

Tesis de Posgrado

Fenología y mecanismos de interacción en el bosque de Quebracho Colorado, Blanco y Mistol

Protomastro, Jorge Juan

1988

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Protomastro, Jorge Juan. (1988). Fenología y mecanismos de interacción en el bosque de Quebracho Colorado, Blanco y Mistol. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2123_Protomastro.pdf

Cita tipo Chicago:

Protomastro, Jorge Juan. "Fenología y mecanismos de interacción en el bosque de Quebracho Colorado, Blanco y Mistol". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1988.

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2123_Protomastro.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

BIBLIOTECA CENTRAL
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS
Y NATURALES / UBA

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

FENOLOGIA Y MECANISMOS DE INTERACCION EN EL BOSQUE DE QUEBRACHO
COLORADO, BLANCO, Y MISTOL.

AUTOR: JORGE JUAN PROTOMASTRO

DIRECTOR: EDUARDO H. RAPOPORT

LUGAR DE TRABAJO: DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

8227 f

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR POR EL TITULO
DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

2123
Ej 2.

"El mundo era para él distinto, compuesto de estrechos y curvados puentes en el vacío, de nudos o escamas o arrugas que hacen escabrosas las cortezas, de luces cuyo verde varía según el todo de hojas espesas o más escasas, temblorosas a la primera sacudida del aire en sus pedúnculos, o modas como velas con el curvarse del árbol. Mientras que el nuestro, el mundo, se achataba allá en el fondo, y nosotros teníamos formas desproporcionadas y desde luego no entendíamos nada de lo que él sabía allá arriba, él que pasaba las noches escuchando como la madera llena con sus células los anillos que señalan los años en el interior de los troncos, y cómo los mohos aumentan su mancha con el cierzo, y con un estremecimiento los pájaros dormidos dentro del nido esconden la cabeza allí donde es más blanda la pluma del ala, y se despierta la oruga, y se abre el huevo del alcaudón."

"El barón rampante"

Italo Calvino

INDICE GENERAL

PARTE I. INTRODUCCION.

Area de estudio.

Clima.

PARTE II. DESCRIPCION CUANTITATIVA DEL BOSQUE.

Metodología.

Resultados.

PARTE III. FENOLOGIA.

Metodología.

Resultados y discusión.

3.1. Fenología promedio del bosque.

3.2. Fenología foliar por especie.

3.2.a. Especies caducifolias

3.2.b. Actividad defoliadora sobre las
especies caducifolias.

3.2.c. Especies perennifolias.

3.2.d. Actividad defoliadora sobre las
especies perennifolias.

3.2.e. Características de la producción
foliar en juveniles de los dos
quebrachos.

3.3. Estrategias de escape foliar antiherbívoro de
las hojas jóvenes.

3.4. Interacciones con el tercer nivel trófico.

3.5. Fenología de fructificación.

3.5.a. Floración.

3.5.b. Fructificación.

3.5.c. Gremio de plantas dispersadas por
aves: evidencia de competencia por
dispensores.

PARTE IV. DEFENSAS ANTIHERBIVOROS.

Introducción.

Metodología.

Resultados y conclusiones.

4.1. Correlaciones entre defensas de hoja joven y hoja madura.

4.2. Correlaciones entre distintas defensas.

4.3. Pruebas basadas en las predicciones de la teoría clásica.

4.4. Pruebas basadas en las predicciones de la hipótesis del escape temporal de las hojas jóvenes.

Discusión.

PARTE V. BIBLIOGRAFIA.

PARTE I

INTRODUCCION

Los estudios fenológicos de los últimos 12 años se han orientado al análisis de las interacciones entre animales plantas (Frankie 1975, Heithaus y otros 1975, Howe y Estabrook 1977, Heinrich 1976 a, Stiles 1978, Schemske y otros 1978, Thompson y Willson 1979, Hilty 1980, Opler y otros 1980, Rabinowitz y otros 1981, Augspurger 1982, Stapatian 1982, Roubic y otros 1982, Herrera 1984, Bowers 1985, Murray y otros 1987).

La mayor parte de estos trabajos trata las relaciones entre plantas y polinizadores, una parte menor analiza el mutualismo plantas-dispersores de semillas. La fenología foliar es poco analizada, posiblemente porque los sistemas estudiados no ofrecían patrones interesantes: en las zonas templadas y frías la sincronización térmica domina el comportamiento vegetal, y en los ambientes tropicales húmedos los ritmos son menos marcados.

Janzen, en 1967, analiza la relación entre estacionalidad, periodicidad del follaje y las floraciones, en el bosque estacional de Guanacastle (Costa Rica). Monasterio y Sarmiento (1974) analizan las estrategias vegetales en la sabana del Orinoco, Frankie y otros (1974) comparan la fenología de un bosque tropical estacional y uno lluvioso.

La metodología de estudio de los ritmos fenológicos se ha enriquecido considerablemente a partir de los modelos comparativos estocásticos (Poole y Ratcke 1979, Rabinowitz y otros 1981, Cole 1981, Fleming y Patridge 1984, Wheelwright 1985), estos modelos permitieron discriminar los patrones observados de segregación de los pulsos fenológicos, respecto de

los esperados por azar.

En este estudio se analiza la fenología foliar y de fructificación, de las leñosas del bosque virgen de quebracho colorado, blanco, y mistol. En función de la interpretación de los ritmos fenológicos se realizaron dos estudios paralelos: (a) las áreas basales de las leñosas, y (b) los compuestos secundarios y la dureza de las hojas.

AREA DE ESTUDIO

"El bosque xerofítico se extiende con una monotonía espantosa y chocante por millas y millas a través de una llanura que durante el verano se deseca totalmente".

"Los bosques sudamericanos"

K. Hueck (1978)

El área de estudio está localizada en el extremo noreste de la provincia de Santiago del Estero, en la Reserva Natural de Copo (figura 1). La localidad más cercana es Pampa de los Guanacos (figura 2). Esta reserva natural forma parte de la región del "Impenetrable" de la vecina provincia del Chaco, con la que se continua. La vegetación predominante es de bosque, y es interrumpida por pastizales naturales. Estos pastizales corren de sudeste a noroeste en fajas de algunas centenas de metros a varios kilómetros de ancho. La vegetación de esta área ha sido descripta como parque Chaqueño Occidental por Raggonese y Castiglioni (1968), sin embargo, las áreas virgenes estan compuestas por dos fisonomías separadas, hecho que no concuerda con la descripción de un parque. Las especies mas importantes del Chaco Occidental son Schinopsis quebracho-colorado y Aspidosperma quebracho-blanco. Los censos realizados en el bosque

virgen (Figura 3) se ajustan a esa interpretación. Los suelos del bosque son aluviales de textura limo-arenosa. En las fajas de pastizal el suelo se vuelve más arenoso, su origen está asociado a paleocauces (Morello y Adamoli 1973) con aportes sedimentarios arenosos.

En la reserva de Copo se encuentran representados bosques secundarios, explotados en la década del 40 y bosques virgenes (figura 2). Los bosques virgenes ocupan la mayor parte de la reserva y se continúan hacia el norte, este y oeste, constituyendo el área boscosa virgen chaqueña de mayor dimensión. No se han realizado aun viajes de reconocimiento biológico sistemáticos que documenten la riqueza de esta área.

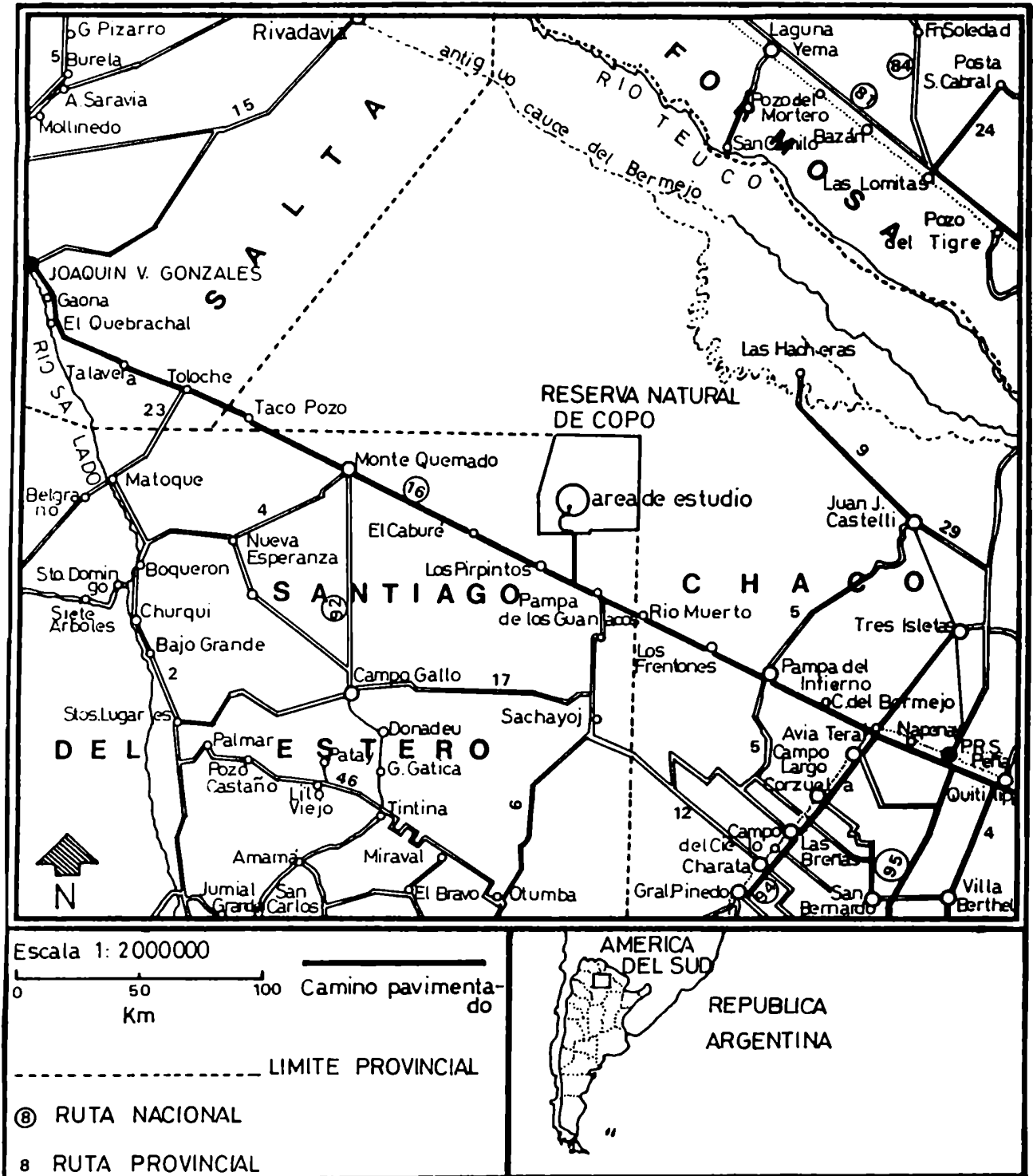
La fauna más conspicua de la reserva incluye el tigre (Felis onca), el león (Felis concolor), el oso hormiguero (Myrmecophaga tridactyla), el oso melero (Tamandua tetradactyla), el tatú carreta (Priodontes giganteus), los tres pecaríes (Tayassu tajacu, Tayassu pecari y Catagonus wagneri), la corzuela (Mazama gouazoubira) y el suri (Rhea americana). Todos ellos han sido registrados durante las campañas, algunos en forma directa, y otros en forma indirecta, por huellas, pieles, avistajes de los puesteros y cráneos de animales cazados por ellos.

