
The Mexican Naturalist

Revista oficial del Curso de Campo

Ecología y Conservación del Bosque Tropical Húmedo



Selva Lacandona (Estación Chajul y Campamento Tamandúa) y Estación Biológica de Los Tuxtlas

7 al 19 de Marzo 2014

————— **Volumen 5** —————

Coordinador:

Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez



Profesores Invitados:

Dra. Inara R. Leal (Universidad Federal de Pernambuco, Recife, Brasil)

Dr. Marcelo Tabarelli (Universidad Federal de Pernambuco, Recife, Brasil)

Dr. Felipe P. L. Melo (Universidad Federal de Pernambuco, Recife, Brasil)

Dr. Bráulio A. Santos (Universidad Federal de Paraíba, João Pessoa, Brasil)

Estudiantes:

Ángela María Amaya-Villarreal

Sonia María Juárez Orozco

Sergio Díaz infante Maldonado

Jaime Santiago Mariscal

Alana Pacheco Flores

Wendy Johana Vidal Hernández

Sergio Armando Fuentes Agueda

María Isabel Herrera Juárez

Sonia Gaytan Jiménez

Silvina Monge Rodríguez

Helen Salazar Arteaga

Luis Alberto Rodríguez Miranda

Cuauhtémoc Gutiérrez Hernández

Elaine M. S. Ribeiro

am.amaya.villarreal@gmail.com

sonia.juarez@gmail.com

lemexicain28@gmail.com

jaime.santiago.m@gmail.com

kosmos_surreal@hotmail.com

wendyvidalh@gmail.com

kamahl2004@hotmail.com

biol.isabelherrera@gmail.com

sonrisa_js@hotmail.com

silvinamonge@ymail.com

helen.salazar@posgrado.inecol.edu.mx

betoskalaria@hotmail.com

cuauhtemocgh@gmail.com

nanigesbio@yahoo.com.br

Trabajos grupales

Manteniendo la diversidad de palmas y helechos en un bosque tropical húmedo: ¿Cuál es el papel del síndrome de dispersión? Fuentes-Agueda SA, Juárez-Orozco SA, Ribeiro EMS, Arroyo-Rodríguez V 1

Influencia de árboles caducifolios en el establecimiento de plántulas en un bosque húmedo tropical. Amaya-Villarreal AM, Rodríguez-Miranda LA, Vidal-Hernández WJ, Tabarelli M 5

Efecto de borde sobre la herbivoría en un Bosque Tropical Húmedo en Chajul, Chiapas, México. Salazar-Arteaga H, Infante-Maldonado SD, Monge-Rodríguez S, Leal IR 8

Efecto de la apertura del dosel en la reproducción de dos especies de *Heliconia* (Heliconaceae) en el sureste de México. Gaytan-Jiménez S, Gutiérrez-Hernández C, Herrera-Juárez MI, Santos BA 12

¿La herbivoría simulada aumenta el éxito reproductivo de *Reinhardtia simplex* (Arecaceae) en un bosque tropical húmedo? Pacheco A, Santiago J, Melo FPL 15



Manteniendo la diversidad de palmas y helechos en un bosque tropical húmedo: ¿Cuál es el papel del síndrome de dispersión?

Sergio Armando Fuentes-Agueda^{1*}, Sonia María Juárez-Orozco[†], Eláine Maria dos Santos Ribeiro[‡], Víctor Arroyo-Rodríguez[§]

*Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM, CP 70-275, 04510 Coyoacán, D. F., México

†Instituto de geología, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM, CP 04510 Coyoacán, D. F., México

‡Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Cidade Universitária, Pernambuco, Brasil

§Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México

¹Autor para la correspondencia: kamahl2004@hotmail.com

Resumen: La limitación en la dispersión puede explicar el mantenimiento de la alta diversidad en los bosques tropicales. Para el caso de las plantas, el síndrome de dispersión puede limitar las distancias de dispersión y su distribución espacial, alterando los patrones de diversidad α , β y γ dentro de estos bosques. Hipotetizamos que las especies zoócoras pueden dispersarse a mayores distancias que las especies autócoras, incrementando la homogenización florística dentro del ecosistema (menor diversidad beta). Probamos esta hipótesis evaluando los patrones de diversidad α , β y γ de palmas (zoócoras) y helechos (autócoras) a diferentes escalas (i.e. en parcelas y diferentes tipos de suelo) en la Estación Biológica Chajul, México. Para conocer los patrones de diversidad α , β y γ de cada grupo de plantas utilizamos una partición multiplicativa de la diversidad basada en números de Hill (índices de diversidad verdadera). Verificamos que la diversidad α y γ fue mayor en palmas que en helechos a diferentes escalas. Sin embargo, la diversidad β entre tipos de suelo fue mayor en helechos que en palmas, probablemente debido a la limitación en la dispersión asociada al síndrome de dispersión. No obstante, en suelos aluviales, donde la mayor disponibilidad de agua puede favorecer la dispersión de propágulos de helechos, la diversidad β entre parcelas fue menor en helechos que en palmas. Los resultados sugieren que el síndrome de dispersión contribuye al mantenimiento de distintos componentes de la diversidad taxonómica de plantas, y que esta contribución depende del tipo de suelo.

Palabras claves: autocoria, diversidad β , partición de la diversidad, Reserva de la Biosfera Montes Azules, zoocoria.

INTRODUCCIÓN

Conocer los mecanismos que determinan el mantenimiento de la diversidad en los ecosistemas es un reto importante en ecología y biología de la conservación (Münzbergová & Herben 2005). Uno de estos mecanismos es la limitación en la dispersión de las especies, que se define como la falta de éxito de un propágulo para colonizar sitios favorables, ya sea por la escasa producción de propágulos o porque son dispersados por medios ineficientes (Nathan & Muller-Landau 2000).

Numerosos estudios han demostrado que los bosques tropicales son los ecosistemas terrestres más diversos del planeta y el mecanismo de limitación en la dispersión explica parte de su diversidad (Hill & Hill 2001). En estos bosques más del 70% de las especies son dispersadas por animales (especies zoócoras) (Howe & Smalwood 2000). Sin embargo, existen muchas otras especies que se dispersan por otros mecanismos como el agua, viento o gravedad (especies autócoras). En los bosques tropicales, la limitación en la dispersión de especies autócoras parece ser mayor que en especies zoócoras (Seidler & Plotkin 2006), aunque la información que existe sobre la contribución del síndrome de dispersión en los patrones de diversidad es limitada, lo que destaca la relevancia de este tipo de estudios.

En bosques tropicales fragmentados, por ejemplo, se ha sugerido que la limitación en la dispersión puede alterar el recambio de especies (i.e. los patrones de diversidad β) a diferentes escalas (Arroyo-Rodríguez et al. 2013). Si los propágulos tienen éxito en su dispersión se incrementa la homogenización florística (mayor diversidad α y menor diversidad β), pero si los propágulos tienen una dispersión

limitada puede incrementarse la diferenciación florística (incremento en la diversidad β) (Arroyo-Rodríguez et al. 2013).

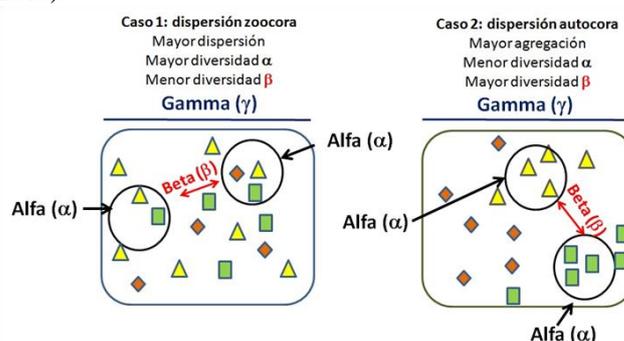


Figura 1. Ilustración teórica de los componentes de diversidad α , β y γ . Los cuadros presentan las posibles consecuencias del síndrome de dispersión zoócora y autócora en el mantenimiento de los componentes de diversidad.

El objetivo general de este artículo fue evaluar la contribución del síndrome de dispersión en diferentes componentes de la diversidad taxonómica de plantas en el bosque tropical perennifolio. Para ello, nos propusimos evaluar si el síndrome de dispersión es un factor que altera los patrones de diversidad α , β y γ en plantas zoócoras y autócoras y evaluar si estos patrones dependen del tipo de suelo. Utilizamos como modelo de estudio las comunidades terrestres de palmas y helechos. El primer grupo tiene una dispersión zoócora, mientras que en el segundo grupo tiene una dispersión autócora. Nuestra hipótesis es que especies

zoócoras se pueden dispersar a mayores distancias que las especies autócoras, y por eso especies zoócoras incrementarán la homogenización florística del ecosistema (Figura 1). Por lo tanto, predecimos que especies zoócoras tendrán una mayor diversidad local (α) y un menor reemplazamiento de especies (β) que las plantas con dispersión autócora entre parches y entre parcelas independientemente del tipo de suelo.

MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en marzo de 2014 en la estación biológica Chajul que se localiza en la selva Lacandona, Chiapas, México. Este bosque se ubica en el suroeste del bosque Maya en México y es considerado como un área prioritaria para la conservación de la biodiversidad en México y Mesoamérica. El área se localiza en el noroeste del estado de Chiapas y se delimita por el límite del borde de Guatemala en el sur y este (Figura 2). El clima es cálido y húmedo, con precipitación media anual de 2850 mm y una temperatura media anual de 24 °C a 26 °C de acuerdo con la Comisión Nacional de la Biodiversidad (CONABIO disponible en www.conabio.gob.mx). El tipo de vegetación presente es bosque tropical perennifolio que crece sobre suelos kársticos, aluviales y de lomerío (Siebe et al. 1996).

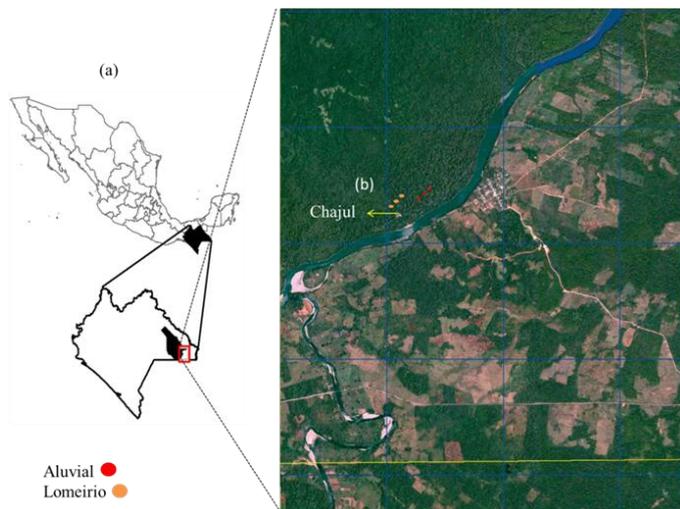


Figura 2. Sitio de estudio: (a) Chiapas, México (b) Estación Ecológica Chajul en la Reserva de la Biosfera de Montes Azules. Localización de las seis parcelas de 20 x 2 m donde se registraron las comunidades de palmas y la de helechos. Los círculos rojos representan las parcelas en suelos de lomeríos y los círculos naranja las del suelo aluvial.

Muestreo de plantas

Para muestrear la comunidad de palmas y helechos terrestres se establecieron seis parcelas de 20 x 2 m, tres en suelo aluvial y tres en suelo de lomerío (Figura 2). Para incrementar la independencia entre parcelas, estas fueron separadas 100 m entre sí. En cada una de las parcelas se registró el número de especies y de individuos de palmas y helechos terrestres. Las especies fueron clasificadas hasta morfoespecies.

