r^2 = 0.258$; $N = 15$). La pendiente de la regresión de este resultado indica que el "fruitset" disminuyó con el incremento del daño foliar (Fig. 10). Así, un incremento del 10% en la intensidad de daño produce una pérdida promedio de 15 frutos. El "fruitset" promedio de la población fue de 0.496679 ± 0.070914 . Este resultado sugiere que la herbivoría limitó la capacidad de las plantas para sostener la demanda creciente de recursos requeridos por las flores fertilizadas. Es posible que este efecto se manifestara por limitaciones en la cantidad de fotosintatos acumulados como reservas en el árbol durante la estación de crecimiento.

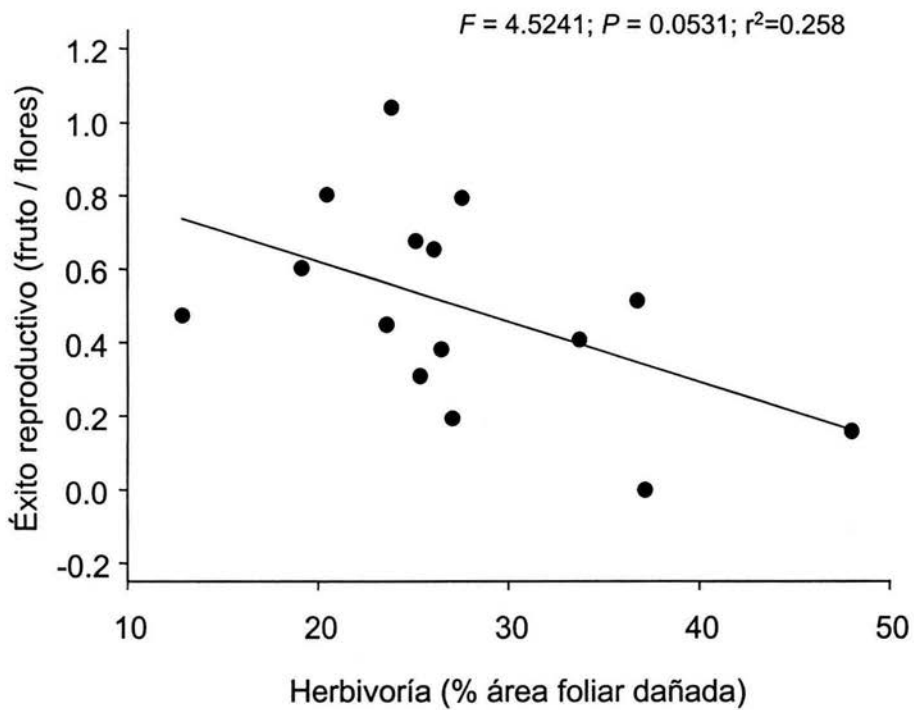


Figura 10. Relación entre el éxito reproductivo ("fruit set") y el porcentaje de daño foliar.

Frutos

En esta etapa del desarrollo reproductivo, probablemente debido a la elevada demanda de recursos requerida, la herbivoría afectó a la planta severamente. La relación entre la intensidad de la defoliación y la producción de frutos resultó significativa ($F = 12.1164$; $P = 0.0037$; $r^2 = 0.488$; $N = 15$) (Fig. 11). Las plantas con mayor intensidad de daño mostraron la menor producción de frutos. En este momento es cuando los frutos están más expuestos al ataque por depredadores, como lo mostraron las evidencias de ataque que mostraron en numerosas semillas, por lo que es posible que la adecuación de las plantas sea menor que la observada en la población.

Peso de semillas

En contraste al efecto negativo sobre la producción de frutos, la relación entre el peso de las semillas y el daño foliar no fue significativa ($F = 0.7672$; $P = 0.3998$; $r^2 = 0.0651$; $N = 13$, Fig. 12). Este resultado muestra que las diferencias en el peso de las semillas es independiente de la variación del daño de los árboles. Considerados en conjunto, estos resultados sugieren que la herbivoría pudo haber producido un conflicto de asignación de recursos entre el número y el tamaño de las semillas. Aparentemente las plantas con mayor daño conservaron el peso de las semillas a costa de reducir el número de semillas.

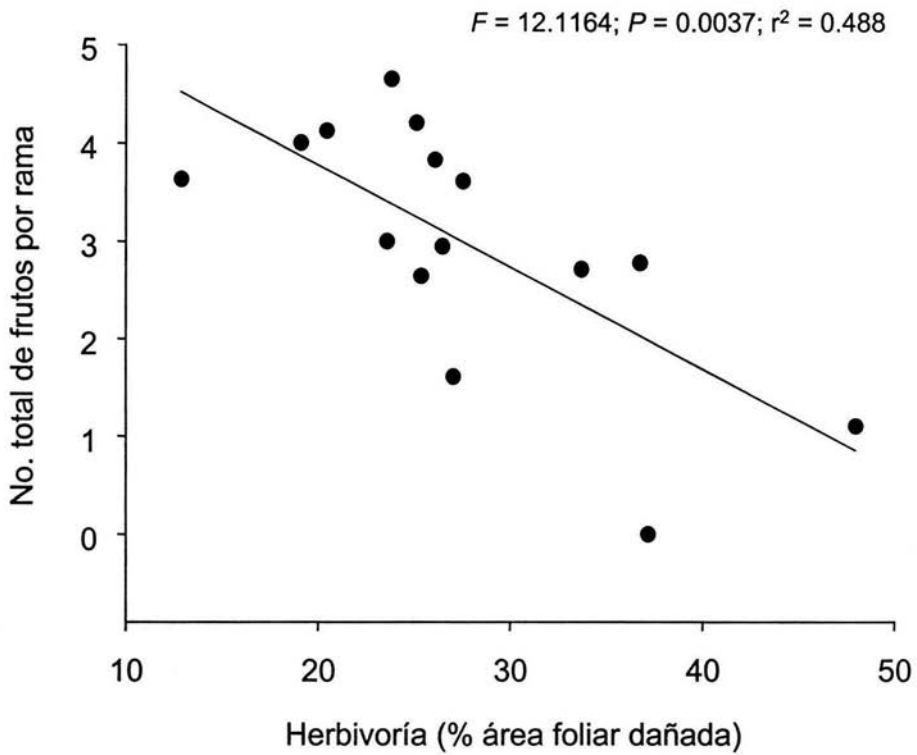


Figura 11. Relación entre el número total de frutos por rama y el porcentaje de daño foliar.