CLIMA

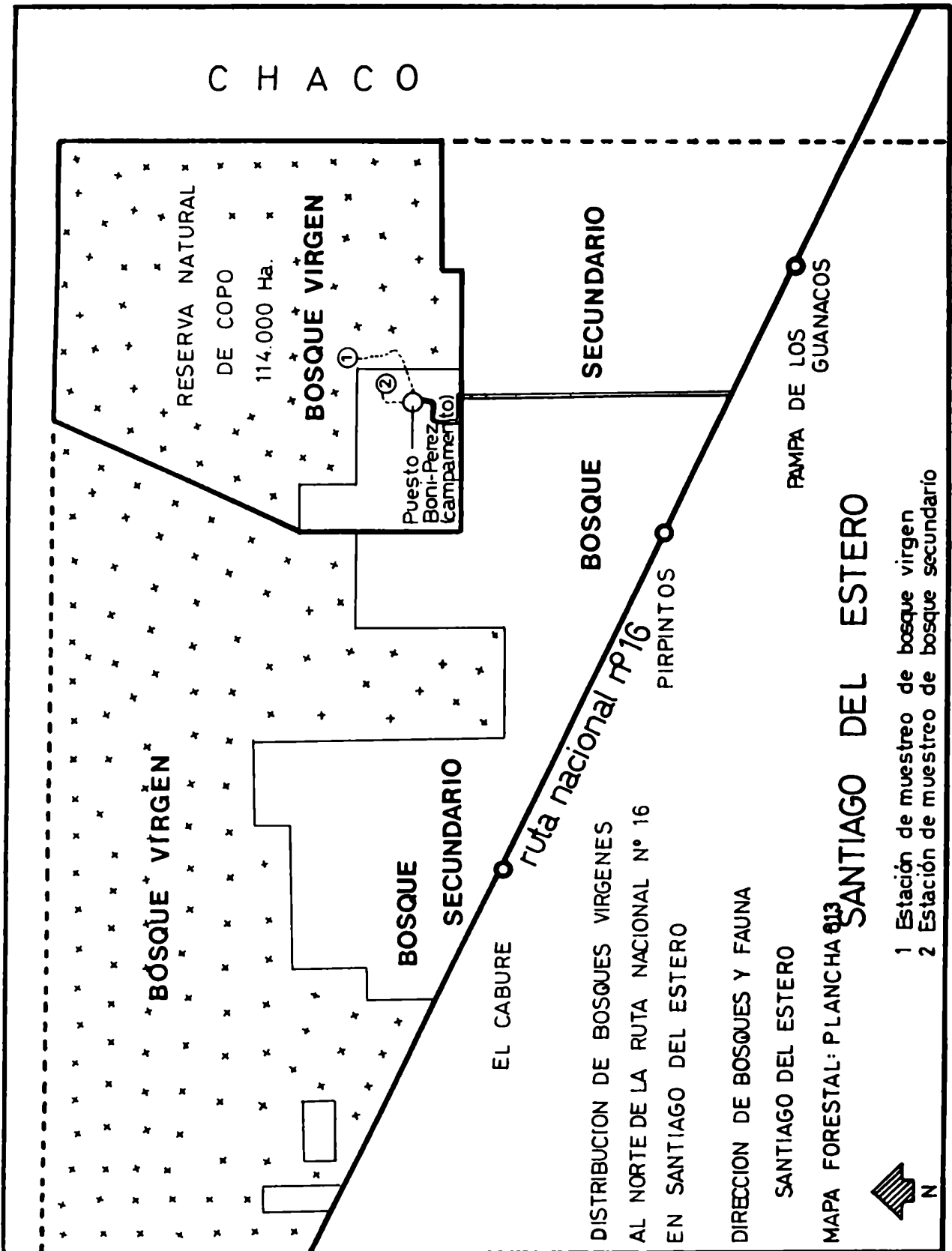
El clima del área es semiárido, las lluvias se concentran en el período octubre-marzo (figura 3), en estos meses llueve en promedio alrededor de 100 milímetros, en el período abril-septiembre las lluvias solo llegan a 20 milímetros mensuales.

El promedio de lluvias es de alrededor de 850 milímetros. Si

del noroeste de Santiago del Estero y provincia
con la ubicación del área de estudio.



Distribución de los bosques en el nordeste de Santiago del Estero.



- 1 Estación de muestreo de bosque virgen
- 2 Estación de muestreo de bosque secundario

comparamos la vegetación del área de estudio con la de zonas de precipitación semejante de climas monzónicos, por ejemplo de India, se hallan diferencias interesantes.

Mientras en el bosque de la reserva las especies leñosas perennifolias y caducifolias tienen proporciones equilibradas, en el bosque monzónico la vegetación es típicamente caducifolia (datos de Bidar, India, 196 metros s.n.m., 26 grados centígrados de temperatura media anual, 858 milímetros de lluvias, meses de sequía, Walter 1973).

Se sugiere que la diferencia observada en la vegetación de las dos áreas se relaciona principalmente con la variabilidad de las lluvias dentro de la estación húmeda. En el área de estudio el período lluvioso posee casi siempre uno o dos meses secos, con 50 milímetros o menos (figura 4), mientras el promedio supera los 100 milímetros (registros de Pampa de los Guanacos, 1982-1987). Si bien no se tienen datos directos de variaciones de las lluvias en zonas monzónicas de India, las cosechas en áreas de 800 milímetros no están asociadas a riesgo de sequía, y este fenómeno es típico para el chaco santiagueño (Papadakis 1979).

La temperatura media anual es de 21,7 grado centígrado, y la máxima media de 29,1 grado centígrado, muy alta.

La característica térmica sobresaliente es la elevada oscilación mensual de las temperaturas extremas, en julio se registran valores por debajo de -5 grados y cercanas a 35 grados (Figura 3). La elevada oscilación diaria de invierno hace del bosque un reservorio nocturno de calor, este efecto es muy contrastado respecto de los desmontes y lugares abiertos. Las diferencias microclimáticas entre manchones cerrados y claros,

Figura 3.

Lluvias y temperaturas en el área de estudio.
 Observese las variaciones térmicas mensuales extremas de invierno,
 y la marcada estacionalidad de las lluvias.

CARACTERISTICAS CLIMATICAS

Campo Gallo, Sgo. del Estero. 1951-1960

Datos del S.M.N. (estacion meteorológica más cercana, a 120 Km al oeste del área de estudio.