Cálculo de la diversidad α , β y γ

Para responder las preguntas del estudio calculamos los componentes de diversidad α , β y γ con base en una partición multiplicativa de números de Hill (Chao et al. 2012). Estos índices proporcionan información de la diversidad de comunidades considerando la abundancia relativa de las especies y cumplen el principio de replicación (Chao et al. 2012). Para el cálculo de la diversidad, se considera que existen S especies, y p_i representa la abundancia relativa de la especie elevada a una constante q (llamado orden q de la diversidad), para valores de $q \neq 1$ la fórmula es definida como:

$$D = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Si $q = 0$, el índice no da importancia a la abundancia, y por tanto, mide la diversidad basada en la riqueza de especies. Cuando $q = 1$, el índice mide la diversidad de las especies típicas o comunes ya que le da una importancia proporcional a la abundancia de cada especie. Finalmente, cuando $q = 2$, el índice indica la diversidad de especies dominantes, ya que menosprecia a las especies más raras y da una importancia mayor a las especies más dominantes (Gotelli & Chao 2014). Después, con base en una partición multiplicativa de la diversidad (i.e. ${}^qD_\gamma = {}^qD_\alpha \times {}^qD_\beta$) evaluamos la diversidad α promedio, la tasa de recambio de especies (diversidad β) y la diversidad regional de especies (diversidad γ) a dos escalas: primero considerando las dos comunidades generales, i.e. los dos tipos de suelo, y después considerando las tres comunidades (parcelas) dentro de cada tipo de suelo.

RESULTADOS

Registramos un total de 156 palmas de 6 especies. El número promedio (\pm DE) de palmas por parcela fue de 13 ± 15.8 , y el número promedio de especies fue 3.3 ± 1.0 . En relación a la comunidad de helechos, registramos 144 individuos (14.4 ± 20.3 individuos por parcela) de cuatro especies diferentes (2.3 ± 0.3 especies por parcela).

Al comparar la diversidad de palmas y helechos entre tipos de suelo observamos que, independientemente del orden de diversidad q , la comunidad de palmas presentó una mayor diversidad α y γ que la comunidad de helechos (Figura 3a y 3c). En contraste, la diversidad β de palmas fue menor que la de helechos, particularmente cuando consideramos las especies comunes ($q = 1$) y dominantes ($q = 2$) (Figura 3b).

A escala de parcela, los patrones de diversidad fueron notablemente diferentes dentro de cada tipo de suelo. En el suelo de lomerío los patrones de diversidad fueron los mismos que a escalas mayores, siendo la diversidad α y γ mayor en palmas que en helechos, mientras que la diversidad β fue mayor en helechos que en palmas (Figura 4a-c). En contraste, los patrones de diversidad en el suelo aluvial siguieron el patrón contrario al observado en el suelo de lomerío: la diversidad α y γ de palmas fue menor que la de helechos, mientras que la diversidad β fue menor en helechos que en palmas (Figura 4d-f).

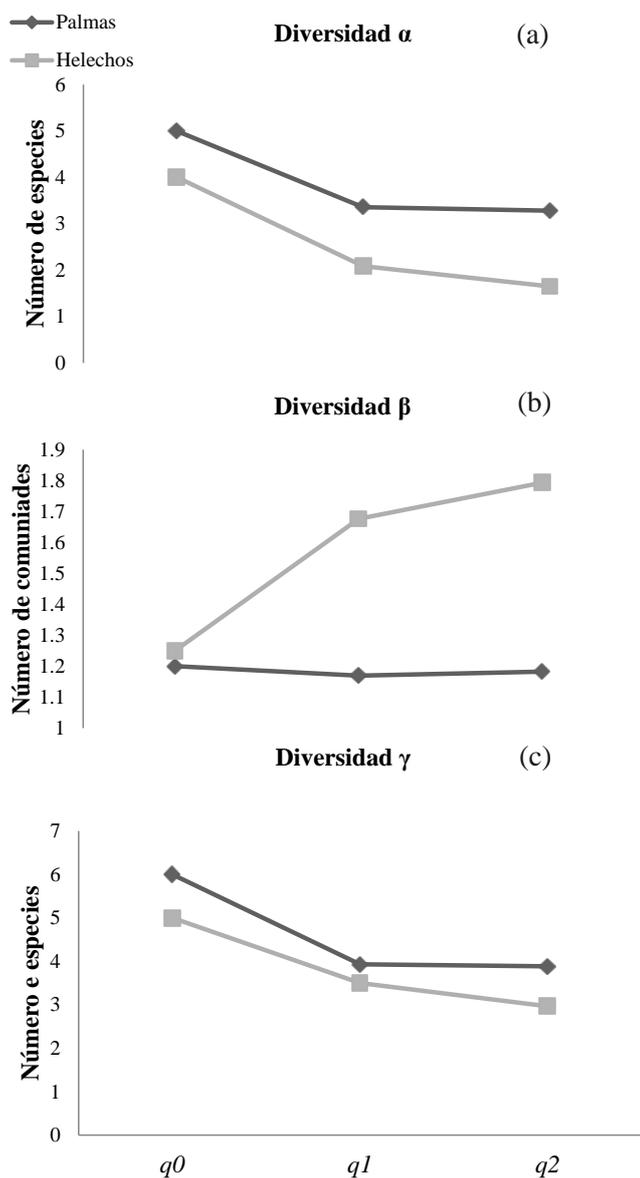


Figura 3. Representación de los dos componentes de la diversidad α (a), β (b) y γ (c) para los distintos órdenes de diversidad ($q= 0$; $q= 1$; $q= 2$) calculados en parches con suelo de lomerío y aluvial para comunidades de palmas (línea azul) y de helechos (línea roja) en la estación Chajul, Chiapas, México.

DISCUSIÓN

Los resultados encontrados apoyan parcialmente la hipótesis propuesta en este estudio de que las especies zoócoras tendrían mayor contribución a la homogenización florística del ecosistema. Esta hipótesis se cumplió en la escala de hábitat y entre parcelas dentro de lomeríos, donde encontramos mayor contribución de las palmas a diversidad α y γ , y menor a la diversidad β . Sin embargo, en parcelas de suelo aluvial los helechos presentaron mayor diversidad α y menor diversidad β , indicando que el tipo de suelo puede influenciar el impacto del síndrome de dispersión sobre los patrones de diversidad.

La contribución de las especies zoócoras a una mayor diversidad α y menor diversidad β observada entre hábitats y en suelo de lomerío en este estudio puede ser explicada por la eficiencia de la dispersión por animales vertebrados en los

bosques tropicales húmedos, la cual garantiza que los propágulos alcancen exitosamente diversos sitios (Wilson & Traveset 2000). Por otro lado, la habilidad de plantas autócoras en dispersarse en bosques tropicales es descrita como más restringida (Seidler & Plotkin 2006). Peck et al. (1990) reportó que bajo un dosel cerrado de bosque sólo el 8% de las esporas de 20 especies de helechos colonizan hasta más de cinco metros de distancia de la planta madre. El mismo estudio encontró que los gametofitos de los helechos tienen preferencia por sustratos más húmedos y que estas condiciones favorecen el establecimiento de nuevos individuos. Richard et al. (2000) también reporta la preferencia de los helechos por suelos que tienen mayor humedad lo que justifica lo que verificamos, una mayor diversidad α y menor diversidad β de helechos en suelos aluviales.

Este estudio resalta la importancia de los síndromes de dispersión zoócora y autócora en el mantenimiento de distintos componentes de diversidad en los bosques tropicales, y destaca la importancia de la mantención de distintos hábitats para el mantenimiento de comunidades de palmas y helechos. Este estudio abre las perspectivas para que nuevos estudios aborden el tema identificando qué especies de helechos se ven favorecidas en suelos aluviales. Asimismo, invitamos a otros autores a estudiar además de los síndromes de dispersión, la contribución relativa del tamaño de los propágulos zoócoros y autocóros a los componentes de diversidad de los bosques tropicales.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por los recursos que ayudaron a realizar este curso. A Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C. por todo su apoyo en la estación biológica Chajul y Campamento Tamandua (Ejido Flor de Marqués). Gracias también a la Estación de Biología Tropical Los Tuxlas por el apoyo logístico. Un agradecimiento especial a todos los profesores del curso por su dedicación y empeño para enseñarnos sobre la ecología de los bosques tropicales: Dr. Marcelo Tabarelli, Dr. Felipe P. L. Melo, Dra. Inara R. Leal, Dr. Bráulio A. Santos y Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez.

LITERATURA CITADA

- ARROYO-RODRÍGUEZ, V., RÖS, M., ESCOBAR, F., MELO, F. P. L., SANTOS, B. A., TABARELLI, M. & CHAZDON, R. 2013. Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology* 101:1449-1458.
- CHAO, A., CHIU, C.H. & HSIEH, T. C. 2012. Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93:2037-2051.
- GOTELLI, N. J., & A. CHAO. 2013. Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data. Pp. 195-211 en Levin, S. A. (ed). *Encyclopedia of biodiversity*. Academic Press, Waltham.
- HILL, J.L. & HILL, R.A. 2001. Why are tropical rain forests so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories. *Progress in Physical Geography* 25:326-354.
- HOWE, F. H. & SMALLWOOD, J. 1992. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- MÜNZBERGOVÁ, Z. & HERBEN, T. 2005. Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations. *Oecologia* 145:1-8.
- NATHAN, R. & MULLER-LANDAU, H. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* 15:278-285.

PECK, J. H., PECK C. J. & FARRAR D. R. 1990. Influences of life history attributes on formation of local and distant fern populations. American Fern Journal 80:126-142.
 RICHARD, M., BERNHARDT, T. & BELL, G. 2000. Environmental heterogeneity and the spatial structure of fern species diversity in one hectare of old-growth forest. Ecography 23:231-245.
 SEIDLER, T. G. & PLOTKIN, J. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. PLoS Biology 4:2132-2137.

WILSON, M. F. & TRAVESET, A. 2000. The ecology of seed dispersal. Pp. 85-110 en Fenner, M. (ed). The Ecology of Regeneration in Plant Communities. CAB publishing, Oxfordshire.
 BEGON, M., J. L. HARPER, AND C. TOWNSEND. 1996. Ecology. Individuals, populations and communities. 1053 pp. Blackwell Science Ltd., Oxford, Gran Bretaña.

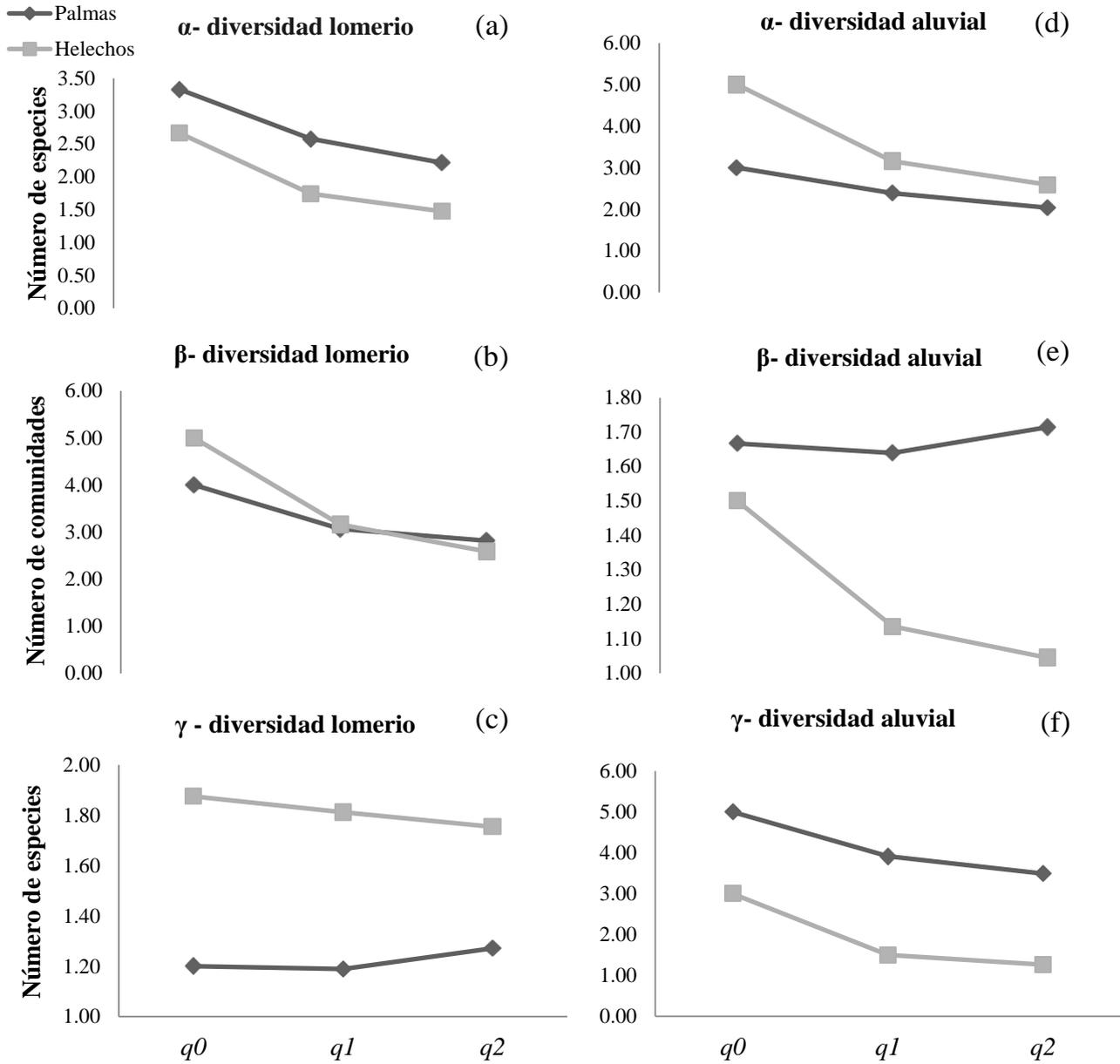


Figura 4. Representación de los dos componentes de la diversidad α , β y γ para los distintos órdenes de diversidad ($q= 0$; $q= 1$; $q= 2$) calculados en parcelas dentro de suelos de lomerío y aluvial para comunidades de palmas (línea azul) y de helechos (línea roja) en la estación Chajul, Chiapas – México. (a) Diversidad α en el suelo de lomerío, (b) Diversidad β en el suelo de lomerío, (c) Diversidad γ en el suelo lomerío, (d) Diversidad α en suelo aluvial, (e) Diversidad β en suelo aluvial y (f) Diversidad γ en suelo aluvial.