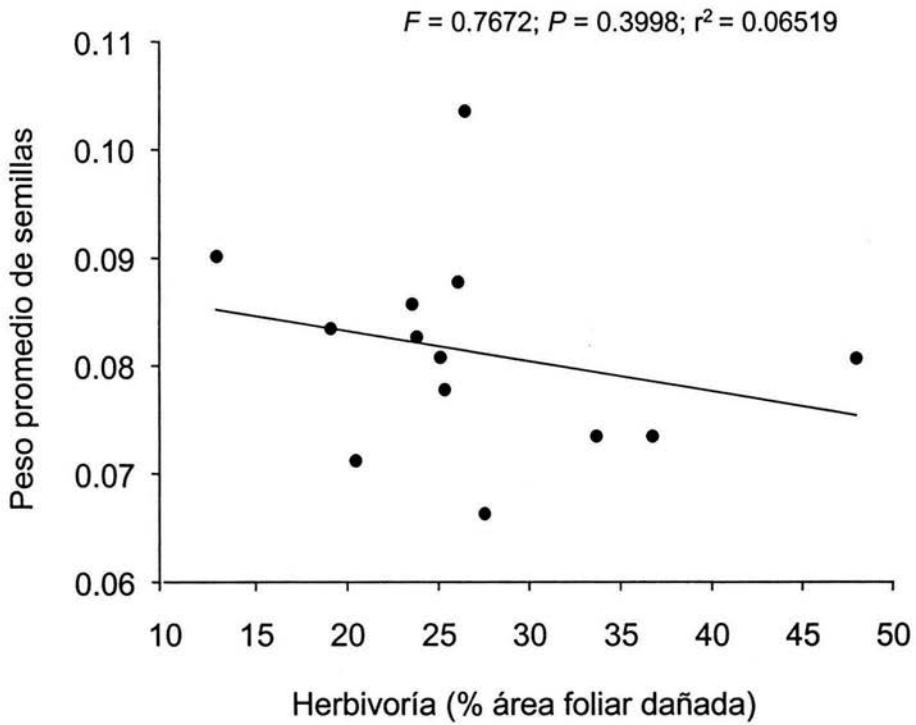


Figura 12. Relación entre el peso promedio de las semillas por árbol y el porcentaje de daño foliar.

Efecto de la herbivoría sobre la adecuación masculina

El análisis del efecto de la herbivoría sobre la adecuación masculina con un (ANCOVA; $F = 4.8824$; $P = 0.0233$; $r^2 = 0.394303$; $N = 18$) mostró que la visita de los polinizadores fue significativamente diferente entre días ($F = 4.7590$; $P = 0.0455$), mientras que el efecto del número de flores sobre las visitas fue marginalmente significativo ($F = 3.7530$; $P = 0.0718$; Fig. 13). Este resultado, aunado al efecto negativo de la herbivoría sobre el número de flores permite inferir que la herbivoría pudo haber disminuido la visita de los polinizadores a través de sus consecuencias sobre la producción de flores y o la cantidad y calidad del polen y el néctar producido.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

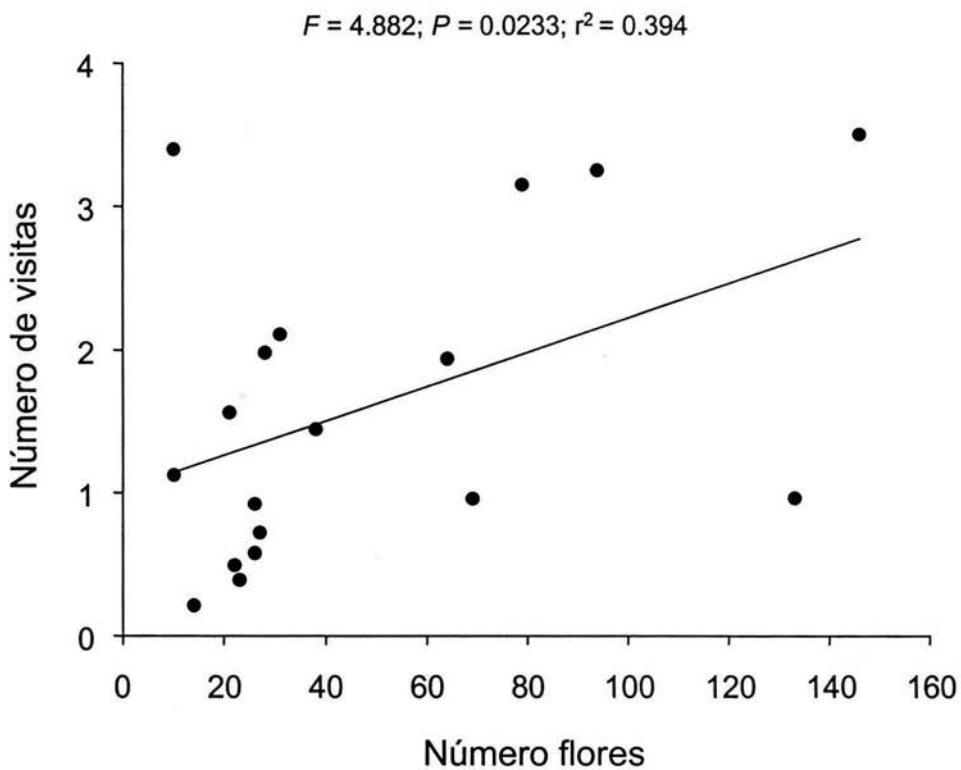


Figura 13. Relación entre el número de visitas y el número flores observadas durante dos días consecutivos.

DISCUSION

La frecuencia de daño de los árboles se distribuyó como una función normal, lo cual implica que la frecuencia de ocurrencia de plantas con intensidades de daño diferente al promedio de la población fue semejante por encima y por debajo de la media. Este patrón contrasta con las distribuciones asimétricas de herbivoría (i. e., contagiosas) encontradas en especies de árboles de selvas tropicales (Dirzo y Domínguez 1995, Angulo y Aide 2000, Mariano 2001).