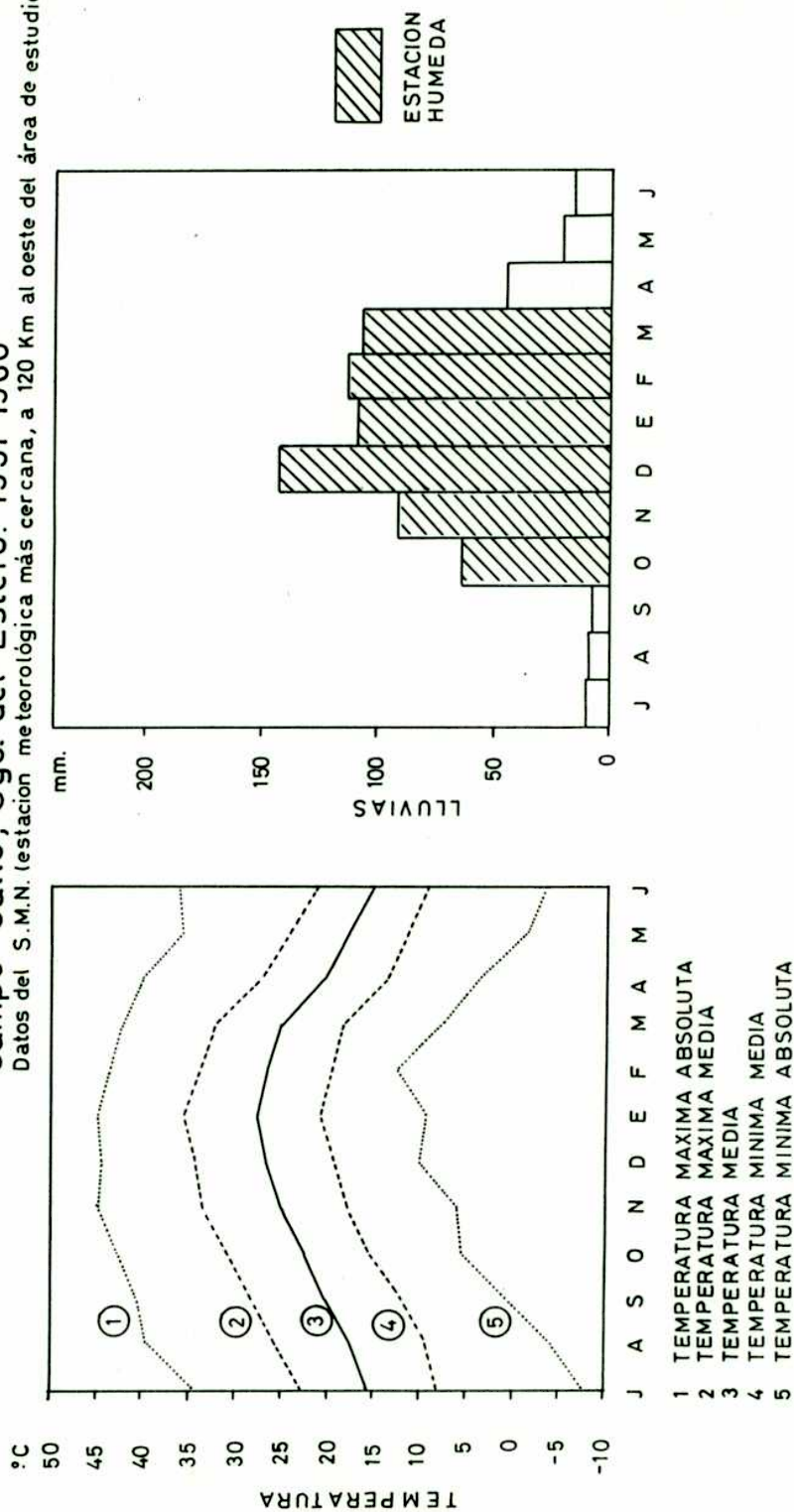
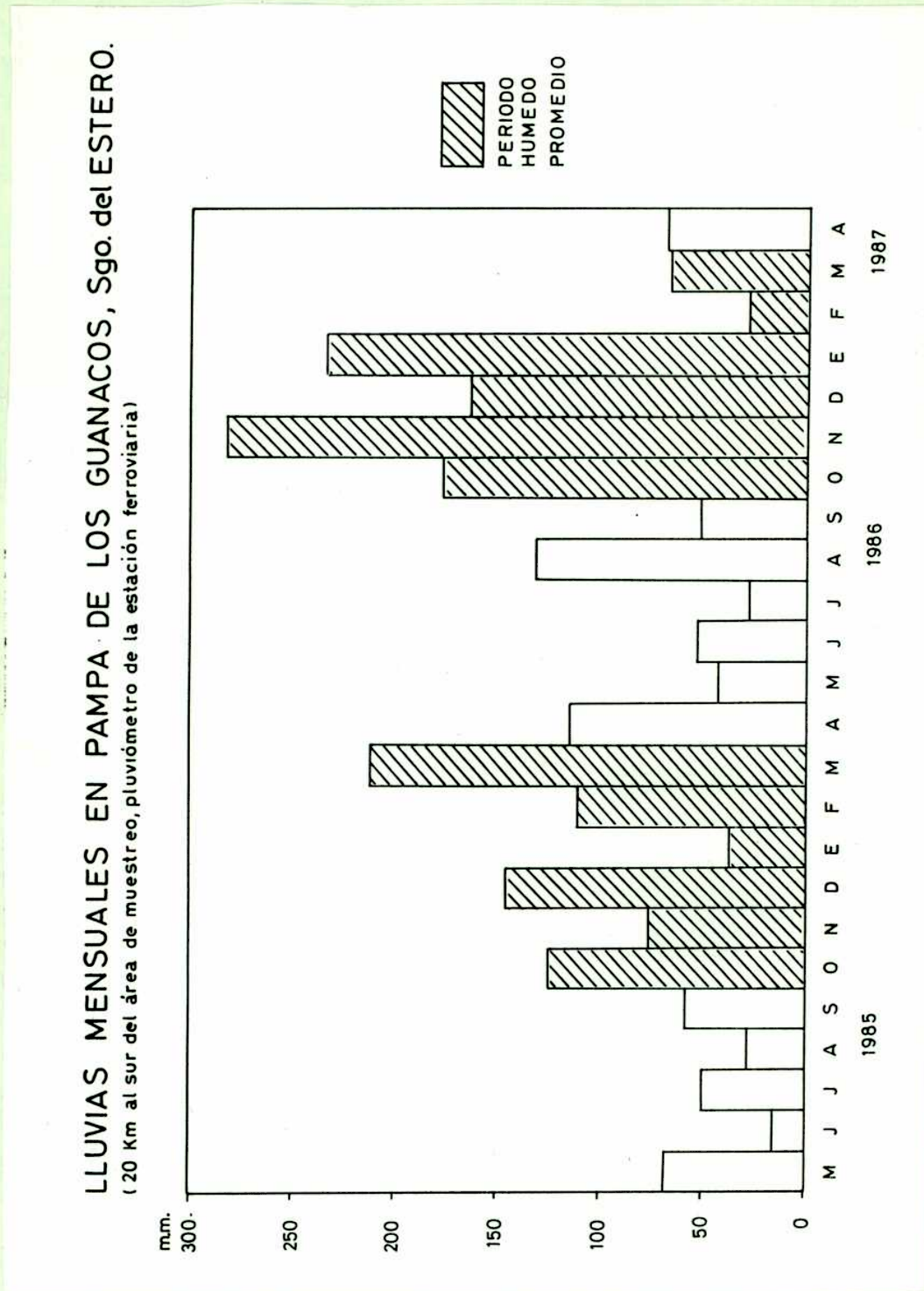


Figura 4.

Lluvias en el periodo de muestreo.

Observese las irregularidades de las lluvias en la estación húmeda; se destacan los meses secos de enero de 1985 y de febrero de 1987.



dentro del mismo bosque (observación personal) habrían favorecido la diversificación de las estrategias respecto de las heladas (pag. 21).

Se puede concluir que las principales restricciones térmicas invernales se relacionan con las heladas, más que con la falta de temperaturas altas aptas para una actividad biológica intensa. La frecuencia promedio de heladas de Campo Gallo es de 4,9 días por año (localidad más cercana con estación meteorológica, esta presenta elevada similitud florística con el área de estudio).

De septiembre a marzo las máximas absolutas del período 1951-1960 llegan o superan los 40 grados centígrados.

PARTE II

DESCRIPCION CUANTITATIVA DEL BOSQUE VIRGEN

METODOLOGIA

Se realizaron siete censos de area basal de las plantas leñosas. El muestreo principal se realizó en cuadros de 15 x 15 metros, se submuestreo plántulas y juveniles en tres fajas de 15 x 1 metros, interiores al cuadro principal. Los censos fueron ubicados al azar a lo largo de una picada en el sitio (1) del bosque virgen (figura 2, pag. 8).

Se midió con calibre, el diámetro de todas las ramas que salían del suelo y llegaban a 0,20 metros de altura (DAM: diámetro a la altura del machete), en el caso de los árboles se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP: diámetro a la altura del pecho). El submuestreo de plántulas y juveniles de menos de 0,20 metros de altura consistió en el registro del número de individuos en las tres fajas descriptas.

RESULTADOS

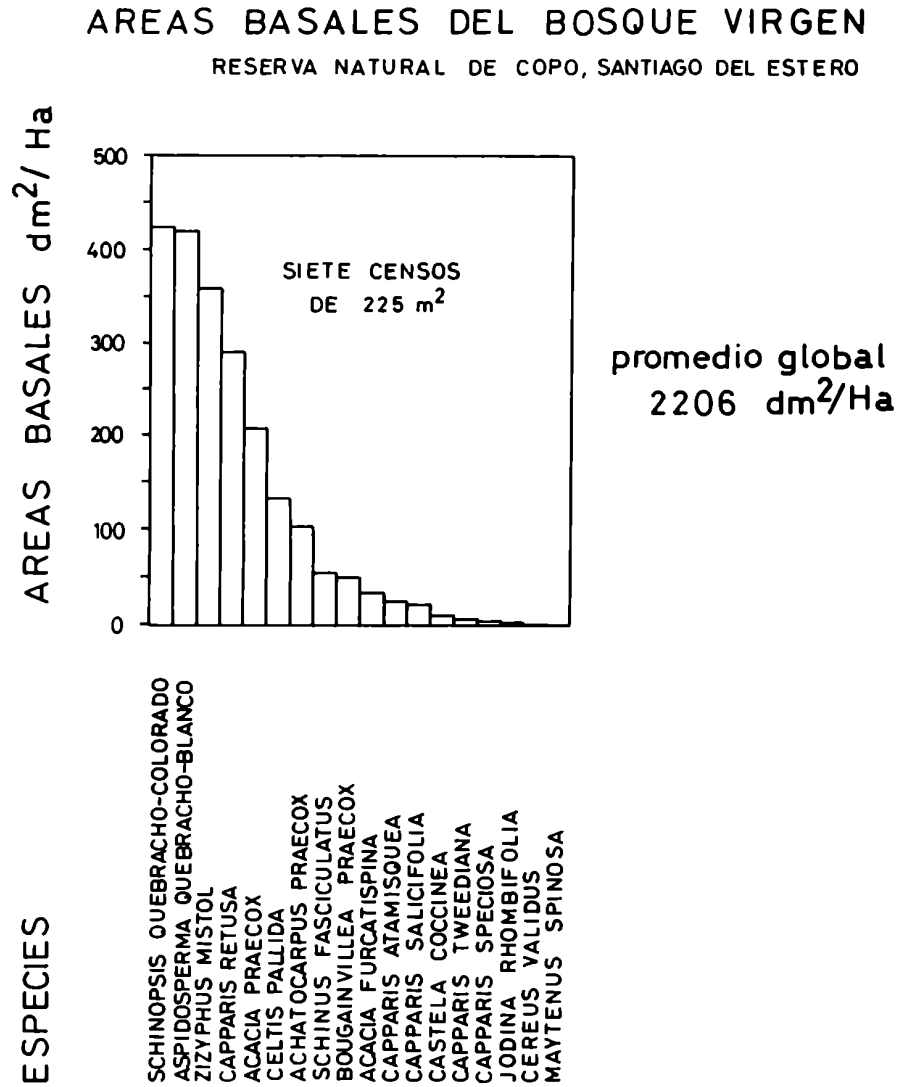
Los resultados se resumen en la figura 5. Los tres árboles (Schinopsis quebracho-colorado, Aspidosperma quebracho-blanco y Zizyphus mistol) reúnen el 56,7 % del área basal del bosque los arbustos el 43,3 %. Los tres árboles poseen áreas basales semejantes. El 66 % del area basal de arbustos pertenece a tres especies, Capparis retusa, Acacia praecox y Celtis pallida.