Influencia de árboles caducifolios en el establecimiento de plántulas en un bosque húmedo tropical

Ángela María Amaya-Villarreal*, Luis Alberto Rodríguez-Miranda*, 1, Wendy J. Vidal- Hernández§, y Marcelo Tabarelli**

* Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Ciudad de México, México.

§ Facultad de Estudios Superiores, Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Ciudad de México, México.

**Departamento de Botánica, Universidad Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil.

¹Autor para la correspondencia: larmizt@gmail.com

Resumen: La regeneración del bosque depende en gran medida de la cantidad de luz que recibe el sotobosque a través del dosel. La caída de las hojas de árboles caducifolios puede incrementar la disponibilidad de luz que llega al sotobosque debajo de estos árboles, lo que puede favorecer la regeneración natural de bosques tropicales. Para probar esta hipótesis, evaluamos cómo afecta la presencia de árboles caducifolios al establecimiento de plántulas en un bosque húmedo tropical, en la selva Lacandona, Chiapas, México. Durante una mañana medimos la densidad y riqueza de plántulas de sotobosque en un sistema pareado de parcelas de 2 m², i.e. 10 parcelas debajo de árboles perennes y 10 parcelas debajo de árboles caducifolios. Contrario a lo esperado, la densidad y riqueza de plántulas no difirió entre árboles caducifolios (10.0 ± 3.0 plántulas/m²; 5.25 ± 2.4 especies/m²; media \pm DE) y perennifolios (9.9 ± 5.5 plántulas/m²; 4.8 ± 3.8 especies/m²). Por tanto, no encontramos evidencia de que los árboles caducifolios tengan un impacto positivo sobre la regeneración del bosque húmedo tropical. Sin embargo, estudios adicionales son necesarios para tener un mejor entendimiento sobre el impacto que tienen estos árboles sobre la regeneración de bosques tropicales, ya que esta información es fundamental para ampliar el conocimiento sobre las dinámicas de claros en estos bosques.

Palabras claves: sucesión, claros naturales, luz, selva Lacandona.

INTRODUCCIÓN

La regeneración natural de los bosques es un proceso ecológico ampliamente estudiado, particularmente en bosques tropicales, que es influenciado por múltiples factores bióticos y abióticos (e.g. Costa et al. 2012, Myers et al. 2000, Nicotra et al. 1999, Stoner & Sánchez-Azofeifa 2009). Entre los factores bióticos cabe mencionar la competencia, depredación de semillas, composición del banco de semillas, entre otros. Dentro de los factores abióticos, la disponibilidad de algunas condiciones y recursos, como la luz y el agua, es de gran relevancia para el reclutamiento de plántulas, y por lo tanto, para el proceso de regeneración natural del bosque húmedo tropical (Nicotra et al. 1999).

La luz es el factor ambiental más limitante en el crecimiento y la supervivencia de muchas especies de plantas (Nicotra et al. 1999), debido a que solamente entre el 0.4 y 3.8% de la radiación fotosintéticamente activa alcanza el sotobosque (Chazdon & Fetcher 1984). Se ha demostrado que el incremento en la cantidad y calidad de luz favorecen el establecimiento de especies pioneras en los claros de los bosques tropicales (Primack & Lee 1991). Los claros naturales en los bosques se forman por la caída de árboles como resultado de la senescencia, catástrofes ambientales o una combinación de ambos (Collins et al. 1985). Estos claros reciben periodos prolongados de radiación directa cuando el sol está encima del claro. La duración de este pulso de radiación depende de muchos factores, por ejemplo, del tamaño, geometría y orientación del claro, la estación del año, la pendiente del terreno y la altura del dosel circundante (Dalling et al. 1999).

En relación a la asociación entre el área de los claros y la densidad de árboles pioneros, las investigaciones han derivado en resultados contradictorios. Brokaw (1985) reporta una correlación significativa entre estas dos variables, pero Uhl et

al. (1988) no detectan un efecto del tamaño ni de la edad del claro sobre el establecimiento, la densidad y la mortalidad de las plantas. Sin embargo, Tabarelli & Mantovani (2000) demuestran que la estructura de los claros (e.g. tamaño, edad, forma y orientación) puede predecir la composición y la riqueza de plantas en un bosque en regeneración. Aunque la regeneración natural en claros de bosque tropical ocasionados por la caída de árboles ha sido ampliamente documentada (Dalling et al. 1999), el conocimiento actual sobre la influencia que tiene la incidencia de luz asociada a la caída estacional de hojas de los árboles caducifolios es poco comprendida.

La caída de las hojas de árboles caducifolios puede incrementar la disponibilidad de luz que llega al sotobosque debajo de estos árboles, lo que puede favorecer la regeneración natural de bosques tropicales. Para probar esta hipótesis, evaluamos cómo afecta la presencia de árboles caducifolios al establecimiento de plántulas en un bosque húmedo tropical, en la selva Lacandona, Chiapas, México. Esperamos encontrar mayor densidad y morfotipos de plántulas de especies leñosas debajo de árboles caducifolios que de árboles perennifolios.

MÉTODOS

Sitio de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en La Estación de Biología Tropical de Chajul, ubicada al sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules al suroeste del estado de Chiapas, México (16° 7'N, 90° 56'O). Esta región comprende parte de la Selva Lacandona (selva alta perennifolia), y tiene una temperatura media anual que oscila entre 24 y 28 °C y una precipitación que varía en un rango de 1500 a 3500 mm por año (Instituto Nacional de Ecología, 2000). Las variaciones altitudinales van

desde los 200 msnm en el río Lacantún hasta los 1500 msnm en la meseta del Ocotal. La selva Lacandona se encuentra en la región hidrológica más extensa del país con una superficie total de 15,002 km² (Instituto Nacional de Ecología 2000). Algunas familias botánicas características de la región son Combretaceae, Leguminosae y Moraceae, con especies de árboles perennifolios (e.g. *Brosimum alicastrum*) y caducifolios como *Ceiba pentandra* (Instituto Nacional de Ecología 2000).

Métodos de muestreo

Seleccionamos al azar 10 sitios dentro de los cuales se seleccionaron de forma pareada 10 árboles caducifolios y 10 perennifolios separados entre sí por aproximadamente 20 m. Bajo cada uno de los árboles pusimos una parcela de 2 m² orientada hacia el sendero, en la cual contamos el número de plántulas leñosas de menos de 50 cm de altura para estimar la densidad (número de plántulas/m²) y el número de morfotipos (riqueza de especies). Finalmente, medimos el espesor de la hojarasca en las cuatro esquinas de la parcela para evaluar/controlar el impacto de esta sobre el reclutamiento de plántulas.

Análisis de datos

Hicimos una prueba de *t*-pareada para saber si había diferencias entre las medias de densidad de plántulas, de morfotipos y del espesor de la hojarasca entre las parcelas dispuestas debajo de los árboles caducifolios y perennifolios. Para hacer esta prueba utilizamos el programa estadístico Past (Hammer et al. 2001).

RESULTADOS

En total se registraron 204 plántulas debajo de árboles caducifolios y 201 debajo de árboles perennifolios. La densidad media de plántulas y especies por parcela fue similar en ambos tipos de árboles ($t = 0.08$, $P = 0.94$; $t = 0.66$, $P = 0.52$, respectivamente; Figura 1). El espesor de la hojarasca también fue similar en las parcelas de los dos tratamientos (4.09 ± 1.27 cm y 3.9 ± 1.4 cm, respectivamente; $t = 0.34$ y $P = 0.74$).

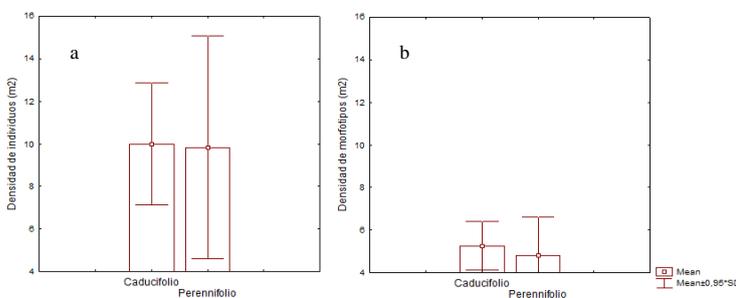


Figura 1. Densidad de plántulas (a) y de morfotipos (b) debajo de árboles caducifolios ($n = 10$) y perennifolios ($n = 10$) en La Estación de Biología Tropical de Chajul, Chiapas, México.

DISCUSIÓN

Este trabajo demuestra que la densidad y riqueza de plántulas es similar debajo de árboles perennifolios y caducifolios. Esto

sugiere que el incremento estacional de la disponibilidad de luz como consecuencia de la presencia de árboles caducifolios no favorece el reclutamiento de plántulas en la selva Lacandona, Chiapas.

La luz es el factor que más influye en el desarrollo de la planta (Casierra-Posada & Moreno 2007), afectando su supervivencia y crecimiento dentro del bosque tropical (Sánchez-Pérez et al. 2011), pues incide directamente en la fotosíntesis, y por ende, en numerosos aspectos del desarrollo vegetal (Casierra-Posada & Moreno 2007). Bajo condiciones naturales, la luz ambiental disponible para las plantas varía espacial y temporalmente en términos de calidad, cantidad y duración (Casierra-Posada & Moreno 2007), determinando el fotoperiodo. De lo anterior se puede inferir que la luz generada en el bosque a causa de árboles caducifolios se distribuye de forma heterogénea en el sotobosque influyendo posiblemente en la germinación de semillas y crecimiento de plántulas. Consideramos que no haber mapeado la zona de influencia lumínica generada por los claros de estos árboles para ubicar las parcelas fue un error de muestreo que posiblemente influyó en los resultados.

Por otro lado, los claros generados de forma natural en los bosques (e.g. provocados por caída de árboles) generan dinámicas en las poblaciones de plantas del sotobosque que dependerán del tamaño del claro en el dosel, el cual debimos evaluar al hacer el muestreo. Esta estimación es importante ya que en la formación de claros pequeños se facilita el desarrollo de plántulas y árboles jóvenes, mientras que los claros grandes permiten a los árboles alcanzar tallas reproductivas (Martínez 1994).

Dentro de los árboles caducifolios que se encuentran en el bosque húmedo tropical de la selva Lacandona se encuentran varias especies de las familias Euphorbiaceae, Bombacaceae y Malvaceae (e.g. *Ochroma pyramidale*), las cuales, con la caída de sus hojas, podrían afectar el crecimiento de plántulas de árboles pioneros (Ostertag 1998), como *Cecropia obtusifolia* y *Siparuna andina* (Meave del Castillo 1990). La frecuencia de aparición de estas plantas pioneras es baja, pero su presencia no debe despreciarse pues ésta sugiere que la formación de claros en la selva es un fenómeno frecuente (Meave del Castillo 1990).