La intensidad de daño promedio por individuo en la población de *Ipomoea pauciflora* fue de 27% dentro de un ámbito de variación que osciló entre 15 y 47%. Esta magnitud de daño es dos veces superior al promedio de una la selva tropical seca (Coley y Barone 1996), 3.5 veces más alto que el promedio encontrado en la selva seca de Chamela (Filip *et al.* 1995) con mediciones puntuales y 1.5 veces más alto que las mediciones de largo plazo para el mismo sistema. En otras selvas caducifolias el porcentaje promedio de herbivoría fue 1-12 (Palo Verde, Costa Rica, Janzen 1981).

Las mediciones puntuales de herbivoría (i. e., realizadas en un sólo momento en el tiempo) como las realizadas en este estudio, generalmente subestiman la intensidad real del daño (Coley y Barone 1996, Dirzo y Domínguez 1995). Esto puede ocurrir porque el método no permite registrar la herbivoría de las hojas que se cayeron después de haber sido dañadas. Por lo tanto es posible que el daño real de *I. pauciflora* sea aún más alto que el reportado en este estudio.

El daño foliar encontrado en *I. pauciflora* es dos veces mayor que el de *Ipomoea wolcottiana* (Filip *et. al.* 1995, Dirzo y Domínguez 1995) y es sólo comparable con las mediciones repetidas de daño (a largo plazo) realizadas en esta especie. Esta última comparación es interesante porque ambas especies comparten el mismo herbívoro (*Phytodectoidea quatuordecimpunctata*) y pertenecen al mismo género. Aún cuando las dos especies se encuentran en selva seca, es posible que las variaciones en la intensidad de herbivoría se deban a i) diferencias climáticas y ii) diferencias entre sitios en la intensidad de la perturbación. En relación a las diferencias de clima los registros meteorológicos indican que ambas selvas difieren en la intensidad de lluvia y en la temperatura media registradas en la estación de crecimiento [Chamela: 798.08 mm, 22.14 °C vs Huautla 1199.3 mm, 25.16 °C; Estación de Biología de Chamela, UNAM (1977-1990) y Estación meteorológica de Huautla (1970-1990) respectivamente]. Los diagramas ombrotérmicos (Fig. 14) indican que la selva caducifolia de Chamela es más seca que la de Huautla debido principalmente a una menor precipitación. Los estudios muestran que el cambio climático global puede modificar la población de insectos por su efecto sobre los niveles tróficos superiores e inferiores, así como por sus efectos directos sobre los parámetros de historia de vida (Porter, *et al.* 1991, Cammell y Knight 1992).

Estos antecedentes sugieren que las diferencias de clima entre regiones pueden alterar la frecuencia, intensidad y distribución espacial del daño. Estos

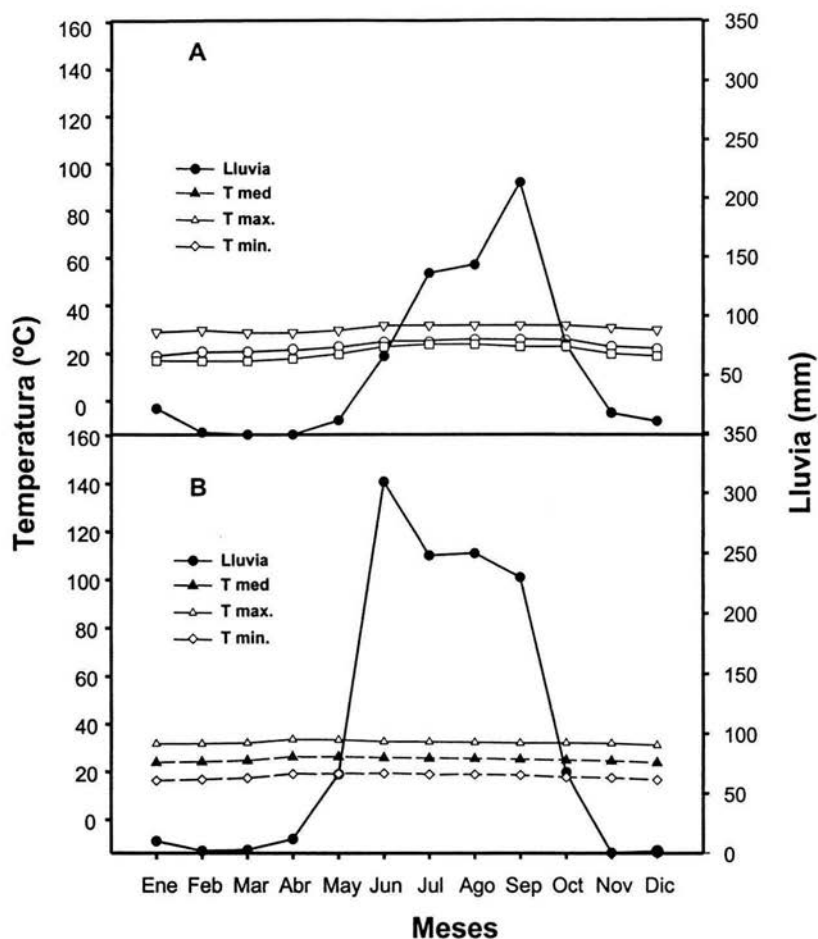


Fig. 14. Diagramas ombrotérmicos en selva baja caducifolia de (A) Chamela y (B) Sierra de Huautla.

modelos predicen que un incremento en la temperatura y la cantidad de lluvia produce un incremento en el área defoliada (Williams y Liebhold 1995).

Si esta predicción es correcta el aumento del daño en Huautla podría ser explicado, al menos parcialmente, como una consecuencia de un aumento en las precipitaciones y la temperatura con relación a Chamela.

El segundo factor que puede explicar las diferencias de daño entre ambas selvas es la intensidad de perturbación. La selva de la reserva de Chamela carece de perturbaciones importantes, mientras que la vegetación de la reserva de sierra de Huautla ha recibido perturbaciones recurrentes en el pasado como consecuencia del uso agrícola y ganadero (R. Dirzo com. pers.). En particular la región ha sufrido procesos de transformación en sus ecosistemas como producto de la sobreexplotación.