Es remarcable que especies citadas como componentes del bosque estable no disturbado, Prosopis kuntzei, Cercidium australe, P. torquata, P. alba (Cabrera, 1976), no se encuentran representadas en el bosque virgen de la reserva. Por el contrario

Figura 5.

Abundancia de leñosas en el bosque virgen.

Promedios de áreas basales de siete censos en el sitio 1. En los árboles se tomó el diámetro a la altura del pecho (DAP), al los arbustos el diámetro a la altura del machete (DAM).



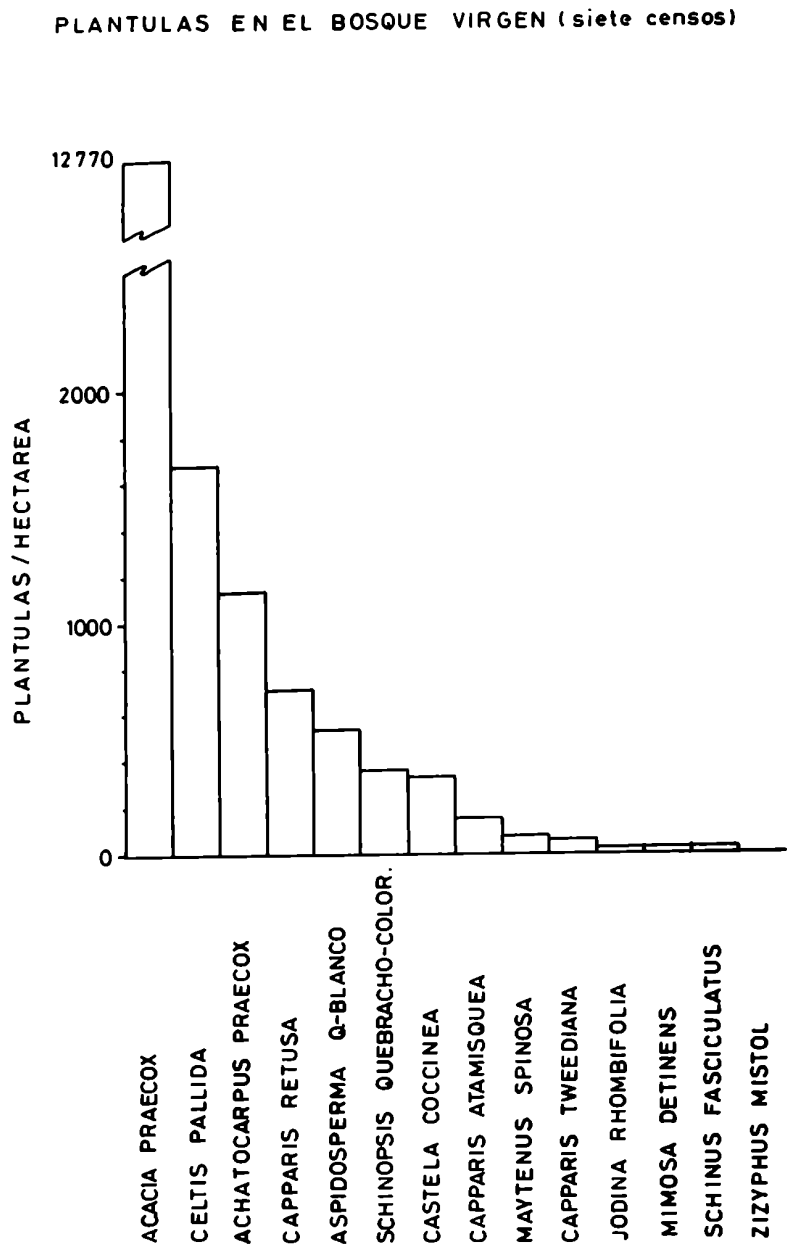
estas especies han sido identificadas en otros bosques modificados de la misma área.

Los censos de plántulas y juveniles de menos de 0,20 metros de altura (figura 6) registran tres especies con elevado número de individuos, Acacia praecox, Celtis pallida y Achatocarpus praecox. En el caso de los tres árboles, sobresale el hecho de que Zizyphus mistol no posee plántulas, asimismo una especie arbustiva Schinus fasciculatus, relativamente abundante, posee muy pocas plántulas. Estas dos especies son dispersadas por vertebrados, y posiblemente solo regeneran en condiciones especiales, logradas en parches poco frecuentes en el bosque. Los dos quebrachos poseen buena regeneración.

Figura 6.

Abundancia de plántulas y juveniles.

Promedios de plántulas/hectárea en el bosque virgen (sitio 1). Se consideró también los juveniles de menos de 0.20 metros de altura. Observese la ausencia de plántulas de Zyziphus mistol y Schinus fasciculatus, dos especies abundantes en adultos.



PARTE III

FENOLOGIA

METODOLOGIA

Durante dos años, mensualmente, se registraron seis fenofases en 17 especies. Al mismo tiempo se describieron las siguientes características foliares: resistencia a las heladas, nectarios foliares y las hormigas asociadas, y los ciclos de herbívoros. Para la fructificación se describió el ciclo de maduración de frutos y los animales consumidores.

El muestreo se realizó en una picada del sitio 2 (figura 2, pag. 8) donde se marcaron 10 ejemplares de cada especie. En algunos casos no se hallaron suficientes ejemplares y se redujo la muestra (cuatro individuos de Prosopis elata y uno de Capparis speciosa).

El sitio 2 está ubicado en un bosque secundario en regeneración talado selectivamente de quebrachos maderables hace 35 años. Se eligió este lugar por ser más accesible que el bosque virgen. En cada campaña se realizaron observaciones en el bosque virgen, registrándose muy pocas diferencias con el secundario. En 1985 para Acacia praecox se observó en el bosque virgen una pequeña fructificación ausente en el secundario.

Descripción de las fenofases:

La descripción fué semicuantitativa, con el objetivo de caracterizar los cambios más importantes y diferenciar principalmente si una dada fenofase es muy abundante, poco abundante o muy rara. Cada fenofase posee un número y una o dos letras, que definen el rango de abundancia.

Fenofase (0) PRESENCIA DE PRIMORDIOS FOLIARES

- 0a. Presencia aislada, menos del 5% de las yemas de las ramitas terminales.
- 0aa. Presencia rala, entre 5 y 25%.
- 0b. Presencia abundante, más del 25%.

Fenofase (1) PRESENCIA DE HOJAS JOVENES (por color y/o tamaño)

- 1a. Presencia aislada, menos del 5% de las yemas de las ramitas terminales.
- 1aa. Presencia rala, entre 5 y 25%.
- 1b. Presencia abundante, más del 25%.

Fenofase (2) PRESENCIA DE HOJAS MADURAS.

- 2a. Presencia aislada, menos del 5% de las yemas de las ramitas terminales.
- 2aa. Presencia rala, entre 5 y 25%.
- 2b. Presencia abundante, más de 25%.

Fenofase (3) PRESENCIA DE HOJAS SENESCENTES

(por color o por su desprendimiento al golpear suavemente las ramas)

- 3a. Presencia aislada, menos del 5%.
- 3aa. Presencia rala, entre 5 y 25%.
- 3b. Presencia abundante, más del 25%.

Fenofase (4) PRESENCIA DE BOTONES FLORALES

- 4a. Presencia aislada, menos del 5% de los botones presentes en los individuos más productivos del bosque (de la misma especie).
- 4aa. Presencia rala, entre 5 y 25%.
- 4b. Presencia abundante, más del 25%.

Fenofase (5) PRESENCIA DE FLORES

- 5a. Presencia aislada, menos del 5% de las flores presentes en los individuos más productivos del bosque (de la misma especie).
- 5aa. Presencia rala, entre 5 y 25%.
- 5b. Presencia abundante, más del 25%.

Fenofase (6) PRESENCIA DE FRUTOS

- 6a. Presencia aislada, menos del 5% de los frutos presentes en los individuos más productivos del bosque (de la misma especie).
- 6aa. Presencia rala, entre 5 y 25%.
- 6b. Presencia abundante, más del 25%.

OBSERVACION: Para las fenofases de fructificación (primordios florales, flores y frutos) las observaciones fenológicas son comparativas, el rango determinado para una fenofase (a,aa, b),

se refiere al porcentaje, respecto de un ejemplar (de la misma especie) con producción abundante. Este ejemplar de comparación, generalmente no coincide con alguno de los 10 individuos marcados de la picada de muestreo. Para las fenofases foliares las medidas no son comparativas sino absolutas, pues la medida (a, aa, b) se refiere al porcentaje de las yemas o de las hojas con determinada característica. En los gráficos de fructificación puede observarse que algunas especies producen muy poco, alrededor de 1 %. Este valor debe interpretarse con respecto a un individuo con una fructificación abundante, en algunas especies la mayoría de los individuos solo obtiene una pequeña parte de esa fructificación.

Indice fenológico mensual.

Para los ejemplares marcados de cada especie se elaboró un indice de importancia relativa de cada fenofase, se tomó el punto medio de cada intervalo de abundancia (a: 2,5; aa:15 y b:62,5) y se calculó el promedio ponderado relativo, como sigue:

$$I = 100 \left(\left(\sum_{i=1}^n p_i \cdot q_i \right) / n \cdot 62,5 \right)$$

p_i : valor medio del intervalo

q_i : frecuencia del intervalo

n : número de individuos marcados de la especie considerada

RESULTADOS Y DISCUSION

3.1. Fenología promedio del bosque.

3.2. Fenología foliar de cada especie.

3.3. Estrategias de escape foliar antiherbívoro de hoja joven.

3.4. Interacciones con el tercer nivel trófico.

(3.1) FENOLOGIA PROMEDIO DEL BOSQUE.