Las variables de respuesta que medimos (densidad y riqueza de plántulas) limitan el análisis porque sólo incluyen el número de individuos y de morfotipos en cada parcela, ignorando, por ejemplo, la identidad de cada especie. En este sentido, consideramos que la composición de especies es el factor más importante que se debe tener en cuenta para mejorar el estudio ya que la heterogeneidad ambiental causada por la creación del claro crea una nueva repartición de nichos entre las distintas especies que interactúan entre sí según sus atributos (Lawton & Putz 1988). Además, la composición de la comunidad de plántulas es un factor que puede influir en el recambio de especies de plántulas debajo de los árboles caducifolios y perennifolios (Martínez 1994).

Recomendamos estudiar la asociación de los animales frugívoros con árboles que les proporcionan algún recurso (dormideros, sitio de anidación entre otros), con el fin de identificar si esta asociación puede influir de forma diferencial en la dispersión de semillas bajo árboles caducifolios y perennifolios. Estos animales cumplen un papel indispensable en el establecimiento de plántulas, y por lo tanto, en el mantenimiento de la diversidad de especies arbóreas. Por ejemplo, Chaves (2010) y Estrada & Coates-Estrada (1999)

han reportado la importancia de los primates de la Selva Lacandona en la estructura, dinámica y regeneración del bosque tropical. El mono araña (*Ateles geoffroyi*) es considerado uno de los dispersores de semillas más importantes del Neotrópico debido a la gran diversidad de frutos que consume (Chaves 2010, González-Zamora et al. 2009).

Algunos factores físicos, como el espesor de la hojarasca, también juegan un papel fundamental en la sucesión, ya que junto a las raíces finas y los microbios del suelo son la fuente principal de nutrientes que se liberan estacionalmente en el ciclo anual de los bosques caducifolios (Jaramillo & Sanford 1995). A pesar de que no se cumplió nuestra predicción de que el espesor de la hojarasca influye negativamente en la densidad y riqueza de morfotipos de plántulas, la relación de este parámetro con la germinación de semillas no es muy clara (Clark & Clark 1991, Smith et al. 1997); sugerimos analizar este proceso debajo de ambos tipos de árboles para observar si existen diferencias.

Finalmente, otras variables que sugerimos medir en futuros estudios son la tasa de crecimiento de las plántulas leñosas y la composición de árboles perennifolios y caducifolios que sean objeto de muestreo. También recomendamos hacer manipulaciones experimentales de la disponibilidad de luz para tener conclusiones precisas acerca de la influencia de los árboles caducifolios en la regeneración del bosque húmedo tropical.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Marcello Tabarelli por su asesoría, acompañamiento en este estudio y por sus valiosos comentarios que mejoraron este manuscrito; así mismo agradecemos al Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez por sus sugerencias para mejorar este manuscrito. Agradecemos las recomendaciones del Dr. Felipe Melo, de la Dra. Inara Leal y del Dr. Bráulio A. Santos para mejorar el análisis de resultados del estudio. También queremos agradecer a nuestros compañeros del curso por sus opiniones y compañía y a todas las personas de La Estación de Biología Tropical de Chajul y del campamento Tamandúa. Finalmente agradecemos al Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y al Consejo Nacional para la Ciencia y la Tecnología (CONACyT) por su financiación para hacer este estudio.

LITERATURA CITADA

- ARROYO-RODRÍGUEZ, V., RÖS, M., ESCOBAR, F., MELO, F. P. L., SANTOS, B. A., TABARELLI, M. & CHAZDON, R. 2013. Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology* 101:1449-1458.
- BROKAW, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687.
- CASIERRA-POSADA, F. & MORENO, D.L. 2007. Efecto del estrés por sombra sobre la producción en plantas de limonio (*Limonium* sp. cv. *Bluestream*). *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 1: 236-245.
- CHAVES, O. 2010. Dispersión de semillas por el mono araña *Ateles geoffroyi* en fragmentos y áreas de un bosque continuo de la selva Lacandona: implicaciones para la conservación. Tesis de doctorado. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. UNAM.
- CHAZDON, R. L. & FETCHER, N. 1984. Photosynthetic environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- CLARK, D. & CLARK, D. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79: 447-457.
- COLLINS, B. S., DUNNE, K.P. & PICKETT, S.T.A. 1985. Response of forest herbs to canopy gaps. Pp.217-234 en Pickett, S. T. A. & White P. S., (eds). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando, Florida.
- COSTA, J. MELO, F. SANTOS, B. & TABARELLI, M. 2012. Reduced availability of large seeds constrains Atlantic forest regeneration. *Acta Oecologica* 39: 61-66
- DALLING, J. W., LOVELOCK, C. E. & HUBBELL, S. P. 1999. Growth responses of seedlings of two Neotropical pioneer species to simulated forest gap environments. *Journal of Tropical Ecology* 15: 827-839.
- ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 7: 459-474.
- GONZÁLEZ-ZAMORA, A., ARROYO-RODRÍGUEZ, V., CHAVES, O., SÁNCHEZ-LÓPEZ, S., STONER, K.E. & RIBA-HERNÁNDEZ, P. 2009. Diet of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Mesoamerica: current knowledge and future directions. *American Journal of Primatology* 71: 8-20.
- JARAMILLO, V. & SANFORD, R. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forests. Pp. 346-361 en Bullock, S., Mooney, H. & Medina, E., (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge.
- HAMMER, Ø., HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontología Electrónica* 4: 9.
- INSTITUTO NACIONAL DE ECOLOGÍA. 2000. Programa de manejo reserva de la Biósfera Montes Azules. Ciudad de México. 255 pp.
- LAWTON, R.O. & PUTZ, F.E. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecological Society of America* 69: 764-777.
- MARTINEZ, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224.
- MEAVE DEL CASTILLO, J. 1990. Estructura y composición de la selva alta perennifolia de los alrededores de Bonampak. Universidad de Texas. Texas. 147 pp.
- MYERS, G. NEWTON, A. & MELGAREJO, O. 2000. The influence of canopy gap size on natural regeneration of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) in Bolivia. *Forest Ecology and Management* 127: 119-128.
- NICOTRA, A.B., CHAZDON, R. L. & IRIARTE, S. V. B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80:1908-1926.
- OCHOA-GAONA, S. & DOMÍNGUEZ-VÁZQUEZ, G. 2000. Distribución y fenología de la flora leñosa de Chajul, Selva Lacandona, Chiapas, México. *Brenesia* 54: 1-24.
- OSTERTAG, R. 1998. Belowground effects of canopy gaps in a tropical wet forest. *Ecology* 79: 1294-1304.
- PRIMACK, R.B. & LEE, H.S. 1991. Population dynamics of pioneer (*Macaranga*) trees and understorey (*Mallotus*) trees (Euphorbiaceae) in primary and selectively logged Bornean rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 7: 439-458.
- SÁNCHEZ-PÉREZ, B.R., CASTILLO-ACOSTA, O. & CÁMARA-CABRALES, L.C. 2011. Regeneración natural de la selva alta perennifolia en el parque estatal agua blanca, Macuspana, Tabasco, México. *Polibotánica* 32:63-88.
- SANTO-SILVA, E.E., ALMEIDA, W.R., MELO, F. P. L., ZICKEL, C. S. & TABARELLI, M. 2012. The Nature of seedling assemblages in a fragmented tropical landscape: implications for forest regeneration. *Biotropica* 45: 386-394.
- SMITH, D. LARSON, B. KELTY, M. & MARK S, A. 1997. The practice of silviculture applied forest ecology. Novena edición. 525 pp.
- STONER, K.E. & SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G.A. 2009. Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: Implications for management. *Forest Ecology and Management* 258: 903-906.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 2000. Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology* 148: 149-155.
- UHL, C., CLARK, K., DEZZEO, N. & MAQUINO, P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefalls gaps. *Ecology* 69: 751-763.

Efecto de borde sobre la herbivoría en un Bosque Tropical Húmedo en Chajul, Chiapas, México

Helen Salazar Arteaga*, Sergio Díaz Infante Maldonado**, Silvina Monge Rodríguez†¹, e Inara R. Leal***

*Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, México.

**Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México D.F.

†Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México D.F.

***Departamento de Botánica, Universidad Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.

¹Autor para la correspondencia: silvinamonge@gmail.com

Resumen: El cambio de uso de suelo genera la fragmentación de los bosques y la creación de bordes, donde proliferan plantas pioneras con menor cantidad de defensas químicas y de mayor calidad para los herbívoros. Aquí evaluamos cómo el efecto borde afecta la herbivoría en el bosque húmedo de Chajul, Chiapas, México. Nuestras expectativas fueron que los bordes presentarían mayor porcentaje de hojas dañadas por herbívoros, mayor porcentaje de área foliar dañada y menor variedad de daños que las hojas de plantas del interior del bosque. En general, encontramos un mayor porcentaje de hojas dañadas en el borde que en el interior (83.33% vs 63.67%, respectivamente), pero con menos tipos de daños (promedio \pm DE: 3.33 ± 0.33 vs 5.67 ± 1.33). Sin embargo, no hubo diferencia en el porcentaje de daño en las hojas de los dos ambientes ($10.58 \pm 13.93\%$ vs $6.74 \pm 12.01\%$). El mayor porcentaje de daños asociado a menor variedad de daño puede deberse al reemplazamiento de herbívoros especialistas por generalistas en el borde. Sin embargo, debido a la alta cantidad de luz, las plantas pueden compensar la herbivoría produciendo un mayor número de hojas. En conjunto, nuestros resultados indican que el aumento de la herbivoría en el borde es muy fuerte, pues con sólo tres réplicas pudimos observar diferencias significativas. Trabajos futuros deben acompañar la producción de hojas y sus tasas de herbivoría en áreas de borde e interior de bosque para evaluar con más precisión hasta qué punto las plantas son capaces de compensar la herbivoría.

Palabras claves: Defensa anti-herbivoría, comunidad de plantas, herbívoros generalistas, herbívoros especialistas, plantas pioneras.

INTRODUCCIÓN

La interacción planta-herbívoro es considerada uno de los procesos clave que modela las características de historia de vida y función de los ecosistemas. De acuerdo con Crawley (1983) y Marquis (1984), los herbívoros reducen la sobrevivencia, la adecuación y el tamaño poblacional de las plantas al consumir sus tejidos. Los herbívoros también pueden afectar fuertemente la organización de las comunidades vegetales, así como sus patrones de riqueza de especies (Hulme 1996). Se sabe que la herbivoría diferencial entre especies afecta negativamente el ritmo y la trayectoria de la sucesión de plantas, al afectar tanto especies tempranas, como tardías (Brown 1990, Zamora et al. 1999). Finalmente, debido a que los ecosistemas están estructurados por el flujo de energía que va desde las plantas, pasando por los consumidores, los depredadores y hasta los descomponedores, los herbívoros pueden afectar drásticamente las propiedades del ecosistema como la productividad primaria, la resiliencia, la riqueza de especies, la diversidad de cadenas alimenticias y patrones de reciclaje de nutrientes (Crawley 1983, Huntly 1991).

El cambio de uso del suelo dentro de un ecosistema causado por actividades humanas como la producción agrícola y ganadera, genera la fragmentación de la vegetación original y conlleva la creación de bordes en los límites del ecosistema natural. El borde es la zona de transición entre diferentes tipos de hábitat (Ries et al. 2004). En los fragmentos de bosque, de acuerdo con D'Angelo et al. (2004) y Tabarelli y Gascon (2005), los bordes pueden ser una fuente de degradación del ecosistema y provocar la pérdida de biodiversidad dentro de los bosques fragmentados, debido a importantes cambios abióticos (e.g. mayor iluminación y exposición al viento, y menor nivel de humedad) y bióticos (e.g. como recambio de especies). Dichas características hacen de los bordes de los

bosques tropicales húmedos sitios de mayor susceptibilidad a la desecación, así como a ambientes extremos a través de una variabilidad en los parámetros microclimáticos. Estos cambios incrementan la cantidad de árboles caídos, especialmente de árboles emergentes, reduciendo la cobertura vegetal así como la estratificación vertical (Laurance 2001). Por otro lado, la mayor disponibilidad de luz permite la proliferación de árboles pioneros además de lianas y hierbas (Wirth et al. 2008).