La deforestación en los bosques secos es debida a la alta concentración de poblaciones humanas y a su actividad económica, principalmente la agricultura, la ganadería y la extracción de madera (Trejo y Dirzo 2000). La mayor perturbación en Huautla ha causado un empobrecimiento en la cobertura vegetal y pudo haber contribuido a incrementar las diferencias en diversidad con respecto a Chamela al disminuir la riqueza de especies (Fig. 15). Estas características determinan que el ambiente sea menos diverso, más abierto y luminoso, factores reconocidos como promotores de un aumento en la densidad de insectos y por lo tanto de la herbivoría (Bach 1981, Brown y Ewel 1987).

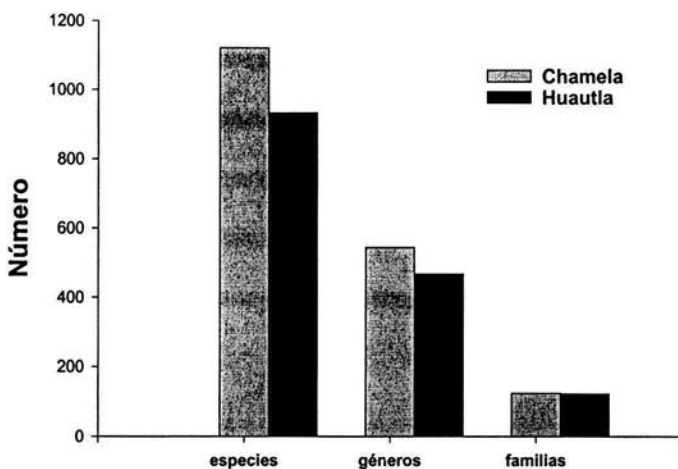


Fig. 15. Riqueza de especies en la selva baja de Chamela (Jalisco) y Huautla (Morelos) (Lott 1993 y CEAMISH 1998).

Mis resultados también indican que hubo diferencias significativas entre las plantas de *Ipomoea pauciflora* en la intensidad de herbivoría. En relación a los factores que condicionan la intensidad de daño (Fig. 16 A), los resultados mostraron que la variación en la intensidad de daño no fue explicada por el efecto del vecindario entre individuos (al menos en la forma en que lo medí), pero sí por el tamaño de los individuos. Desde la perspectiva de los estudios que han usado la densidad de hospederos como una medida de la concentración de recursos, mis resultados no apoyarían la hipótesis. Sin embargo, la mayoría de estos estudios usaron como hospederos a plantas herbáceas (Kareiva 1983, Rämert y Ekbohm

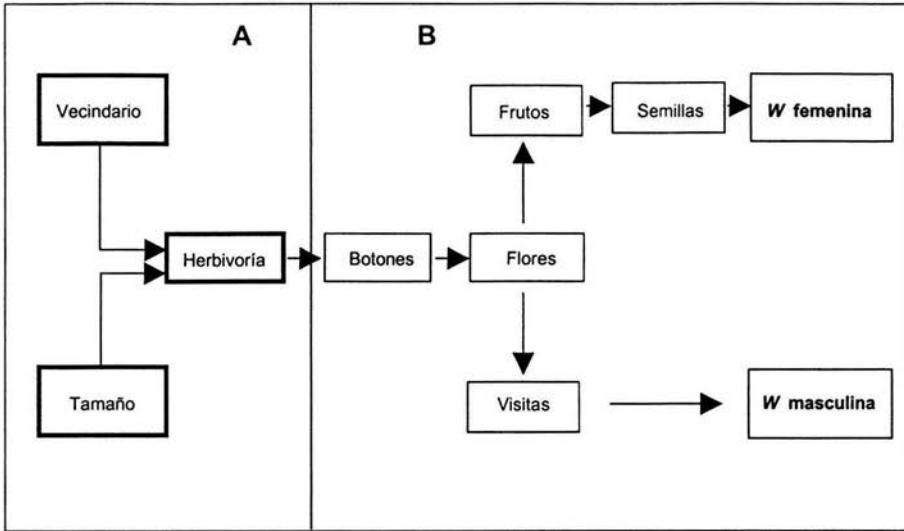


Figura 16. Diagrama que muestra los procesos estudiados que condicionan la interacción planta-herbívoro (A), así como la secuencia de efectos que produce esta interacción sobre distintos componentes de la adecuación (w) masculina y femenina de las plantas (B).

1996, Matter 1997) cuyo tamaño, en comparación con los árboles, es considerablemente menor. Por lo anterior, es posible que a la escala de percepción de los herbívoros, el tamaño de los árboles *per se*, sea un indicio de la cantidad de recursos disponibles. Si efectivamente esto ocurre, los árboles de mayor tamaño recibirían más daño tal como predice la teoría de la concentración de recursos.

Con respecto al impacto de los herbívoros sobre la reproducción (Fig. 16 B), encontré que la herbivoría foliar afectó todos los componentes de la adecuación al disminuir la producción de botones florales, flores, frutos, semillas y visitas de los polinizadores. Los resultados también sugieren que el daño produjo un adelanto

en la fenología floral. Es de interés notar que sólo el peso de las semillas se mantuvo invariable. Harper (1977) ha argumentado que el tamaño de las semillas es uno de los caracteres menos variables, aún en condiciones de heterogeneidad ambiental extrema. Este estudio son compatibles con tal aseveración ya que, aunque el valor del daño por planta osciló por un factor de 3, el tamaño de las semillas se mantuvo sin cambios significativos.

El adelanto en la fenología de las plantas con mayor intensidad de herbivoría, sumado al aumento en la frecuencia de visitas de polinizadores observado en las plantas con mayor número de flores abiertas, podría interpretarse como un ajuste compensatorio que realizan los individuos con mayor nivel de daño para aumentar la probabilidad de traslado del polen hacia los estigmas receptivos. De esta forma los individuos tendrían ventajas en la competencia por el acceso a los óvulos debido a la escasez de flores presentes en los árboles con menos daño y podrían asegurar el poder dejar descendientes durante ese periodo. La medida y mecanismos subyacentes al control de tales ajustes compensatorios merecen ser abordados explícitamente.