Se calculó el promedio fenológico de las 16 especies más importantes. Se excluyeron tres especies raras, *Prosopis elata*, *Jodina rhombifolia* y *Capparis speciosa*, cuyos registros se iniciaron varios meses más tarde que los anteriores, por lo que no se obtuvo dos años completos de mediciones.

Características foliares.

La producción de hojas alcanza su máximo en la primera parte del período húmedo. Si bien el pico de producción de hojas coincide con la llegada de las lluvias, existe un incremento importante al final de la estación seca, dos meses antes de la llegada de las lluvias (agosto y septiembre).

La producción de hojas no baja cero en invierno, a pesar de la pronunciada estacionalidad hídrica. Existe un pico menor de producción de hojas jóvenes en febrero-marzo, al final de la estación húmeda.

La caída de hojas de la mayoría de las especies caducifolias no es disparada por la llegada del período seco, en muchas especies la caída se acentúa con las heladas (año 1985). Si las heladas no se producen o son muy leves, la caída recién se acentúa al final del período seco (figura 7, año 1986)). La resistencia a las heladas severas es variable, existen importantes diferencias entre especies (tabla 1, pag. 22).

Figura 7.

Fenología promedio.

Observese el adelanto de la foliación respecto de la lluvia, y el incremento de la fructificación debido a la escasez de heladas en 1986.

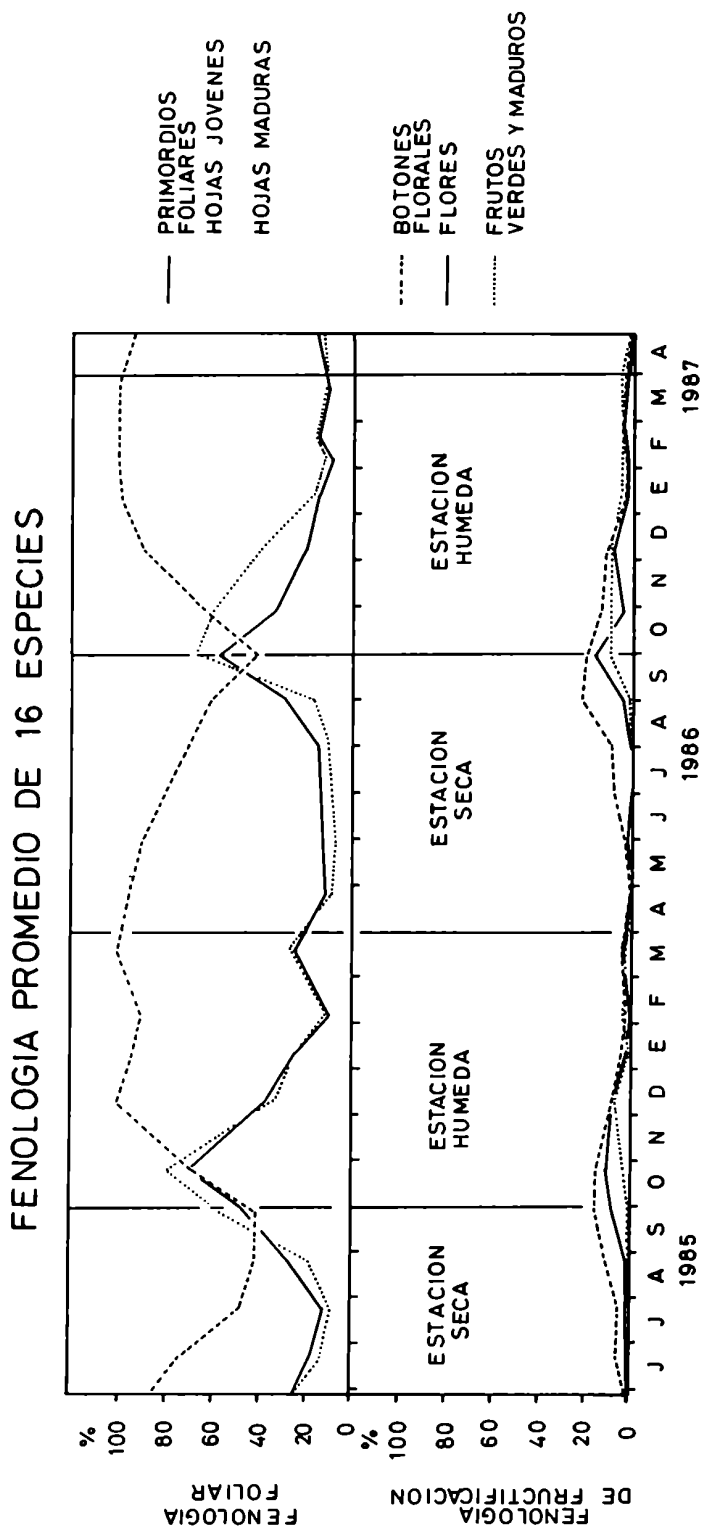


TABLA 1

Características foliares

ESPECIE	TIPO DE HOJA	TOLERANCIA A LAS HELADAS	DUREZA FOLIAR	MICROFILIASIDAD	PILOSIDAD
	C:caducifolia P:perennifolia (hoja) (yemas)				
<u>Schinopsis q-colorado</u>	C	-	-	+	-
<u>Aspidosperma q-blanco</u>	P	+	+	++++	-
<u>Zizyphus mistol</u>	C	-	+	+	-
<u>Achatocarpus praecox</u>	C	-	+/-	+	-
<u>Castela coccinea</u>	P	+	-	++	-
<u>Acacia praecox</u>	C	-	-	+	++
<u>Acacia furcatispina</u>	C	-	-	-	++
<u>Mimosa detinens</u>	C	-	-	-	++
<u>Prosopis elata</u>	C	+	+	+	-
<u>Capparis retusa</u>	P	-	-	++	-
<u>Capparis salicifolia</u>	P	-	-	++	-
<u>Capparis tweediana</u>	P	-	-	-	-
<u>Celtis pallida</u>	C	-	+	-	-
<u>Bougainvillea praecox</u>	C	-	-	+	-
<u>Jodina rhombifolia</u>	P	+	+	++++	-
<u>Maytenus spinosa</u>	P	+	+	++++	-
<u>Capparis speciosa</u>	C	-	-	+++	-
<u>Schinus fasciculatus</u>	P			-	-

Fructificación

El pico de floración se produce a comienzos de la época húmeda, su intensidad es mayor en el segundo año (figura 7).

Las fuertes heladas del invierno de 1985 afectaron los

botones florales de algunas especies, que no llegaron a fructificar en ese período.

El pico de abundancia de frutos maduros ocurre en la primera mitad del período húmedo. Los botones florales tienen un desarrollo temprano coincidente con la producción inicial de hojas jóvenes, al final de la estación seca y principios de la húmeda.

Discusión

Fenología foliar.

Por tratarse de un clima fuertemente estacional es llamativa la producción de hojas en invierno y el incremento en los últimos meses de la estación seca. Desde el punto de vista ecofisiológico sería óptimo el desarrollo de hojas nuevas al comienzo de las lluvias. Aun podría esperarse un retraso relacionado con la acumulación inicial de agua en el suelo, y con las variaciones interanuales en el comienzo de las mismas.

La hipótesis central de este trabajo, sobre la producción de hojas nuevas, es que el adelanto de la foliación respecto de las lluvias se relaciona con el escape a los herbívoros, y el desarrollo de las defensas de las hojas maduras.

Los insectos defoliadores son más dependientes de las lluvias estacionales que las plantas leñosas, especialmente en la eclosión y primer estadio larval. Las plantas pueden usar el agua del suelo ventajosamente en relación a los insectos. En consecuencia el adelanto de la foliación solo podría ser seguido por los defoliadores a un costo relativo alto en relación al de las plantas. Además, la variabilidad en el inicio de la foliación

puede dificultar el acceso de los defoliadores a sus recursos. Crawley (1983) señala que el éxito de muchos herbívoros depende críticamente de la sincronización entre reproducción y disponibilidad de alimento de alta calidad.

En Acer pseudoplatanus la eclosión de huevos de Drepanosiphum platanoides (un áfido) y la apertura de las yemas no están sincronizadas todos los años, la mortalidad de áfidos puede ser alta cuando nacen antes de la apertura de las yemas (Dixon 1976).

La oruga invernal del encino puede sufrir alta mortalidad (hasta 90%) cuando su sincronización con las hojas jóvenes falla (Feeny 1970).

Estas alternativas de la herbivoría sugieren ventajas adaptativas para las estrategias de escape temporal en la producción de hojas nuevas, en climas tropicales y subtropicales estacionales, es decir con pocas o ninguna restricción térmica. Por ejemplo, el adelantarse a las lluvias produciendo hojas nuevas al final del período seco, puede tener un costo inferior a la defoliación esperada, en caso de desarrollarlas en plena estación húmeda.

Por otro lado la sincronización de la foliación con la llegada de las lluvias debería ir acompañada de mayores defensas mecánicas (dureza, tricomas, pelos y fibras) y químicas (taninos, fenoles, saponinas, cianogénicos, etc.).

Como se señaló en la descripción climática, las diferencias entre temperaturas máximas y mínimas de invierno son muy grandes (figura 4). Los árboles protegen a los arbustos, el calor acumulado durante el día puede disminuir la incidencia del

congelamiento. La estructura en parches del bosque crea condiciones que favorecen la diversificación de las estrategias frente a las heladas, algunas especies son sensibles y otras no (Tabla 1, pag. 22). El daño sufrido por las especies sensibles en el bosque virgen en el invierno de 1985, dependió de su ubicación respecto de la cobertura arbórea y los claros (observación personal).

Fructificación

El pico de fructificación está corrido hacia el segundo tercio de la estación húmeda (figura 7); esto coincide con la necesidad de brindar un ambiente húmedo a la semilla, pues si su dispersión ocurriera al final de dicho período, el óptimo desde el punto de vista parental (podría programar su esfuerzo en base a las reservas acumuladas), disminuiría la posibilidad de éxito de las plántulas. El desarrollo temprano de botones florales, al final de la estación seca (figura 7), sugiere un compromiso entre el costo parental y el éxito de la progenie. Para la progenie el óptimo sería la producción de semillas al comienzo de la estación húmeda, el peor momento desde el punto de vista parental (implica el desarrollo de los frutos al final del período desfavorable).