Con el cambio en la composición vegetal del borde del bosque, también es razonable esperar un cambio en la comunidad de herbívoros. Una revisión sobre la respuesta de los herbívoros a la creación del borde mostró que 85% de los 55 artículos encontrados reportaban aumentos en las poblaciones de herbívoros, especialmente de los generalistas (Wirth et al. 2008). Los mecanismos que explican este aumento incluyen: (1) condiciones microclimáticas favorables; (2) aumento de la calidad y cantidad de comida (i.e. aumento de plantas más palatables); y (3) disrupción de la regulación descendente (i.e. disminución de enemigos naturales como predadores y parásitos). Sin embargo, todavía no es claro cómo la creación del borde afecta la herbivoría de las plantas, especialmente en el nivel de la comunidad.

En el presente trabajo procuramos contestar la pregunta: ¿Cómo modifica el efecto de borde la herbivoría en el bosque tropical húmedo? Esperamos que el efecto de borde provoque un reemplazamiento de herbívoros especialistas por generalistas, debido a la proliferación de plantas pioneras. Las predicciones asociadas con nuestra hipótesis son tres: (1) el porcentaje de hojas con daño por herbivoría será más alto en el borde que en el interior del bosque; (2) el porcentaje de daño por herbivoría en las hojas será mayor en el borde que en el

interior; y (3) habrá mayor variedad de tipos de daños en el interior que en el borde.

MÉTODOS

Zona de estudio

Este estudio fue realizado en la Estación Chajul, ubicada dentro de la Reserva de la Biósfera Montes Azules, la cual se encuentra en la porción noreste del estado de Chiapas, México (INE-SEMARNAT 2000). La temperatura media anual va de los 24 a los 26 °C, la precipitación media anual es de 2,850 mm. La temporada de lluvias abarca de junio a enero y la época seca de febrero a abril (INE-SEMARNAT 2000). La vegetación dominante es selva alta perennifolia y subperennifolia (Arriaga et al. 2000) donde predominan los litosoles, relativamente ácidos, con poca materia orgánica y de baja fertilidad.

Diseño de muestreo

Ubicamos seis transectos de 125 m iniciados a partir del Circuito Miranda (Figura 1). En cada transecto, establecimos 25 puntos cuadrantes separados por 5 m en los cuales seleccionamos independientemente cuatro hojas al azar. Una vez colectadas todas las hojas revisamos para cada transecto la presencia/ausencia de herbivoría y clasificamos los tipos de daños (i.e. cortador de orilla, cortador de interior, hormiga cortadora, minador, agallador, raspador y otros daños). Del total de hojas por transecto seleccionamos una submuestra al azar de diez hojas, a las cuales medimos el porcentaje de daño por herbivoría con el programa Assess (2002).

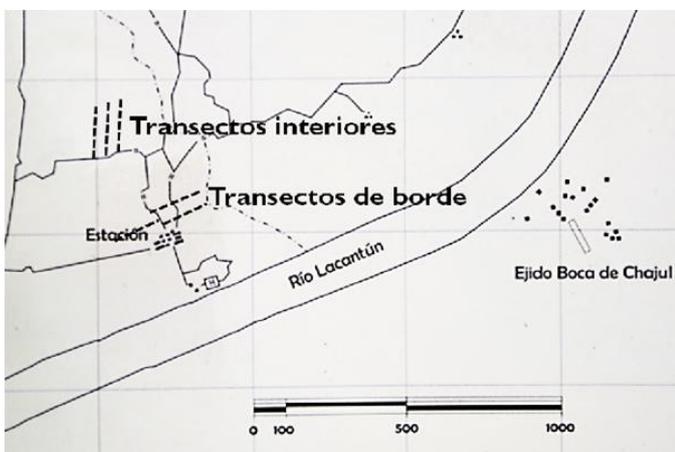


Figura 1. Localización de los transectos de borde e interior del bosque en la Estación Chajul, Reserva de la Biósfera Montes Azules, Chiapas, México. Cada transecto está separado por 10 m y la distancia entre borde e interior son 250 m.

Análisis estadísticos

Para comparar la proporción total de hojas dañadas y no dañadas en borde e interior usamos el estadístico χ^2 . Para comparar el promedio de la proporción de hojas dañadas y el promedio de la variedad de tipos de daño utilizamos pruebas de *t*-Student. La comparación del porcentaje de daño en las hojas fue analizada con la prueba de *U*-Mann Whitney. La normalidad de todos los residuos fue probada con Shapiro-Wilk. Las pruebas estadísticas están descritas en Zar (1999). Para lo anterior usamos los programas R y BioStatistics.

RESULTADOS

De las 600 hojas colectadas, 471 presentaron herbivoría, siendo 250 (83.33%) en el borde y 221 (73.67%) en el interior. El daño foliar fue causado principalmente por herbívoros masticadores que causan daño en la orilla de la hoja (50.31%) y por los que causan daño en el interior de la hoja (40.04%); pero también registramos herbívoros raspadores (5.03%), succionadores (1.67%), minadores (1.46%) y agalladores (1.25%).

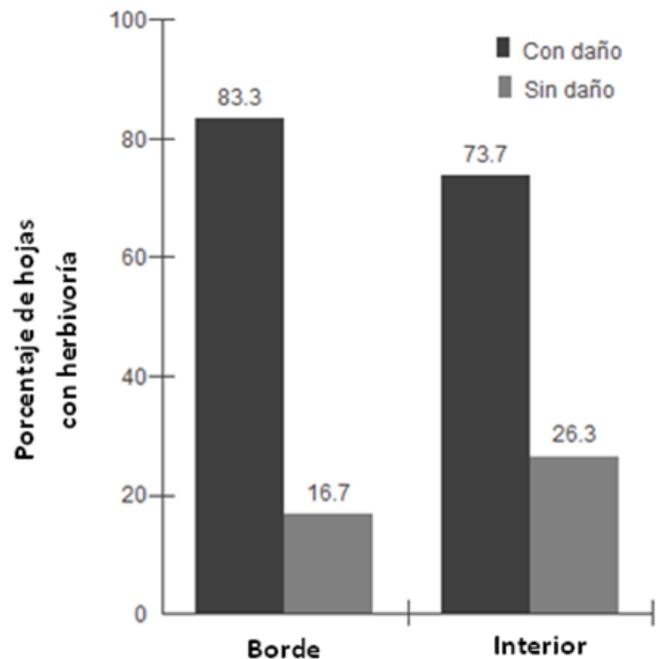


Figura 2. Porcentaje de hojas con y sin daño de herbívoros en áreas de borde e interior del bosque en la Estación Chajul, Reserva de la Biósfera Montes Azules, Chiapas, México.

Encontramos diferencias significativas del porcentaje de hojas dañadas por herbivoría entre las comunidades vegetales del interior y del borde, ya sea considerando todos los transectos combinados ($\chi^2 = 7.74$, g.l.=1, $P = 0.005$, Figura 2), como el promedio de los transectos ($t = 2.05$, gl = 4, $P = 0.005$, Figura 3). Por otro lado, el porcentaje de daño de las hojas no fue significativamente diferente entre las dos comunidades vegetales de borde e interior ($U = 357$, $N = 30$, $P = 0.08$, Figura 4). Finalmente, encontramos que la herbivoría en las hojas del borde fue realizada por menos tipos de herbívoros que en el interior ($t = 13.05$, gl = 4, $P = 0.035$, Figura 5).

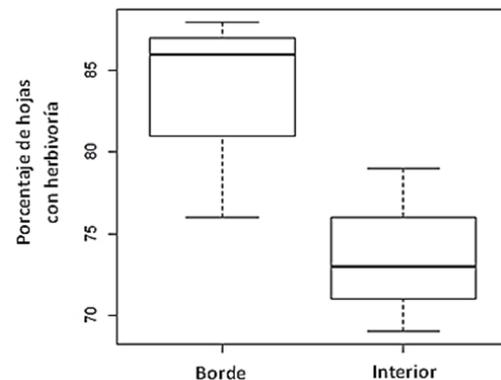


Figura 3. Promedio (\pm DE) de hojas con y sin daño de herbívoros en tres transectos de borde y tres de interior del bosque en la Estación Chajul, Reserva de la Biósfera Montes Azules, Chiapas, México

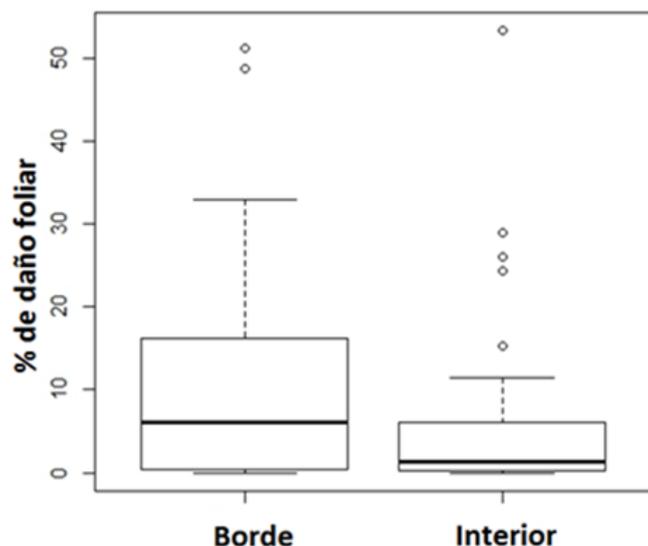


Figura 4. Mediana y cuartiles del porcentaje de daño en las hojas de borde e interior del bosque en la Estación Chajul, Reserva de la Biósfera Montes Azules, Chiapas, México.

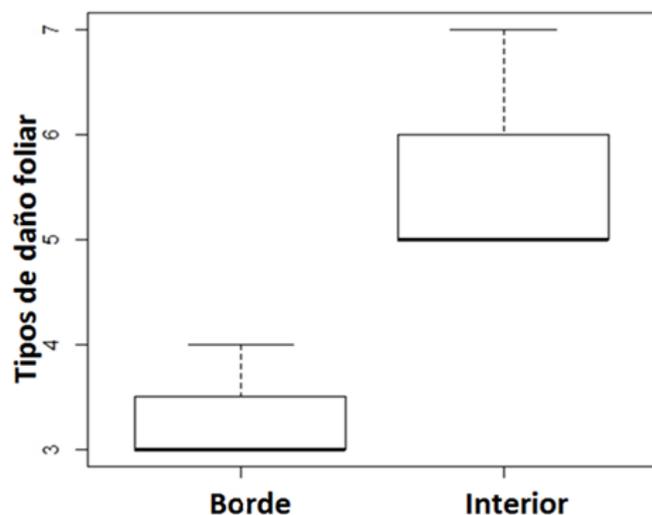


Figura 5. Promedio (\pm DE) de tipos de daños de herbívoros encontrados en hojas del borde e interior del bosque en la Estación Chajul, Reserva de la Biósfera Montes Azules, Chiapas, México.

DISCUSIÓN

De acuerdo a los resultados obtenidos, el efecto de borde provoca aumentos en el porcentaje de hojas con daños (i.e. mayor frecuencia de daño), aunque estos daños sean realizados por menos tipos de herbívoros (i.e. menor diversidad de daños). Eso se debe probablemente al reemplazamiento de las especies de herbívoros especialistas por especies generalistas (ver Barbosa et al. 2005, Wirth et al. 2008).

Tres mecanismos pueden explicar el aumento de herbívoros en zonas de borde del bosque: (1) condiciones microclimáticas más favorables; (2) la pérdida de sus depredadores; y (3) la proliferación de plantas pioneras (Wirth et al. 2008). Por un lado, el aumento en la temperatura favorece a las poblaciones de ciertas especies. Por otra parte, los bordes son conocidos como sumideros de las poblaciones de animales como el oso hormiguero y aves insectívoras del sotobosque en el caso de Chajul, los cuales pueden ser importantes agentes de control de las especies herbívoras (Laurance 2000, Wirth et al. 2008).

Finalmente, las plantas pioneras, al ser de rápido crecimiento y al presentar pocas defensas, ofrecen grandes cantidades de hojas palatables para los herbívoros e incrementan la abundancia de los mismos (Wirth et al. 2008).