Si bien las plantas más dañadas tienen menor disponibilidad de recursos, los individuos podrían adelantar la floración debido a que el costo de las flores (hasta antes de iniciar el desarrollo de los frutos) es bajo, y por lo tanto las plantas no incurren en una pérdida importante de recursos (Stephenson 1981). De esta forma las plantas con más daño lograrían compensar en parte la pérdida de adecuación ocasionada por la disminución en la producción de semillas. En otros

sistemas también se ha observado que la herbivoría compensó vía la función masculina en respuesta a la herbivoría (Strauss 1997, Mariano 2001). Sin embargo, en esos casos la compensación se produjo por un aumento en el número total de flores producidas y no por un adelanto en la floración como ocurrió en *I. pauciflora*.

El daño foliar disminuyó la producción de botones florales, el cuajado (cociente fruto/flores) y la producción de frutos. Estos resultados indican que la disminución en el número de frutos por planta fue consecuencia tanto de la disminución en el número de botones como del aumento en la aborción de botones florales que lograron formar frutos. Las plantas pueden ajustar secuencialmente los componentes de la adecuación en respuesta a las limitaciones de recursos disponibles para ajustar las demandas de la reproducción (Lloyd 1980, Stephenson 1980, 1981, 1984, Marshall y Ellstrand 1986, Chiarello y Gulmon 1991, Mabry y Wayne 1997, Mothershead y Marquis 2000). De acuerdo con la hipótesis de ajuste en serie, cuando las condiciones ambientales son desfavorables las plantas pueden ajustar sus recursos disponibles durante varias etapas de un evento reproductivo. Este ajuste lo llevan a cabo mediante procesos de aborción de inflorescencias y flores, así como por aborción selectiva de frutos y semillas (que también puede implicar selección sexual u otros procesos (Marshall y Ellstrand 1985, Casper 1988, Cruzan 1990, Willson 1994)).

La consecuencia final del ajuste de los componentes reproductivos en las plantas dañadas fue la disminución de la adecuación femenina a través de la

reducción en el número de semillas. Esto puede ser una restricción importante que disminuye la capacidad de los individuos para dejar descendencia. La producción de semillas (tamaño y número) está generalmente determinada por la disponibilidad de carbohidratos y otros productos metabólicos de las hojas (Crawley 1983, Marquis 1987, Lee y Bazzaz 1980), por lo que es probable que la reducción de tejido fotosintético ocasionada por los herbívoros causó un desequilibrio entre la demanda reproductiva y la energía disponible en la planta (Harper *et al* 1970.) limitando así el número de semillas.

Bajo condiciones de estrés por herbivoría las plantas pueden enfrentar un compromiso de asignación entre el tamaño y el número de semillas a producir. La existencia de este conflicto se basa en el supuesto de que exista una cantidad fija y limitada de recursos para la reproducción en un momento dado, lo cual implica que las plantas deben “tomar decisiones” entre asignar los recursos entre muchas semillas de poco peso o pocas semillas de mayor peso individual (Agren 1989, Venable 1992, Eriksson 1999, Jakobsson y Eriksson 2000). El hecho de que en *I. pauciflora* la herbivoría afectó el número pero no el tamaño indica que las plantas resolvieron el conflicto compensando el peso de las semillas en detrimento del número.

Este patrón también puede ser explicado como el resultado de un conflicto madre-hijo, mediado por la existencia de una relación inversa entre el peso de las semillas y el éxito en la colonización. El conflicto entre los intereses de la planta materna y cada semilla puede ocurrir especialmente en las plantas cuyas flores

tienen pocos óvulos y bajo condiciones de escasez de recursos (Shaanker *et al.* 1988). El conflicto surge debido a que la adecuación de la planta madre está en relación directa con el aumento en el número de hijos (semillas). Esto a su vez disminuye la adecuación de cada semilla por un aumento en la competencia entre hermanos ya que las semillas compiten por recursos en la fase de llenado y desarrollo (i. e., más semillas por fruto compiten por recursos limitados). Esta condición podría perjudicar a cada semilla si disminuye la provisión de recursos y compromete su éxito en la instalación (Eriksson 1999). En numerosas especies de plantas el peso de la semilla es un factor determinante de la capacidad de instalación y supervivencia de las plántulas (Harper 1977), lo cual sugiere que este carácter puede ser mantenido por selección natural probablemente por su importancia para asegurar la sobrevivencia de la progenie (Fenner 1985). La respuesta observada en *I. wolcottiana* sugiere que en las formas arbóreas del género *Ipomoea* la calidad de las semillas puede ser un factor relevante ya que al parecer cualquier recurso excedente que puede tener en un momento dado, (e. g., por disminución de la herbivoría o por aumento en la cantidad de nutrientes en el suelo), lo asignan directamente a estas estructuras (Parra 1995).

Varios antecedentes han demostrado que el peso de las semillas es una característica importante para el establecimiento de las plántulas (Seiwa y Kikuzawa 1996, Eriksson 1999, Seiwa 2000). Las semillas con mayor peso tienen menor mortalidad, mayor competitividad y mayor capacidad de crecimiento (Seiwa y Kikuzawa 1996, Eriksson 1999, Seiwa 2000). Estas propiedades contribuyen a aumentar la probabilidad de tener éxito en el establecimiento (Stanton 1984, Wulff

1986, Seiwa y Kikuzawa 1996, Eriksson 1999, Seiwa 2000). Otro factor importante relacionado con el tamaño, es el tiempo de emergencia de las semillas. En general las semillas grandes emergen en menos tiempo (Seiwa 2000), pero no siempre (Kelly y Purvis 1993, Eriksson 1999). También se ha observado que las plantas que provienen de semillas grandes, comienzan a reproducirse antes que las plantas de semillas pequeñas (Stanton 1984).

En síntesis, la herbivoría redujo la adecuación de las plantas. Las diferencias encontradas en herbivoría entre árboles sugieren que existe variación fenotípica intraespecífica poblacional. La existencia de variabilidad fenotípica es la primera condición que debe cumplirse para que actúe la selección natural por parte de los herbívoros. Además este estudio muestra que se cumple la segunda condición: el daño foliar está correlacionado con la adecuación. Si parte de la variación fenotípica observada entre plantas se debe a variación genética aditiva (i. e., es heredable), entonces podríamos concluir que en la población de estudio la selección natural puede afectar la evolución de caracteres de defensa en los individuos.