(3.2) FENOLOGIA FOLIAR POR ESPECIE

"Herbivory through the eyes of the plant cannot be measured in units of harvestable productivity. It must be measured in units of reduced fitness of the plant, and this is very difficult, to put it mildly".

"New horizons in the biology of plant defenses"

J.H. Janzen (1979)

Las hojas jóvenes poseen características nutritivas superiores a las hojas maduras, menos fibras, menor dureza y mayor contenido de agua y proteínas, varios autores hallaron asociadas a estas características tasas de herbivoría más elevadas (Feeny 1970, Scriber y Slansky 1981, Coley 1983).

El desarrollo de las hojas, desde el punto de vista de la herbivoría plantea dos problemas, su solución determinará diferentes estrategias en las plantas:

- (1) El desarrollo de la hoja hasta la adquisición de la estructura definitiva y sus defensas asociadas.
- (2) El desarrollo de defensas a corto plazo en las hojas en desarrollo, para evitar el ataque antes de lograr las defensas a largo plazo.

Las alternativas para evitar la herbivoría en las hojas jóvenes son:

- (a) Maduración rápida de las hojas.
- (b) Alta variabilidad en la foliación.
- (c) Adquisición de defensas tempranas móviles de tipo cualitativo (ver sección sobre defensas antiherbívoros).
- (d) Disminución de la renovación del follaje, limitando el ataque

de las partes más vulnerables.

RESULTADOS

Se detallan las siguientes secciones:

3.2.a. Especies caducifolias.

3.2.b. Actividad defoliadora sobre las especies caducifolias

3.2.c. Especies perennifolias.

3.2.d. Actividad defoliadora sobre las especies perennifolias.

3.2.e. Características de la producción foliar en los juveniles de los dos quebrachos.

Existen dos grupos de estrategias foliares mayores, las perennifolias y las caducifolias, las primeras están representadas por diez especies y las segundas por nueve.

3.2.a. Especies caducifolias

Las caducifolias se diferencian entre sí en la extensión del período de ausencia de hojas: a) Cuatro especies pierden sus hojas lentamente durante el invierno, excepto ante heladas intensas. Estas especies son: Schinopsis quebracho-colorado, Celtis pallida, Zizyphus mistol y Bougainvillea praecox. b) Cinco especies pierden las hojas antes de los dos meses de iniciado el período seco, evidenciando un proceso activo de abscisión foliar. Estas son: Prosopis elata, Achatocarpus praecox, las acacias y Mimosa detinens (figura 8 y 9).

El análisis de estos gráficos revela diferencias importantes en los períodos de producción de hojas, en base a ellas se crearon los siguientes grupos:

Grupo 1. Especies que producen hojas al final del período

seco, en agosto y septiembre, y a comienzos del período húmedo, en octubre y aun en noviembre.

Celtis pallida

Achatocarpus praecox

Acacia praecox

Zizyphus mistol

Grupo 2. Especies que producen hojas en forma discontinua, existe un período de foliación principal a fines de la estación seca-comienzos de la húmeda, y otro separado por un período de inactividad de aproximadamente dos meses.

Achatocarpus praecox

Bougainvillea praecox

Mimosa detinens

Grupo 3. Especies que producen hojas en octubre, con la llegada de las lluvias.

Schinopsis quebracho-colorado

Mimosa detinens

Acacia furcatispina

En Acacia furcatispina y Mimosa detinens la ausencia de heladas de 1986 adelantó la foliación, se considera que este adelanto solo aparece en los inviernos más cálidos, por este motivo no se incluyeron en el grupo 1.

La variabilidad en los períodos de foliación es un factor importante en la defensa de las plantas (Crawley 1983, Denno y McClure 1983), como se discutió antes (ver fenología promedio). Se observan diferencias importantes entre 1985 y 1986 en la foliación de Zizyphus mistol, Acacia furcatispina, Mimosa detinens y Achatocarpus praecox (en esta última la diferencia

Figura 8.
 Fenología foliar de las especies caducifolias.

———— primordios foliares
 hojas jóvenes
 - - - - - hojas maduras

Observese en *Schinopsis quebracho-colorado* las diferencias en caída de hojas por heladas entre 1985 y 1986, y las diferencias de herbivoría entre ramas basales y follaje principal (marzo). Se verifica un adelanto de la foliación de *Zizyphus mistol* en 1986, y junto a ello la diferencia en caída de follaje por ausencia del herbívoro en otoño (1986-1987).

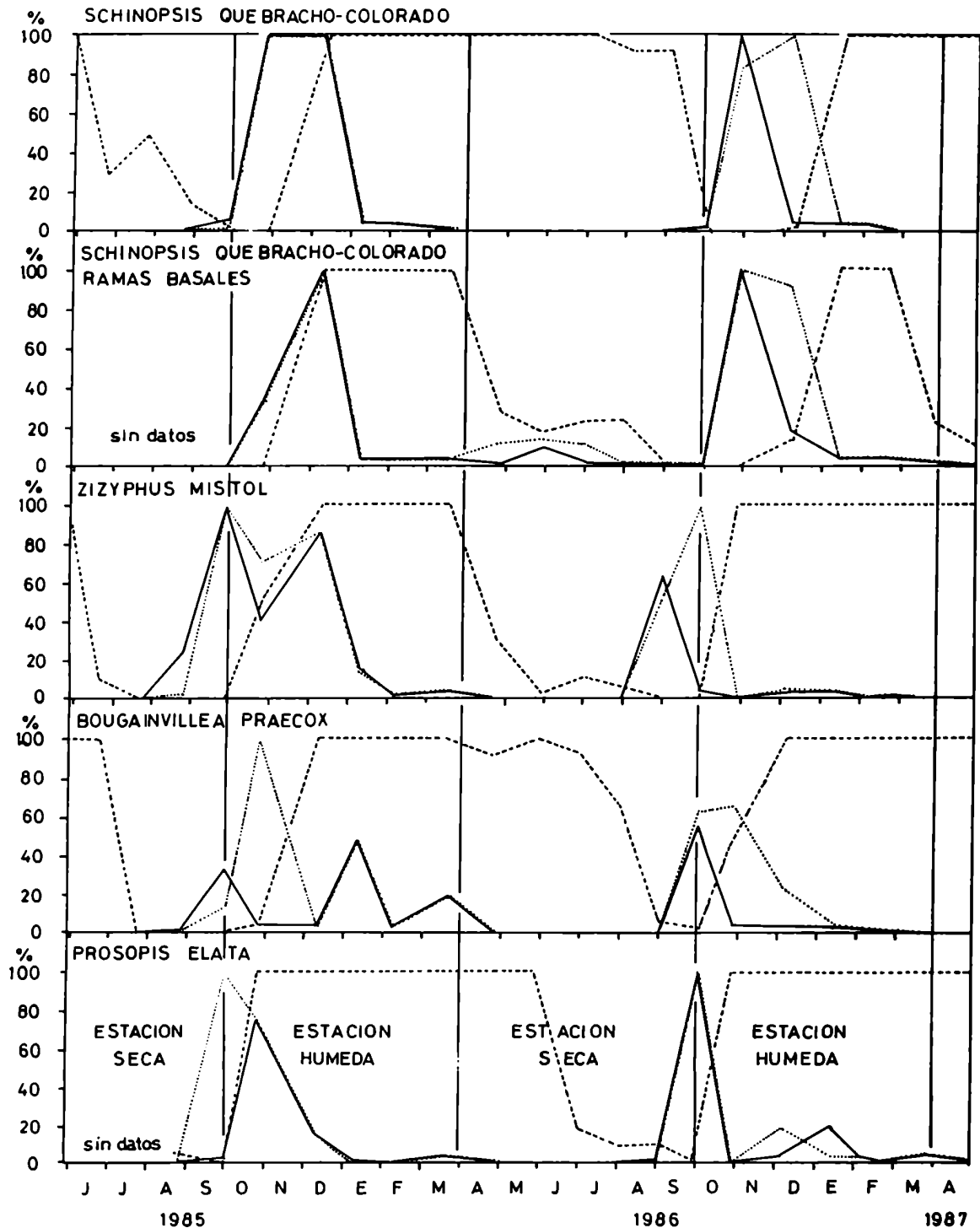
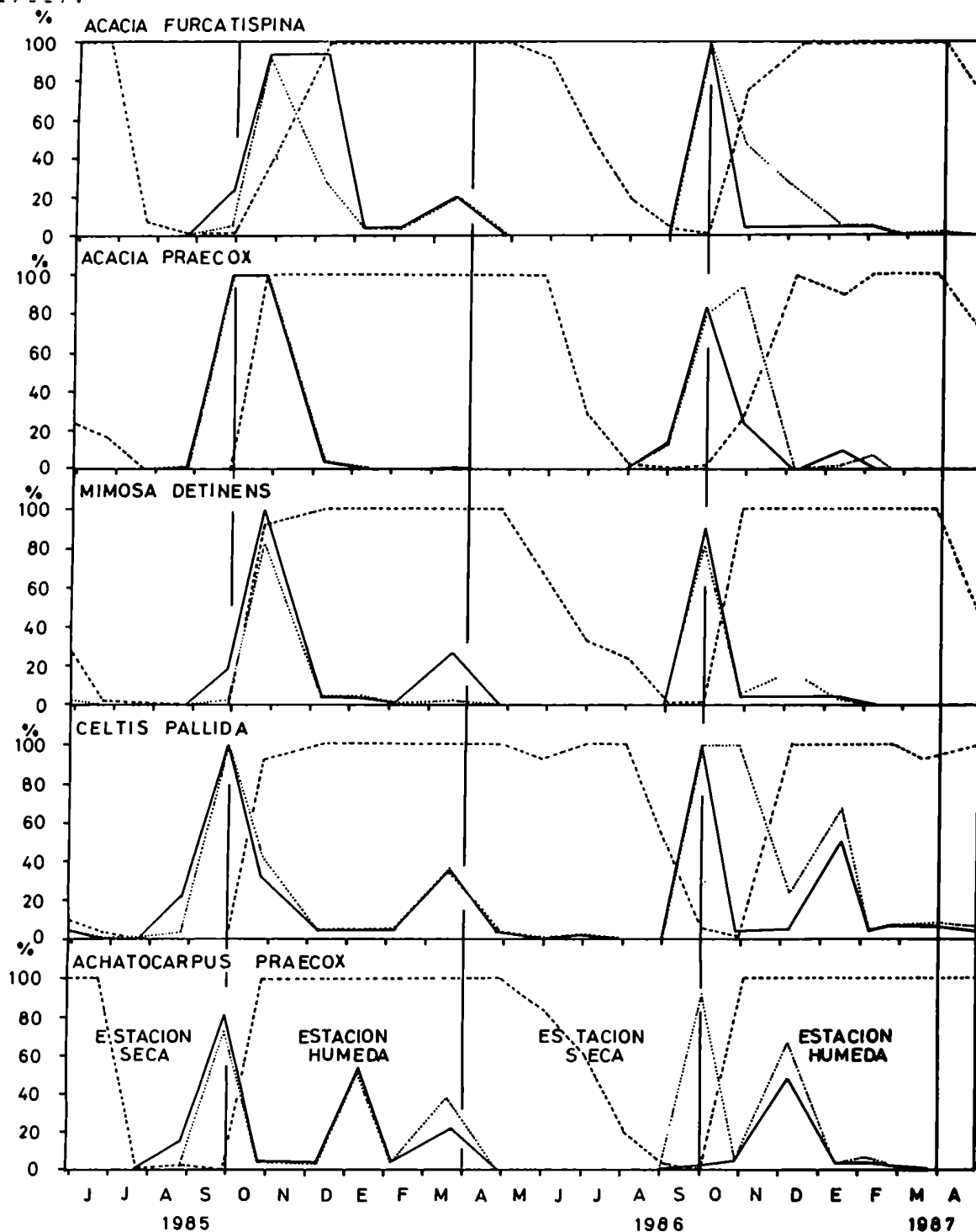