Las respuestas de los herbívoros a la creación de bordes son frecuentemente especie-específicas (Harris & Burns 2000), pero hay un patrón general: el incremento en la abundancia de herbívoros generalistas como venados (Alverson et al. 1988), homópteros (Ozanne et al. 2000), ortópteros (Knight & Holt 2005) y hormigas cortadoras de hojas (Dohm et al. 2011, Wirth et al. 2007). En cambio, los grupos más especializados como lepidópteros, minadores y agalladores tienen respuestas más variables (Martínez et al. 2005). Lo anterior se refleja en la menor variedad de tipos de daño encontrados en la zona de borde comparado con el interior.

Aunque el aumento de los herbívoros en el borde parece ser un patrón fuerte, todavía no existe una imagen clara en términos de herbivoría, como se muestra en la revisión de Wirth et al. (2008). Estos autores encontraron que el 50% de los estudios reportan aumento de la herbivoría, 34% reportan disminución y el 31% no encontró ningún efecto. En este estudio encontramos un aumento significativo en el porcentaje de hojas con daño en el borde, pero el porcentaje de daño que estas hojas presentaron no fue diferente entre borde e interior. Esta falta de diferencia en el porcentaje de daño en las hojas de borde e interior puede deberse a la estrategia de tolerancia a la herbivoría de las plantas presentes en el borde, la cual consiste en compensar la pérdida foliar produciendo nuevas hojas (Strauss & Agrawal 1999). De esta forma, trabajos futuros deben dar seguimiento a la producción de hojas y a sus tasas de herbivoría en áreas de borde e interior de bosque, para verificar con más precisión hasta qué punto las plantas son capaces de compensar la herbivoría.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C. por la infraestructura disponible en la Estación Ecológica Chajul, y en el Campamento Tamandua, Chiapas, así como a la Universidad Nacional Autónoma de México y el Posgrado en Ciencias Biológicas por el apoyo logístico y financiero para la realización del curso. También nos gustaría agradecer a los doctores Víctor Arroyo Rodríguez, Marcelo Tabarelli, Braulio Santos y Felipe Melo, por sus aportaciones y comentarios en el trabajo de campo. Finalmente, queremos agradecer a todos los compañeros del curso “Ecología y Conservación de Bosques Tropicales Húmedos” por hacer de la estancia en la selva una experiencia extraordinaria.

LITERATURA CITADA

- ALVERSON W.S., WALLER D. M. Y SOLHEIM S. L. 1988. Forests deer edge effects in northern Wisconsin. *Conservation Biology* 2: 348-358.
- ARRIAGA L., ESPINOZA J. M., AGUILAR C., MARTÍNEZ E., GÓMEZ L. Y E. LOA. 2000. Lacandona. Pp. 149-152 en *Regiones Terrestres Prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- ASSESS 2002. *Image Analysis Software for Plant Disease Quantification*.
- CRAWLEY M. J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal plant interactions*. Blackwell Science, Oxford.
- INE-SEMARNAT. 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules. Instituto Nacional de Ecología. México, D.F.
- D'ANGELO S. A., ANDRADE A. C. S., LAURANCE S. G., LAURANCE W. F. Y MESQUITA R. C. G. 2004. Inferred causes of tree mortality in

- fragmented and intact Amazonian forests. *Journal of Tropical Ecology* 20: 243-246.
- DOHM C., LEAL I. R., TABARELLI M., MEYER S. T. Y R. WIRTH. 2011. Leaf-cutting ants proliferate in the Amazon: an expected response to forest edge? *Journal of Tropical Ecology* 27: 645-649.
- HARRIS L. D. Y BURNS B. R. 2000. Beetle assemblages of kahikatea forests fragments in a pasture-dominated landscape. *New Zealand Journal of Ecology* 24: 57-67.
- HULME P. E. 1996. Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *Journal of Ecology* 84: 609-615.
- HUNTLY N. 1991. Herbivores and the dynamic of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 22: 477-503.
- KNIGHT T. M. Y HOLT R. D. 2005. Fire generates spatial gradients in herbivory: an example from a Florida sandhill ecosystem. *Ecology* 86: 587-593.
- LAURANCE W. F. 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 134-135.
- LAURANCE W. F. 2001. Fragmentation and plant communities: synthesis and implications for landscape management. Pp. 158-168 en Bierregaard R. O. Jr., Gascon C., Lovejoy T. E. y Mesquita R. C. G. *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven.
- MARQUIS R. J. 1984. Leaf herbivores decreased fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.
- MARQUIS R. J. Y BRAKER H. E. 1994. Plant-herbivore interactions: Diversity, specificity, and impact. Pp. 261-281 en L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G.S. Hartshorn (eds). *La Selva, ecology and natural history of neotropical rain forest*. Chicago, The University Chicago Press.
- MARTÍNEZ J. J. I. MOKADY O. Y WOOL D. 2005. Patch size and patch quality of gall-inducing aphids in a mosaic landscape in Israel. *Landscape Ecology* 20: 1013-1024.
- OZANNE C. M. P., SPEIGHT M. R., HAMBLER C. Y EVANS H. F. 2000. Isolated trees and forest patches: Patterns in canopy arthropod abundance and diversity in *Pinus sylvestris* (Scots Pine). *Ecological Management* 137: 53-63.
- RIES L., FLETCHER R. J., BATTIN J. Y SISK T. D. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 491-522.
- STRAUSS SY Y AGRAWAL AA. 1999. The ecology evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 179-185.
- TABARELLI M. Y GASCON C. 2005. Lessons from fragmentation research: improving management and policy guidelines for biodiversity conservation. *Conservation Biology* 19: 734-739.
- WIRTH R., MEYER S. T., LEAL I. R. 2008. Plant herbivore interactions at the forest edge. *Progress in Botany* 69: 424-448.

Efecto de la apertura del dosel en la reproducción de dos especies de *Heliconia* (Heliconaceae) en el sureste de México

Sonia Gaytan Jiménez*¹, Cuauhtémoc Gutiérrez-Hernández** , María Isabel Herrera-Juárez*** , & Bráulio A. Santos†

*Centro de Ciencias de la Atmósfera, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

**Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

***Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

†Universidad Federal da Paraíba, Brasil.

¹Autor para la correspondencia: sonrisa_js@hotmail.com

Resumen: Existe una competencia del recurso luz debido a la complejidad estructural de vegetación en los bosques húmedos tropicales. En este trabajo se probó si el aumento en la disponibilidad de luz para las plantas que habitan en el sotobosque favorece su reproducción sexual. Utilizando como modelo de estudio dos especies del género *Heliconia*, se puso a prueba si el incremento en la apertura de dosel aumenta la producción de inflorescencias. Encontramos una relación positiva entre el número de inflorescencias por planta en *Heliconia librata*, una especie demandante de luz. Por otro lado, *H. aurantiaca* no presentó diferencias significativas entre variables debido a su mayor tolerancia a la sombra. A pesar del limitado rango de la apertura del dosel muestreado (<15%), nuestros resultados muestran que especies de heliconias menos tolerantes a la sombra, la cantidad de luz disponible influye positivamente en su reproducción.

Palabras claves: Chajúl, producción de inflorescencias, reproducción sexual, tolerancia a la sombra.

INTRODUCCIÓN

Las plantas dependen de la luz del sol para la producción de energía necesaria para su germinación, crecimiento, supervivencia y reproducción (Artavia et al. 2004). La complejidad estructural de la vegetación en el bosque húmedo tropical influye en la cantidad de luz disponible para las plantas que habitan en el sotobosque, lo que puede constituir un factor clave en su reproducción (Romo 2005). Esta complejidad estructural es producto de procesos ecológicos y evolutivos que han generado una gran cantidad de especies que ocupan diferentes estratos del bosque, pero también está asociada con eventos naturales de disturbio de pequeña escala que han operado a lo largo de millones de años (Denslow 1987). En el sotobosque cerrado, la luz llega al sotobosque es menor al 1%, y en respuesta a esta limitación las plantas han desarrollado una gran diversidad de estrategias fisiológicas y morfológicas (Philip et al. 1998).

Para el crecimiento y reproducción de algunas plantas del sotobosque algunos autores mencionan que un aumento en la disponibilidad de luz resulta beneficioso para la producción de inflorescencias (Bruna & Ribeiro 2005, Schleuning & Matthies 2008, Souza & Martins 2004). En este trabajo utilizamos como modelo de estudio a las monocotiledóneas del género *Heliconia* (Zingiberales: Heliconiaceae) que se caracterizan por presentar un rizoma perenne con una alta capacidad de almacenamiento de energía y del cual emergen periódicamente vástagos de ciclo de vida corto (i.e. 2 años) capaces de producir solo una inflorescencia (Berry & Kress 1991). Son plantas frecuentes en áreas con alta disponibilidad de luz, sin embargo, algunas especies se han adaptado al sotobosque sombreado (Berry & Kress 2001, Stiles 1975). Además su éxito reproductivo depende en su mayoría de su interacción mutualista con las especies de colibríes que polinizan sus flores (Stiles 1975).

Con base en este fenómeno la hipótesis central de este trabajo es que el incremento en la disponibilidad de luz para las

plantas que habitan en el sotobosque favorece su reproducción sexual. Por tanto, se espera que el incremento en la apertura de dosel aumente la producción de inflorescencias.

MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en la Estación Biológica Chajul (16°07' N, 90°55' O), localizada en los límites sureños de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, en el estado de Chiapas, México. La temperatura anual media varía entre 18 y 31.8 °C, con una precipitación media anual de 3,000 mm. El tipo de vegetación dominante en la región es el bosque húmedo tropical de tierras bajas, con un dosel que puede alcanzar una altura máxima de 40 m (Siebe et al. 1995).

Variables de respuesta y factores evaluados

El muestreo se realizó en los senderos que se encuentran dentro de la estación. Seleccionamos 20 individuos de las especies *Heliconia librata* y *H. aurantiaca*, dos especies frecuentes en el sotobosque y con características morfológicas distintas. Para cada individuo cuantificamos el número de inflorescencias vivas y muertas con la finalidad de conocer de manera indirecta la reproducción de las plantas. Medimos el número de vástagos producidos por los individuos para controlar el efecto del tamaño de la planta sobre la producción de inflorescencias. Estimamos la cantidad de luz disponible a partir del porcentaje de apertura del dosel con ayuda de un densiómetro, con el objetivo de evaluar el impacto de la disponibilidad de luz sobre la reproducción de las plantas.

Análisis de datos

Para evaluar el impacto de la apertura de luz y el número de inflorescencias utilizamos un modelo lineal generalizado (GLM) con error tipo Poisson. El número de vástagos fue incluido como covariable dentro del modelo para controlar el efecto del tamaño de la planta sobre la producción de inflorescencias.

RESULTADOS

El número de inflorescencias promedio por planta fue similar en ambas especies de *Heliconia* (Tabla 1). Sin embargo, el número de vástagos fue tres veces mayor en *H. librata* que en *H. aurantiaca* (Tabla 1). El número de inflorescencias estuvo positivamente relacionado con la apertura del dosel en *H. librata* ($\chi^2 = 6.34$, g.l.= 1, P = 0.012, Tabla 2; Figura 1), pero no en *H. aurantiaca* ($\chi^2 = 0.33$, g.l.= 1, P = 0.568, Tabla 2; Figura 2).

Tabla 1. Valores promedio y rangos de variación observada en el número de inflorescencias, tamaño (numero de vástagos) y disponibilidad de luz (apertura del dosel) en *H. librata* y *H. aurantiaca* en la Estación Chajul, Chiapas.

	<i>H. librata</i>	<i>H. aurantiaca</i>
No. Inflorescencias	1.9 (0-14)	1.7 (0-5)
No. de vástagos	12.1 (2-52)	4.8 (1-10)
Apertura del dosel (%)	7.8 (3.6-15.3)	5.5 (3.6-8.7)

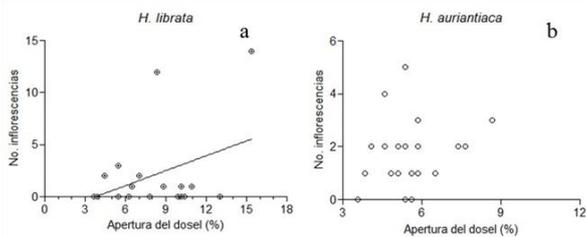


Figura 1. Relación entre la apertura del dosel y el número de inflorescencias para *H. librata* (a) y *H. aurantiaca* (b).