Es posible que la pérdida de tejido foliar en las plantas disminuyera la asignación de recursos para la reproducción, para no comprometer la sobrevivencia y el crecimiento futuro de la planta. Esta estrategia puede ser particularmente importante para una planta que requiere de un crecimiento rápido en la estación lluviosa para colonizar ambientes estacionales como la selva baja caducifolia. Las plantas colonizadoras generalmente son de crecimiento rápido

(Baker y Hurd 1968, Harper 1977, Grime 1979, Coley *et al.* 1985). Estas plantas comprenden desde herbáceas ruderales colonizadoras de ambientes perturbados, hasta árboles de selvas tropicales húmedas que ocupan claros (Grime 1974, Coley 1983). El denominador común de esta amplitud de ambientes es la existencia de abundantes recursos y baja competencia con otras plantas (Hutchings 1997, Huante y Rincón 1998).

En las condiciones descritas de una planta con tasa de crecimiento alta y que crece en ambientes perturbados (generalmente ricos en nutrientes), la teoría de la defensa predice que los individuos se defienden a través de la tolerancia (sensu Roshental y Kotanen 1994). De igual modo, la teoría de la disponibilidad de recursos sostiene (Coley *et al.* 1985) que las plantas que crecen en ambientes con gran disponibilidad de recursos (luz, nutrientes, agua etc.) afrontan a la herbivoría con un aumento en el crecimiento, más que con la producción de defensas químicas. Ambos enfoques predicen que estas plantas tienen la capacidad para soportar la pérdida de tejido foliar con consecuencias mínimas sobre el crecimiento y la reproducción debido al crecimiento compensatorio (i. e., tolerantes). Sin embargo, *I. pauciflora*, aún cuando es claramente una especie colonizadora de rápido crecimiento, no compensó los efectos negativos del daño foliar sobre la reproducción como predicen las teorías vigentes. Es posible que la intensidad de herbivoría observada en las plantas más dañadas de esta especie sobrepasa el umbral dentro del cual las plantas son capaces de compensar la producción de semillas.

Sin embargo aún cuando hubo un efecto negativo sobre la reproducción es posible que el daño no haya afectado el crecimiento. Mis observaciones personales indican que los individuos pueden producir ramas de crecimiento muy vigoroso. Este comportamiento es un mecanismo propio de algunos árboles tolerantes a la herbivoría (Haukioja y Koricheua 2000). Esto refuerza la sugerencia de que estos árboles compensan el daño con crecimiento. Si existe un compromiso entre crecimiento y reproducción los resultados de este estudio realizados en un solo evento reproductivo son insuficientes para probar el efecto final de la herbivoría sobre la adecuación. Estudios de mayor duración que comprendan varios eventos reproductivos podrían aclarar si la tolerancia es un mecanismo de defensa presente en *I. pauciflora*.

CONCLUSION

a- Las plantas de “cazahuate” mostraron una distribución normal del daño con un valor promedio de 27%, muy superior a los valores reportados en otras especies de la selva tropical estacional. Estos niveles de daño fueron causados por las larvas y los adultos de una especie de crisomélido estenófago.

b- Las plantas difirieron significativamente en la intensidad de daño indicando que hay variabilidad fenotípica en la herbivoría dentro de esta población.

c- La intensidad de daño no fue explicada por el nivel de agregación entre individuos coespecíficos, pero sí por el tamaño de los árboles. Los árboles más grandes recibieron más daño.

d- El daño foliar redujo la adecuación femenina de las plantas a través de varios componentes de la reproducción: cantidad de botones florales, la proporción de flores que se convierten en frutos y el número de frutos, lo cual causó una reducción en el número de semillas. Sin embargo no afectó el tamaño de la semilla.

e- La herbivoría produjo un adelanto en la floración y los polinizadores visitaron más a las plantas con mayor número de flores abiertas.

LITERATURA CITADA

- Agren, J.** 1989. Seed size and number in *Rubus chamaemorus*: between-habitat variation, and effects of defoliation and supplemental pollination. *Journal of Ecology* 77: 1080-1092.
- Angulo-Sandoval, P. y T. M. Aide.** 2000. Effect of plant density and light availability on leaf damage in *Manilkara bidentata* (Sapotaceae). *Journal of Tropical Ecology* 16: 447-464.
- Austin, D.** 1979. An infrageneric classification for *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Taxon* 28: 359-361.
- Bach, C. E.** 1981. Host plant growth form and diversity: Effects of abundance and feeding preference of a specialist herbivore *Acalymma vittata* (Fab.). *Oecologia* 50: 370-375.
- Baker, H. G. y P. H. Hurd.** 1968. Intrafloral ecology. *Annual Review of Entomology* 13: 385-414.
- Begon, M., J. L. Harper, y C. R. Townsend.** 1997. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Bertin, R. I.** 1988. Paternity in plants. En: Lovett Doust, J. y L. Lovett Doust, *Plant reproductive ecology*. Oxford University Press, New York.
- Brown, B. J. y J. J. Ewel.** 1987. Herbivory in complex and simple tropical successional ecosystems. *Ecology* 68: 108-116.
- Brown, V. K.** 1985. Insect herbivores and succession. *Oikos* 44: 17-22.
- Cammell, M. E. y J. D. Knight.** 1992. Effects of climatic change on the population dynamics of crop pests. *Advances in Ecological Research* 22: 117-162.

- Carranza, G. E., R. S. Zamudio y S. G. Murguía.** 1998. Una especie nueva de *Ipomoea* (Convolvulaceae), de los estados de Guanajuato, Hidalgo y Querétaro, México. *Acta Botánica Mexicana* 45: 31-42.
- Casper, B. B.** 1988. Evidence for selective embryo abortion in *Cryptantha flava*. *American Naturalist* 132: 318-326.
- CEAMISH-INE.** 1998. Documento técnico justificativo para la creación de la reserva de la Biósfera Sierra de Huautla-Cerro frío.
- Chemás, A.** 1992. Biología floral y polinización de doce especies de *Ipomoea* (Convolvulaceae) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Chiariello, N. R. y S. L. Gulmon.** 1991. Stress effects on plant reproduction. En: Response of plants to multiple stresses. Mooney, H. A., Winner, W. E. y Pell, E. J. (eds). Academic Press, San Diego.
- Coley, P. D.** 1998. Possible effects of climate change on plant/herbivore interactions in moist tropical forests. *Climatic Change* 39: 455-472.
- Coley, P. D. y J. A. Barone.** 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-35.
- Coley, P. D.** 1983. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology* 64: 426-433.
- Coley, P. D., J. P. Bryant, y F. S. Chapin III.** 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Coley, P. D.** 1986. Cost and benefits of defense by tannins in a neotropical tree. *Oecologia* 70: 238-241.