Figura 9.
Fenología foliar de las especies caducifolias.

———— primordios foliares
 hojas jóvenes
 ----- hojas maduras

Observe los adelantos de las foliaciones de 1986 de *Acacia furcatispina*, *A. praecox* y *Mimosa detinens*. *Celtis pallida* tiene un segundo pico de foliación marzo (1986) y en febrero (1987), *Achatocarpus praecox* en enero a marzo (1986) y en diciembre (1986).



importante está en el pico menor). Algunas de estas variaciones podrían explicar las caídas de las poblaciones de herbívoros, como se verá en la sección siguiente.

3.2.b. Actividad defoliadora sobre las especies caducifolias.

En el curso de los dos años de registros fenológicos se observó la acción de algunas poblaciones de herbívoros. Estas poblaciones fueron todas monófagas y evidenciaron ciclos vitales sincronizados con períodos particulares del desarrollo de las hojas de las especies tróficas.

La acción de los herbívoros será usada como evidencia del valor funcional de algunas características del desarrollo foliar, con este propósito se describirán sus particularidades.

Schinopsis quebracho-colorado posee un Chrysomelidae (especie no determinada) de aproximadamente un centímetro de largo cuando adulto, de color amarillo (figura 11), tanto la oruga como el adulto se alimenta de sus hojas. La pupa muda a adulto en el suelo (rodeada de un cocón), después de pasar enterrada el período abril-noviembre. El adulto se alimenta de las hojas jóvenes de esta época, en enero baja al pié de los quebrachos, donde se reproduce y desova (figura 11 y 12). Los huevos forman pequeños grumos cementados en la base del árbol. En febrero-marzo eclosionan los huevos y las larvas suben a la copa para alimentarse de las hojas maduras. El ciclo está "invertido", respecto de la estacionalidad, el organismo más desarrollado aparece primero en la estación húmeda, y se alimenta de las hojas jóvenes con escasos taninos (tabla 5, pag. 91). El consumo de los adultos es más intenso que el de las larvas y pueden aprovechar mayor cantidad de hojas jóvenes, antes de que estas maduren y adquieran sus defensas, luego se reproducen. En Schinopsis

quebracho-colorado, además de la foliación de la copa, se registró la foliación de la corona basal, un conjunto de ramas extendidas hacia abajo formando una campana. Estas hojas tienen una morfología diferente, los folíolos son anchos y de mayor pilosidad que las hojas de las ramas superiores. Al final del período húmedo la defoliación se concentra en las ramas basales (figura 8), debido a la alimentación de las larvas del Chrysomelidae, que es más abundante en estas ramas.

Zizyphus mistol posee un lepidóptero (especie no determinada) cuya oruga se alimenta de sus hojas (figura 13 y 14). El descenso abrupto de hojas maduras, al final de la estación húmeda de 1985-1986 (Figura 8) se debe al consumo de estas orugas. La foliación de 1986 se adelantó respecto de la del año anterior; en octubre desaparecen las hojas jóvenes, porque se transforman en maduras, justo en el período de alimentación de las larvas grandes. Probablemente este hecho provocó el descenso abrupto de la población de orugas en marzo siguiente, poniendo en evidencia el efecto negativo de la variabilidad de la foliación sobre el éxito del herbívoro. No se observaron orugas en marzo de 1987 y tampoco se registró una disminución de hojas maduras (figura 8, período 1987). La oruga de mistol posee una diapausa larval en la estación seca, alojándose en los huecos del tronco del mismo árbol. La oruga ya desarrollada se alimenta de las hojas nuevas de octubre, para luego empupar. La mariposa sale en verano, se reproduce y desova. El desarrollo larval comienza a fines de verano. La estrategia de la oruga del mistol es semejante a la observada por Feeny (1970), en la oruga invernal de *Quercus* en Inglaterra. El encino produce abundantes taninos en la hoja, la acción de estos compuestos es limitar la asimilación de proteínas. La limitación de las

Figura 10.

Herbivoría en ramas basales de quebracho colorado, aspecto de otoño de 1986.



Figura 11.

Descenso de los defoliadores al pié de un quebracho colorado durante el periodo de reproducción.



Figura 12.

Desove de los Chrysomelidae en el pié de un quebracho colorado.



proteínas es equilibrada en primavera, por la alimentación de las larvas grandes. Las larvas grandes de la oruga del mistol, de aproximadamente 5 cm (figura 13) salen de diapausa en primavera y consumen rápidamente hojas jóvenes sin taninos con mayor concentración proteica. Las hojas maduras poseen 750 mg/g de peso seco equivalente de extracto de quebracho (ver método de análisis) en taninos, un incremento de 544% respecto de la hoja joven.

3.2.c. Especies perennifolias

Entre estas especies también se observan importantes diferencias en los periodos de foliación. En base a los registros resumidos en las figuras 15 y 16 se elaboraron los siguientes grupos:

Grupo 1. Una especie que produce hojas en la estación seca y primer mes de la estación húmeda.

Capparis salicifolia.

Grupo 2. Especies que producen hojas nuevas a fines del periodo seco y comienzos del periodo húmedo.

Aspidosperma quebracho-blanco

Maytenus spinosa (pico de foliación principal).

Grupo 3. Especies que producen hojas al comienzo de la estación húmeda.

Capparis retusa

Capparis speciosa

Grupo 4. Especies que producen hojas durante una buena parte o todo el periodo húmedo.

Schinus fasciculatus

Figura 13.

Oruga primavera del mistol.



Figura 14.

Aspecto de un mistol severamente defoliado en marzo de 1986.



Castela coccinea

Jodina rhombifolia

Grupo 5. Especies que producen hojas todo el año.

Capparis tweediana

Capparis atamisquea

3.2.d. Actividad defoliadora sobre las especies perennifolias.

Aspidosperma quebracho-blanco posee un pequeño Chrysomelidae (3 mm, especie no determinada) que se alimenta exclusivamente de hojas jóvenes. La hoja madura de esta especie posee elevada dureza y no es consumida; el herbívoro debe completar su desarrollo desde huevo en un pequeño mancho de hojas, cada juvenil de quebracho blanco suele sacar solo una o dos ramitas con hojas nuevas por vez, la larva sin alas es incapaz de alcanzar un nuevo huésped (figura 17 y 18).

Los juveniles de A. quebracho-blanco dan hojas en pequeños pulsos asincrónicos; esto produce a nivel poblacional el efecto de pulsos al azar. El número de ramitas nuevas, fuera del período septiembre-octubre (pulso de inicio de la estación húmeda) es bajo. A pesar de ello los adultos del defoliador han tenido éxito; durante el primer año del trabajo, para impedir la formación de hojas maduras nuevas, casi todas eran comidas antes de madurar. Durante el segundo año el ataque fué menor.

En la figura 15 puede observarse que la abundancia de hojas jóvenes de Aspidosperma quebracho-blanco es menor en septiembre y octubre de 1986, que en 1985; las observaciones de campo permiten asegurar que estas diferencias se deben al ataque del pequeño Chrysomelidae de hojas jóvenes.

Maytenus spinosa, la otra especie con pulsos asincrónicos

Figura 15.
Fenología foliar de las especies perennifolias.

- primordios foliares
- hojas jóvenes
- hojas maduras

Observese el efecto de la herbivoría sobre las hojas jóvenes de *Aspidosperma quebracho-blanco* en 1986. *Capparis retusa* renueva su follaje (por las heladas) en 1985 y es afectada por una oruga de la hoja joven en enero, en 1986 (año sin heladas fuertes, no se quemaron las hojas) conserva el follaje anterior y no sufre herbivoría. *Capparis salicifolia* solo tiene brotes en la estación seca y principios de la húmeda.