Tabla 2. Efecto de la apertura del dosel en la producción de inflorescencias en *H. librata* y *H. aurantiaca* controlando el efecto del número de vástagos en la Estación Chajul, Chiapas. Se muestra el valor de χ^2 y de P para cada una de las variables. El signo del estimados (+/-) indica la dirección del efecto del factor sobre la variable de respuesta. E.E. = error estándar.

Fuente de variación	Estimador	g.l.	χ^2	P
<i>H. librata</i>				
Apertura del dosel (%)	0.11 (E.E. 0.04)	1	6.34	0.012
No. de vástagos	0.06 (E.E. 1.25)	1	53.96	<0.001
<i>H. aurantiaca</i>				
Apertura del dosel (%)	-0.08 (E.E. 0.14)	1	0.33	0.568
No. de vástagos	0.2 (E.E. 1.02)	1	6.96	0.018

DISCUSIÓN

Nuestros resultados indican que la apertura del dosel está positivamente relacionada con el número de inflorescencias en *H. librata* pero no en *H. aurantiaca*. Esto sugiere que el incremento en la disponibilidad de luz, promueve la reproducción sexual en la planta (aumento en el número de inflorescencias).

En términos energéticos, la producción de inflorescencias representa una gran inversión de energía para la reproducción. De acuerdo con Santos (2011), *H. librata* es una planta de mayor altura, mayor tamaño y con mayor número de brácteas. Además, la inflorescencia de esta especie es notablemente mayor que la de *H. aurantiaca*, y por tanto, requiere más energía para fabricarlas. Esto sugiere que *H. librata* puede ser una especie más dependiente del recurso lumínico, lo que puede explicar porqué la respuesta de esta especie al incremento de la apertura del dosel fue mayor que en *H. librata*.

El hecho de que la apertura del dosel no afecte de forma significativa la producción de inflorescencias de *H. aurantiaca* puede ser explicado por las adaptaciones fisiológicas que muestra esta especie a los ambientes con baja disponibilidad de recurso luz. Esto coincide con lo reportado por Geertsen (1990), quien encontró una mayor respuesta en la reproducción a niveles bajos de exposición a la luz. Aunque la mayoría de heliconias se encuentran favorecidas por el aumento del recurso lumínico, existen evidencias de que los claros naturales dentro del bosque no siempre resultan benéficos (e.g. aumento en la temperatura de la planta y desecación) para las plantas que se encuentran adaptadas a la sombra del sotobosque (Gagnon et al. 2010).

A pesar de lo anterior, es importante reconocer algunas limitaciones del muestreo. El más importante es que el rango de variación en la apertura del dosel fue muy bajo (<15% de apertura). Por tanto, estudios futuros son necesarios para incluir un mayor rango de variación en la apertura de dosel y probar con mayor precisión el impacto de esta variable sobre la producción de inflorescencias de heliconias.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresamos nuestro agradecimiento al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM y al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por financiar el curso y nuestra estancia en el mismo. También agradecemos al personal de la Estación Chajul, Campamento Tamandua y Estación Los Tuxtles por hacer tan grata nuestra estancia. A todos los profesores del curso por su valiosa contribución a nuestra formación como científicos. A los estudiantes del curso “Ecología y Conservación del Bosque Tropical Húmedo” por su excelente compañía y por sus aportaciones a este manuscrito.

LITERATURA CITADA

ARTAVIA, G., ECKHARDT, K. & ARAUJO, J. 2004. Efecto de la luz sobre la densidad y morfología de las plantas en un claro dominado por *Duroia hirsuta*, Estación Biológica Madre Selva. Río Osora, Iquitos, Peru.
 BERRY, F. & KREBS, J.W. 1995. *Heliconia*: an identification guide. Smithsonian Institute Press, Washington and London.
 BRUNA, M.E. & NOGUEIRA R. M. 2005. The compensatory responses of an understory herb to experimental damage are habitat-dependent. *American Journal Botanic* 92:2101-2106.

- DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 18:431-451.
- GAGNON, P. R., BRUNA, E. M., RÜBIM, P., DARRIGO, M. R., LITTELL, R. C., URIARTE, M. & KRESS, W. J. 2011. Growth of an understory herb is chronically reduced in Amazonian forest fragments. Biological Conservation 144: 830-835.
- GEERTSEN, V. 1990. Influence of photoperiod and temperature on the growth and flowering of *Heliconia aurantiaca*. HortScience 25: 646-648.
- PHILIP, W., RUNDEL, M., RASOUL, S., GIBSON, C. & ESLER, K.J. 1998. Structural and physiological adaptation to light environments in Neotropical *Heliconia* (Heliconiaceae). Journal of Tropical Ecology 14:789-801.
- ROMO, R.M. 2005. Efecto de la luz en el crecimiento de plántulas de *Dipteryx micrantha* Harms "Shihuahuaco" trasplantadas a sotobosques claros y plantaciones. Ecología Aplicada 4:1-8.
- SANTOS, B.A. 2011. Interacción de heliconias con insectos, herbívoros y hongos patógenos foliares en una selva fragmentada. Tesis Doctoral. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F.
- SCHOEN, D. J. & DUBUC, M. 1990. The evolution of inflorescence size and number: a gamete-packaging strategy in plants. The American Naturalist 135:841-857.
- SCHLEUNING, M., V. HUAMAN, D. & MATTHIES. 2008. Flooding and canopy dynamics shape the demography of a clonal Amazon understory herb. Journal Ecology 96: 1045-1055.
- SIEBE, C., MARTÍNEZ-RAMOS, M., SEGURA-WARNHOLTZ, G., RODRÍGUEZ VELAZQUEZ, J. & SÁNCHEZ-BELTRÁN S. 1995. Soils and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, Southeast Mexico. Pp. 40-58 en Simorangkir, D. (eds). Proceedings of the international congress on soils of tropical forest ecosystems. University Press, Samarinda, Indonesia.
- SOUZA, A. F., & MARTINS, F. R. 2004. Microsite specialization and spatial distribution of *Geonoma brevispatha*, a clonal palm in south-eastern Brazil. Ecology 19: 521-532.
- STEIN, K., TEMPLIN, M., HENSEN, I., FISCHER, M., MATTHIES, D. & SCHLEUNING, M. 2013. Negative effects of conspecific floral density on fruit set of two Neotropical understory plants. Biotropica 45:25-332.

¿La herbivoría simulada aumenta el éxito reproductivo de *Reinhardtia simplex* (Arecaceae) en un bosque tropical húmedo?

Alana Pacheco^{*,1}, Jaime Santiago[†], y Felipe P. L. Melo^{**}

^{*}Instituto de Biología, tercer circuito exterior S/N, Ciudad Universitaria, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 04510.

[†]Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México. D. F.

^{**}Universidad Federal de Pernambuco, Recife, Brasil

¹Autor para la correspondencia: biologia.evolve@gmail.com

Resumen: En los bosques tropicales las altas tasas de herbivoría han generado la evolución de diversas estrategias en las plantas para evitar los daños por herbívoros. La simulación de herbivoría es una adaptación presente en algunas especies para ser menos atractivos a sus posibles herbívoros. En este estudio pusimos a prueba si esta estrategia evita un daño real en las hojas y favorece el éxito reproductivo expresado en el número de frutos y vigor de la planta. El modelo de estudio fue *Reinhardtia simplex* (Arecaceae), una palma exclusiva de sotobosque que presenta bordes altamente aserrados con espacios variables entre foliolos; aquí identificado como una simulación de herbivoría. Trabajamos en la Estación Chajul, dentro de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules, Chiapas. Muestreamos 21 plantas en fructificación, su éxito reproductivo, su vigor y la cobertura de dosel. Se cuantificó el grado de herbivoría simulada y real con el software Assess 2.0. La herbivoría simulada varió entre 10 y 40%, mientras que las hojas presentaron un daño de 0 a 6%. Sin embargo, no hubo correlación significativa entre la herbivoría simulada y el éxito reproductivo (número de frutos) ($r = 0.02$, $N = 21$, $P = 0.5$). La morfología foliar de *Reinhardtia simplex* es una característica que no está correlacionada directamente el éxito reproductivo expresado en el número de frutos y vigor de la planta.

Palabras claves: Daño evitado, evolución foliar, sotobosque, foliolo aserrado, Chiapas.

INTRODUCCIÓN

Una de las interacciones bióticas de mayor impacto en las comunidades naturales es la herbivoría (Dirzo 1984), en la que los animales se comen alguna parte del tejido de las plantas (hojas, tallo, flores, frutos, raíces, etc). La herbivoría puede tener numerosos efectos negativos en la adecuación de las plantas (e.g. crecimiento, éxito reproductivo, supervivencia) y en la reducción de habilidad competitiva (Coley & Barone 1996).

La respuesta de la plantas ante el ataque de los herbívoros, dependerá de la disponibilidad de recursos durante el desarrollo y la producción de defensas de la planta (Boege & Dirzo 2004). Este es considerado un fenómeno importante y decisivo en el proceso evolutivo de las plantas y juega un papel determinante en la morfología foliar (Coley & Barone 1996, Raghu & Dhileepan 2005).

Los patrones de herbivoría son cuantitativamente y cualitativamente más importantes en bosques tropicales húmedos, que en zonas templadas. La herbivoría promedio en zonas templadas es de 7.1% al año, mientras que en el sotobosque en bosques tropicales húmedos es de hasta el 11.1% en promedio al año (Coley & Barone 1996).

Las hojas son las principales estructuras sujetas al daño por diversos vertebrados e invertebrados, los cuales presentan diversos grados de especialización en los patrones de ataque (Sánchez-Ramos et al. 2010). Ante esta interacción, las especies vegetales han respondido con mecanismos de defensa químicas, físicas y fenológicas (Abdala-Torres & Parra-Tabla 2005, Boege & Dirzo 2004, Coley & Barone 1996). Entre estas se encuentran las variaciones de contenido nutricional de acuerdo a la edad de la hoja (e.g. bajo contenido de nitrógeno y agua), la producción de metabolitos secundarios y la morfología de la hoja (Coley & Barone 1996).

Una de las estrategias más interesantes es la simulación de herbivoría que algunas especies desarrollaron como defensa

(Raghu & Dhileepan 2005). La divergencia en el tamaño y la forma foliar entre especies pudo haber reducido el riesgo de una especie de planta particular para ser reconocida como alimento potencial por herbívoros visuales. Por lo tanto, es considerado uno de los mecanismos evolutivos de las plantas en respuesta a la herbivoría (Brown et al. 1991).

En este estudio proponemos que la herbivoría simulada en *Reinhardtia simplex* (Arecaceae), una especie del sotobosque, es un mecanismo de defensa contra los herbívoros al contar con hojas con la apariencia de haber sufrido defoliación. Si la simulación de daño por herbivoría en *R. simplex* evita un daño real en las hojas, ésta representa una estrategia que favorece su éxito reproductivo. Por lo tanto, si esta hipótesis es correcta, es razonable esperar que los individuos que presenten mayor porcentaje de herbivoría simulada tendrán menor herbivoría real y un mayor éxito reproductivo.

MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio fue conducido en el bosque tropical húmedo dentro de la Estación Chajul, localizada en la Reserva de la Biosfera de Montes Azules, en la región de la Selva Lacandona, en la porción noreste del estado de Chiapas, México. El clima es cálido y húmedo, con una precipitación anual promedio de 3850 mm, y una temperatura media anual de 22 °C (Boege & Dirzo 2004). La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza ha declarado a la Lacandona como uno de los sitios de diversidad sobresaliente en Mesoamérica (INE 2000).

Diseño experimental

El género *Reinhardtia* pertenece a la familia Arecaceae y se distribuye únicamente en los trópicos de América. Cuenta con seis especies, de las cuales *R. simplex* es endémica de México y habita en los bosques perennifolios de Chiapas (Ibarra-Manríquez & Mendoza 2003). Esta palma es una especie característica del sotobosque que presenta bordes altamente aserrados con espacios variables entre foliolos.

Para analizar la eficacia de la simulación del daño por herbivoría en plantas de *R. simplex*, muestreamos 21 plantas que se encontraban en fructificación. Éstas se eligieron al azar por un mínimo de 15 metros de separación a lo largo de un transecto. Como éxito reproductivo se contabilizaron las variables reproductivas: número de frutos, tamaño y cantidad de escapos florales. Como control de la variable entre el éxito reproductivo y la herbivoría simulada se estimó la altura, como medida de vigor. El número de frutos por individuo se contó considerando la presencia de frutos y los cálices que habían desprendido el fruto previamente.