- ✓ **Crawley, M. J.** 1983. *Herbivory. The dynamics of animal- plant interactions.* Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cruzan, M. B.** 1990. Variation in pollen size, fertilization ability and postfertilization siring ability in *Erythronium grandiflorum*. *Evolution* 44: 843-856.
- ✓ **Dirzo, R.** 1984. *Herbivory: a phytocentric overview.* En Dirzo, R. y J. Sarukhán: *Perspectives on plant population ecology.* Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- ✓ **Dirzo, R.** 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. En D. A. Clark, R. Dirzo y N. Fetcher (Eds.) *Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos.* Revista de Biología Tropical 35 Supl. 1: 119-131.
- ✓ **Dirzo, R y C. A. Domínguez.** 1995. Plant-herbivory interactions in mesoamerican tropical dry forest. En: Bullock, S., H. A. Mooney y E. Medina, eds. *Seasonally dry tropical forest.* Cambridge University Press, New York.
- ✓ **Domínguez, C. A. y R. Dirzo.** 1994. Effects of defoliation on *Erythroxylum havanense*, a tropical proleptic species. *Ecology* 75: 1896-1902.
- Eriksson, O.** 1999. Seed size variation and its effect on germination and seedling performance in the clonal herb *Convallaria majalis*. *Acta Oecologica* 20: 61-66.
- Feeny, P.** 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry* 19: 1173-1182.
- Fenner, M.** 1985. *Seed ecology.* Chapman y Hall, London.

- Filip, V., R. Dirzo, J. M. Maass y J. Sarukhán.** 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.
- Freeman, D. C., K. T. Herper y E. L. Charnov.** 1980. Sex change in plants: old and new observations and new hypothesis. *Oecologia* (Berlin), 47: 222-232.
- Frias, R. A.** 1996. Ecología del mutualismo defensivo de *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Moraceae) por hormigas del género *Azteca* en la Selva de Los Tuxtlas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- García, E.** 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana), Larios, México.
- Gilbert, L. E.** 1971. Butterfly-plant coevolution: Has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with heliconiine butterflies? *Science* 172: 585-586.
- Grime, J. P.** 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26-31.
- Grime, J. P.** 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley J. y Sons, New York, E.U.
- Harborne, J. B.** 1997. Plant secondary metabolism. En: Crawley, M. J. (ed.). *Plant ecology*. Blackwell Science, Great Britain.
- Harper, J. L.** 1969. The role of predation in vegetational diversity. *Brookhaven Symposia in Biology* 22: 48-62.
- Harper, J. L.** 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Harper, J. L., P. H. Lovell y K. G. Moore.** 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 327-356.

- Haukioja, E. y J. Koricheva.** 2000. Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants. *Evolutionary Ecology* 14: 551-562.
- Hölldobler, B y E. O. Wilson.** 1990. The ants. Harvard University Press, USA.
- Huante, P. y E. Rincón.** 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113: 53-66.
- Hutchings, M. J.** 1997. The structure of plant populations. En: Crawley, M. J. *Plant ecology*. Blakwell Science, Oxford.
- ✓ **Huxley, C. R.** 1991. Ants and Plants: a diversity of interactions. En: Huxley, C. R. y D. F. Cutler (eds.). *Ant-Plant interactions*, Oxford University Press, UK.
- Jakobsson, A. y O. Eriksson.** 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88: 494-502.
- Jameson, D. J.** 1963. Responses of individual plant to harvesting. *Botanical Review* 29: 532-594.
- Janzen, D. H.** 1969. Allelopathy by mirmecophytes: The ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50: 147-153.
- Janzen, D. H.** 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13: 271-282.
- ✓ **Kareiva, P.** 1983. Influence of vegetation structure on herbivore population: resource concentration and herbivore movement. En: Denno R. F. y M. S. McClure, (eds.) *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, New York.
- Kelly, C. K. y A. Purvis.** 1993. Seed size and establishment conditions in tropical trees: On the use of taxonomic relatedness in determining ecological patterns. *Oecologia* 94: 356-360.

- Kulman, H. M.** 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. Annual Review of Entomology 16: 289-324.
- Lee, T. D. y F. A. Bazzaz.** 1980. Effects of defoliation and competition on growth and reproduction in the annual plant *Abutilon theophrasti*. Journal of Ecology, 68: 813-821.
- Lloyd, D. G.** 1980. Sexual strategies in plants. I. A hypothesis of serial adjustment of maternal investment during once reproductive season. New Phytologist 86: 69-79.
- Lott, E. J.** 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, México. Occasional Papers of the California Academy of Sciences 148: 1-60.
- Lowman, M. D.** 1995. Herbivory as a canopy process in rain forest trees. En: Lowman, M. D. y N. M. Nadkarni. (eds.) Forest canopies. Academic Press.
- Mabry, C. M. y P. W. Wayne.** 1997. Defoliation of the annual herb *Abutilon theophrasti*: mechanisms underlying reproductive compensation. Oecologia 111: 225-232.
- Mariano, N.** 2001. Efecto de la herbivoría sobre la adecuación masculina y femenina de *Cucurbita argyrosperma* ssp. *sororia*. Tesis de Doctoral. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Marquis, R. J.** 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. Science 226: 537-539.
- Marquis, R. J.** 1987. Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en *Piper aertianum* (Piperaceae). En: D. A. Clark, R. Dirzo y N. Fetcher (eds.)

Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos. Revista de Biología Tropical 35 Supl. 1: 133-149.

Marquis, R. J. 1992. Selective impact of herbivores. *Evolutionary Trends in Plants* 5: 23-28.

Marquis, R. J. 1996. Plant architecture, sectoriality and plant tolerance to herbivores. *Vegetatio* 127: 85-97.

Marshall, D. L. y N. C. Ellstrand. 1985. Proximal causes of multiple paternity in wild radish, *Raphanus sativus*. *American Naturalist* 126: 596-605.

Marshall, D. L. y N. C. Ellstrand. 1986. Sexual selection in *Raphanus sativus*: experimental data on nonrandom fertilization, maternal choice, and consequences of multiple paternity. *American Naturalist* 127: 446-461.

Matter, S. F. 1997. Population density and area: the role of between- and within-patch processes. *Oecologia* 110: 533-538.

McDonald, J. A. 1991. Origin and diversity of Mexican Convolvulaceae. *Anales del Instituto de Biología de la UNAM., Serie Botánica.* 62: 65-82.

McDonald, J. A. 1992. Evolutionary implications of typical and anomalous secondary growth in arborescent *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Bull. Torrey Bot. Cl.* 119: 262-267.

McPherson, G. 1981. Studies in *Ipomoea* (Convolvulaceae) I. The *Arborescens* group. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 98: 527-545.

Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 23, C.P. SARH, México.

- Mothershead, K. y R. J. Marquis.** 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. Ecology 81: 30-40.
- Murali, K. S. y R. Sukumar.** 1993. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, Southern, India. Oecologia 94: 114-119.
- Murgia, G.** 1995. Morfología y anatomía reproductiva de nueve especies de la serie *Arborescentes* (*Ipomoea*, Convolvulaceae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM, México. 90 p.
- Noguera, F. A.** 1988. Hispinae y Cassidinae (Coleoptera: Chysomelidae) de Chamela, Jalisco, México. Folia Entomologica Mexicana. 77: 277-311.
- Opler, R. A., G. W. Frankie & H. G. Baker.** 1976. Rainfall as a factor in the synchroniztion, release and timing of anthesis by tropical trees and shrubs. Journal of Biogeography 3: 231-236.
- Parra, V.** 1995. Factores ecológicos limitantes de la fecundidad y selección natural en características florales de *Ipomoea wolcottiana* Rose (Convolvulaceae). Tesis Doctoral. Centro de Ecología, UACPyP-CCH. UNAM.
- Philippi, T. E.** 1993. Multiple regression: Herbivory. En: S. W. Scheiner y J.G: Gurevitch, eds. Design and analysis of ecological experiments. Chapman and Hall, NY. USA.
- Porter, J. H., M. L. Parry y T. R. Carter.** 1991. The potential effects of climatic change on agricultural insect pests. Agricultural and Forest Meteorology 57: 221-240.

- Rämert, B y B. Ekbom.** 1996. Intercropping as a management strategy against carrot rust fly (Diptera: Psilidae): A test of enemies and resource concentration hypothesis. *Environmental Entomology* 25: 1092-1100.
- Reich, P. B. y R. Borchert.** 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 61-74.
- Rockwood, L. L.** 1973. The effect defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology* 54: 1363-1369.
- Root, R. B.** 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassicae oleracera*). *Ecological Monographs* 43: 95-124.
- Rosenthal, G. A. y Janzen, D. H.** 1979 (eds.) *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York.
- Rosenthal, J. P. y Kotanen, P. M.** 1994. Terrestrial tolerance to herbivory. *TREE*, 9: 145-148.
- Rosenthal, J. P. y Welter S. C.** 1995 Tolerance to herbivory by a stem-boring caterpillar in architectural distinct maize and wild relatives, *Oecologia* 102: 146-155.
- Rzedowski, J.** 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México.
- SAS Institute.** 1989-1997. *JMP Introductory guide*. SAS Campus Drive, Cary, North Carolina, USA.
- Seiwa, K.** 2000. Effects of seed size and emergence time on tree seedling establishment: importance of developmental constraints. *Oecologia* 123: 208-215.

- Seiwa, K. y K. Kikuzawa.** 1996. Importance of seed size for the establishment of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species. *Vegetatio* 123: 51-64.
- Schellhorn, N. A. y V. L. Sork.** 1997. The impact of weed diversity on insect population dynamics and crop yield in collards, *Brassica oleraceae* (Brassicaceae). *Oecologia* 111: 233-240.
- Shaanker, R. U., K. N. Ganeshiah y K. S. Bawa.** 1988. Parent-offspring conflict, sibling rivalry, and brood size patterns in plants. *Annual Review Ecology Systematics* 19: 177-205.
- Secretaría de Programación y Presupuesto.** 1981. Síntesis geográfica de Morelos. México.
- Standley, P. C. y L. O. Williams.** 1970. Convolvulaceae. En: *Flora of Guatemala*. Fieldiana, Botany 24: 4-84.
- Stanton, M. L.** 1984. Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* 65: 1105-1112.
- Stanton, M. L., A. A. Snow,, S. N. Handel y J Bereczky.** 1989. The impact of a flower-color polymorphism on mating patterns in experimental populations of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.). *Evolution* 43: 335-346.
- Stearns, S. C.** 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* 39: 436-445.
- Stephenson, A. G.** 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology* 61: 57-64.
- Stephenson, A. G.** 1981. Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.

- Stephenson, A. G.** 1984. The regulation of maternal investment in an indeterminate flowering plant (*Lotus corniculatus*). *Ecology* 65: 113-121.
- Strauss, S. Y.** 1997. Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology* 78: 1640-1645
- Strauss, S. Y. y A. A. Agrawal.** 1999. The ecology and the evolution of plant tolerance to herbivory. *TREE* 14: 179-185.
- Strong, D., R. J. H. Lawton y T. R. E. Southwood.** 1984. *Insects on Plant. Community Patterns and Mechanism.* Blackwell Scientific Publications.
- Trejo, I.** 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: Relaciones con el clima y el suelo. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Trejo, I. y R. Dirzo.** 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Venable, D. L.** 1992. Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. *American Naturalist* 140: 287-304.
- Whitham, T. G., J. Maschinski, K. C. Larson y K. N. Paige.** 1991. Plant responses to herbivory: The continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms. En: P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. Wilson Fernandes y W. W. Benson, eds. *Plant-animal interactions: Evolutionary in Tropical and Temperate Regions.* John Wiley, New York.
- Williams, D. W. y A. M. Liebhold.** 1995. Herbivorous insects and global change: potencial changes in the spatial distribution of forest defoliator outbreaks. *Journal Biogeography* 22: 665-671.
- Willson, M. F.** 1994. Sexual selection in plants: Perspective and overview. *American Naturalist* 144: S13-S39.

Wulff, R. D. 1986. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*: II. Effects on seedling growth and physiological performance. *Journal of Ecology* 74: 99-114.