Se estimó la cobertura del dosel mediante un densiómetro para analizar la relación entre la cantidad de luz y el vigor de la planta. Colectamos dos hojas adyacentes al ápice de cada planta, las cuales se fotografiaron en fondo azul. Las imágenes se analizaron en el programa Assess 2.0 (APS 2008) para estimar el porcentaje de herbivoría simulada, el cual se calculó al trazar el contorno de la hoja sin daño. Para estimar el porcentaje de herbivoría real consideramos la presencia de epífilas y daño foliar.

Análisis de datos

Primeramente realizamos un análisis de correlación para buscar relaciones entre las variables explicativas y de respuesta. Este procedimiento fue necesario para evitar el uso de variables correlacionadas en los modelos finales que pudieran causar colinearidad. Posteriormente, utilizamos una regresión múltiple para probar si había respuesta del éxito reproductivo de *R. simplex* a la herbivoría simulada y real, y las covariables ambientales y de vigor de la planta. Los análisis fueron hechos con el paquete estadístico JMP 4.0 (SAS Institute 2002).

RESULTADOS

Las plantas de *R. simplex* con mayor altura fueron más abundantes en las zonas con menor cobertura del dosel, lo que indica que es una especie tolerante a la sombra ($r = 0.3$, $N = 21$, $P < 0.05$). Hubo una alta correlación entre el tamaño del escapo y el número de frutos ($r = 0.85$, $N = 21$, $P < 0.001$). Debido a que ambas son estructuras reproductivas, se utilizó sólo la cantidad de frutos como indicador del éxito de reproducción.

El porcentaje de herbivoría simulada varió entre 10 y 40%, siendo la media de 26.4%, mientras que el daño por herbivoría real varió entre 0-6%, y la media fue de 1.31% (Figura 1). No encontramos ninguna relación al analizar la relación entre el número de frutos y el porcentaje de daño simulado y el daño real por herbivoría (Figura 2); asimismo, no encontramos relación de este parámetro con las variables ambientales medidas (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen de ANOVA de la relación entre frutos y las variables ambientales y de herbivoría de *R. simplex* en un bosque tropical húmedo de Chiapas, México.

FV	Estimación	ES	t	P
Altura (cm)	0.39	0.26	1.46	0.16
Apertura dosel %	0.19	0.66	0.28	0.78
Herbivoría simulada %	0.67	0.64	1.05	0.31
Herbivoría real %	-1.03	2.71	-0.38	0.71

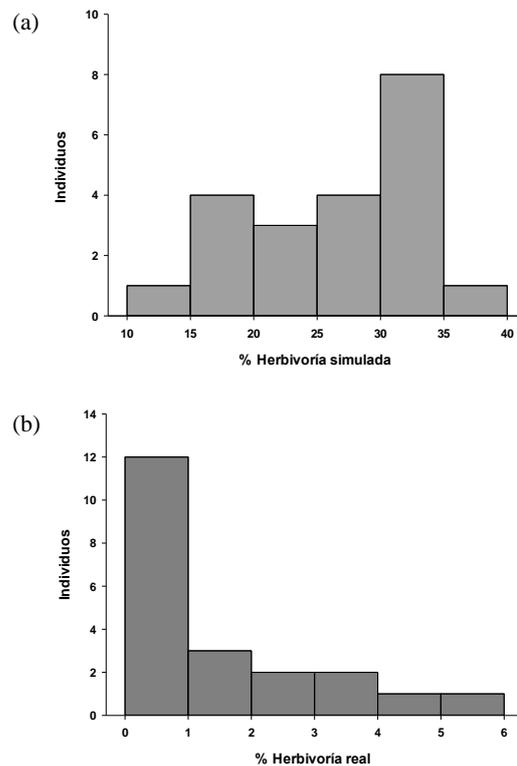


Figura 1. Histograma del porcentaje de daño por herbivoría simulado (Media 26.4, SD 7.01) (a); Histograma del porcentaje de daño real (Media 1.31, SD 1.6) (b) de *R. simplex* en un bosque tropical húmedo de Chiapas, México.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados indican que la simulación de daño por herbivoría es una estrategia que no está directamente correlacionada con el éxito reproductivo de *R. simplex*, expresado en el número de frutos y vigor de la planta. Consideramos que la morfología foliar de esta planta no es la única variable que evita el daño por herbivoría y que otros factores influyen en la adecuación de la especie.

El fenómeno de herbivoría simulada no fue la mayor fuerza de selección que originó la forma de sus hojas. De acuerdo con Brown et al. (1991), en algunas especies de plantas esta característica pudo haber representado una ventaja de adecuación. Por lo tanto, uno de los mecanismos evolutivos de las plantas en respuesta al daño por herbivoría al reducir el riesgo de ser reconocida como alimento potencial.

El porcentaje de herbivoría foliar que presenta *R. simplex* (1.3%) es menor comparada con otras especies de la familia Arecaceae que no presentan el fenómeno de herbivoría simulada. Ejemplos de ello son *Euterpe edulis* (Carvalho et al.

1999) y *Chamaedorea radicalis* (Sánchez-Ramos et al. 2010), cuyo daño por herbívoros es de un 30.3% y 23.2%, respectivamente.

El porcentaje de herbivoría que presentaron las hojas de *R. simplex* podría relacionarse a que es una especie tolerante a la sombra, lo que influiría en un mayor desarrollo de estrategias de defensa. Coley & Barone (1996) consideran que la resistencia a la herbivoría es una respuesta evolutiva común en hábitats de sotobosque en los que la luz es un recurso limitado. Por lo tanto, es frecuente que plantas de este estrato presenten defensas químicas o estrategias mecánicas para evitar el ataque por herbívoros.

Diversos autores mencionan que cuantificar sólo la cantidad de tejido de la hoja que ha sufrido ataques por herbívoros es una subestimación del daño al individuo. Por lo tanto, consideramos que es necesario evaluar si las defensas químicas, mecánicas y fenológicas de *R. simplex* estarían actuando como las variables que mejor expliquen la relación entre el reducido daño por herbivoría y el éxito reproductivo en esta especie.

La morfología foliar de *Reinhardtia simplex* es una adaptación que no explica directamente el éxito reproductivo expresado en el número de frutos y vigor de la planta. El bajo porcentaje de herbivoría que presentaron las hojas de *Reinhardtia simplex* no se relaciona directamente con una posible simulación de daño por herbivoría. Por lo tanto, es necesario analizar si las defensas químicas, mecánicas y fenológicas de la especie pueden explicar si existe una relación entre el reducido daño por herbivoría y su éxito reproductivo.

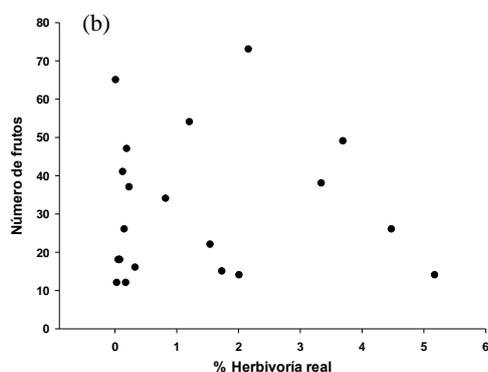
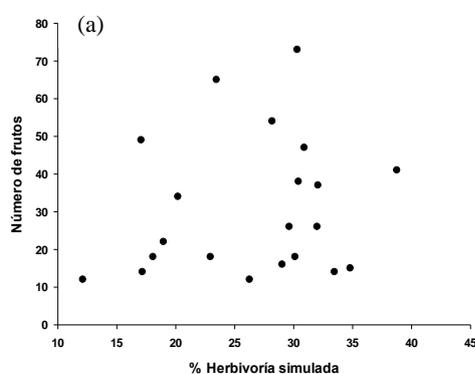


Figura 2. Relación entre el número de frutos y el porcentaje de herbivoría simulada ($r=0.02$, $N=21$, $P=0.5$) (a); y relación entre el número de frutos y el porcentaje de herbivoría real ($r=0.03$, $N=21$, $P=0.8$) (b) de *R. simplex* en un bosque tropical húmedo de Chiapas, México.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por las becas otorgada para realizar nuestros estudios de maestría. Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por financiar parte del curso “Ecología y Conservación del Bosque Tropical Húmedo”. Al personal de la Estación Biológica de Chajúl, Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C. por su apoyo, hospitalidad y facilidades para realizar este proyecto. Al Dr. Víctor Arroyo Rodríguez y a los doctores invitados Dr. Marcelo Tabarelli, Dra. Inara R. Leal y al Dr. Bráulio A. Santos, por sus valiosas aportaciones y correcciones de este proyecto.

LITERATURA CITADA

- ABDALA-ROBERTS, L. & PARRA-TABLA, V. 2005. Artificial defoliation induces trichome production in the tropical shrub *Cnidiosolus acontifolius* (Euphorbiaceae). *Biotropica* 37:251-257.
- AMERICAN PHITOPATHOLOGICAL SOCIETY (APS). 2008. Image Analysis Software for Plant Disease Quantification. Minnesota.
- BOEGE, K. & DIRZO, R. 2004. Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (Caesalpinaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology* 175:56-69.
- BROWN, V. K., LAWTON, J.H. & GRUBB, P. J. 1991. Herbivory and the evolution of leaf size and shape (and discussion). *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 333: 265-272.
- CARVALHO, R. M., F. R. MARTINS & F. A. SANTOS. 1999. Leaf ecology of pre-reproductive ontogenetic stages of the palm tree *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). *Annals of Botany* 83: 225-233.
- COLEY, P.D. & BARONE, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305-335.
- DIRZO, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. Pp. 141-165 en DIRZO, R. & SARUKHÁN, J. (eds.) *Perspectives in Plant Population Ecology*. Sinauer Associates Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G. & MENDOZA, A. 2003. *Reinhardtia elegans* Mart. (Arecaceae): una palma endémica del bosque mesófilo de montaña mexicano. *Acta Botánica Mexicana* 63:47-54.
- INSTITUTO NACIONAL DE ECOLOGIA (INE). 2000. Programa de manejo Reserva de la Biosfera Montes Azules. SEMARNAT, Ciudad de México. 256 pp.
- MARTÍNEZ, E., C. H. RAMOS Y F. CHIANG. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 99-177.
- RAGHU, S. & DHILEEPAN, K. 2005. The value of simulating herbivory in selecting effective weed control agents. *Biological Control* 34:265-273.
- SANCHEZ-RAMOS, G., REYES-CASTILLO, P., MORA, A. & MARTINEZ-ÁVALOS, J. G. 2010. Estudio de la herbivoría de la palma Camedor (*Chamaedorea radicalis* Mart.), en la Sierra Madre Oriental de Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 26:153-172.
- SAS INSTITUTE. 2002. JMP (V5) Statistical Discovery Software. Cary.









El contenido de cada artículo es responsabilidad de los autores, ya que no siempre refleja la opinión de todos los profesores y estudiantes del curso. El contenido de esta revista puede reproducirse siempre que se citen la fuente y el autor.

Financiamiento y apoyo logístico: Este curso no podría haberse realizado sin el apoyo de Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C. y la Universidad Nacional Autónoma de México (Posgrado en Ciencias Biológicas, Centro de Investigaciones en Ecosistemas y Escuela Nacional de Estudios Superiores, ENES-Morelia).

Agradecimientos especiales:

Al M. C. Javier de la Maza, M. C. Julia Carabias y todo el personal y staff de la Estación Chajul. Gracias por todo su apoyo, sin el cual este curso no habría sido posible!

A todos los ejidatarios y amigos de Flor de Marqués. En particular, a todos los miembros del grupo Tamandúa... nuestro más sincero agradecimiento por toda vuestra ayuda y amistad durante los días que estuvimos en el Campamento.

A los profesores invitados del curso, de nuevo, muchísimas gracias por venir a México y compartirnos tanta sabiduría y experiencia sobre los bosques tropicales !

A todos los estudiantes del curso: La Fire, La Remota, La Aislada, Alana-la-Rana, Jaimito, Chuza, El Cuate-Moc, Las Maricas, El Papi, Chuvi, y a todos los "cachondos" que la libraron y quedaron sin apodo (Silvina, Elâine y Sergio). Espero que hayan disfrutado del curso y que continúen contribuyendo al conocimiento y conservación del bosque tropical húmedo!

Edición: Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM. E-mail: arroyo@cieco.unam.mx