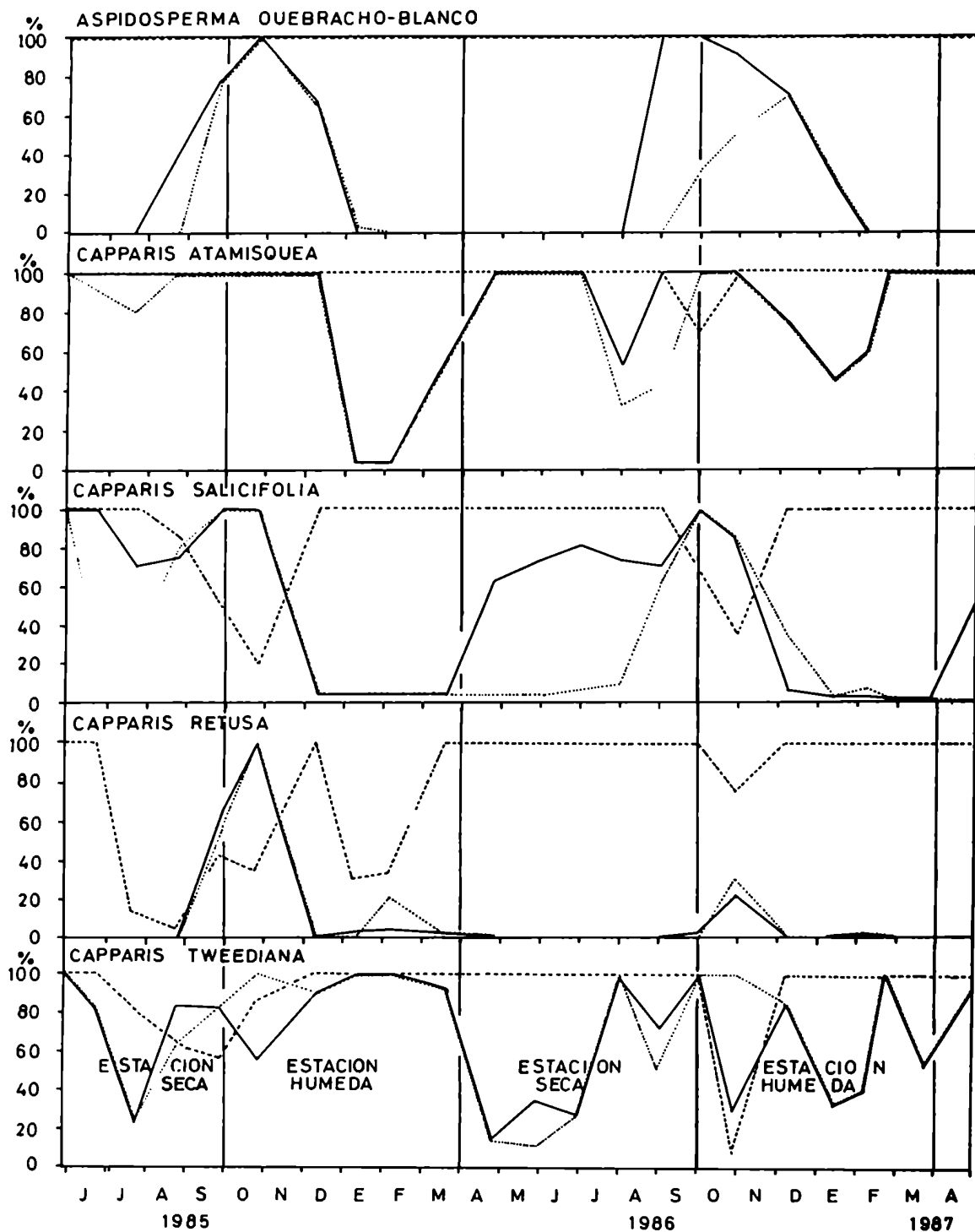
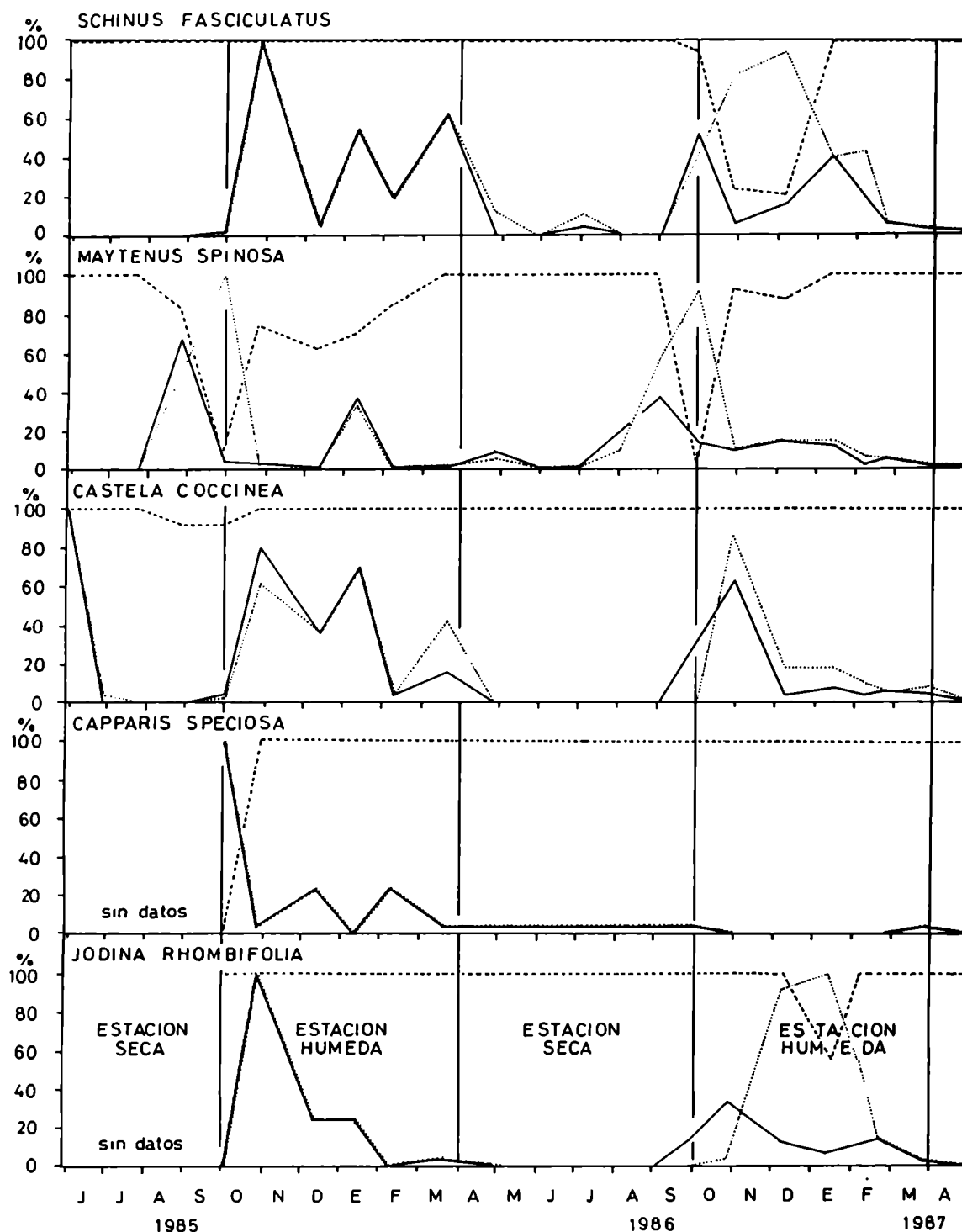


Figura 14.

Fenología foliar de las especies perennifolias.

- primordios foliares
- hojas jóvenes
- hojas maduras

En Maytenus spinosa se observa un pico sincrónico de hojas jóvenes a fines de la estación seca-comienzos de la húmeda; existe una foliación menor laxa, que es consecuencia de pulsos asincrónicos, cada individuo tiene picos independientes de los restantes.



discontinuos de hojas nuevas, está expuesta principalmente al ataque de las hormigas podadoras (Acromyrmex). No se analizó en detalle el ataque, pero en determinadas épocas es muy importante. En esta especie las hojas maduras son muy duras y no son consumidas, como ocurre en el quebracho blanco.

En Capparis retusa se observó una población importante de lepidópteros cuya oruga se alimenta de las hojas jóvenes (figura 19 y 20). Existen diferencias muy marcadas entre diciembre-enero de 1985 y 1986 (figura 15), el segundo año no se observó ataque de esta oruga. Este arbusto perennifolio aumenta considerablemente la producción de hojas en años con heladas fuertes para compensar la pérdida, como se evidencia en 1985. En estos casos las mariposas poseen un recurso importante para desovar y desarrollan poblaciones considerables. En enero de 1985 todas las picadas eran invadidas por enormes cantidades de mariposas (figura 21). Observese que en 1986 la producción de hojas es muy reducida, en este año no hubo heladas importantes.

3.2.e. Características de la producción foliar en juveniles de los dos quebrachos.

Los juveniles de Schinopsis quebracho-colorado poseen hojas con morfología similar a las hojas de la corona basal de los adultos, es decir con foliolos anchos y elevada pilosidad. En el figura 22 puede observarse que los juveniles poseen un pico secundario de hojas nuevas de enero a marzo, ausente en los adultos. En marzo-abril de 1987 la defoliación producida por la oruga del Chrysomelidae amarillo fue muy elevada, a tal punto que se evidencia en el gráfico de hojas maduras (figura 8).

Los juveniles de Aspidosperma quebracho-blanco poseen un período poco definido y laxo de foliación (figura 22, inferior), este es similar al de Maytenus spinosa.

En la figura 23 puede observarse que la foliación de cada ejemplar de estas dos especies posee un ritmo asincrónico, salvo el pico primaveral, más marcado en Maytenus spinosa.

Las foliaciones son asimismo discontinuas, existen a veces varios picos separados por periodos de inactividad (dentro de una misma estación húmeda). La producción discontinua y asincrónica determina un patrón al azar a nivel poblacional.

Se calculó el número de individuos con producción de hojas en cada intervalo de un mes, entre noviembre y mayo, es decir excluyendo el pico primaveral. Se comparó estas frecuencias con el promedio mensual, según el método propuesto por Wheelwright (1985), para poner a prueba diferencias con el patrón debido al azar. Los cálculos para Maytenus spinosa se basaron en la figura 23, para los juveniles de Aspidosperma quebracho-blanco las frecuencias resultaron demasiado bajas para aplicar un test de Chi cuadrado, en este caso se usaron datos del segundo año de registros fenológicos, en él los juveniles de esta especie fueron aumentados a 25. En esta última especie los cálculos se basaron en el período diciembre-marzo, en abril se interrumpió la producción foliar. En todos los casos las diferencias respecto del azar resultaron no significativas (test de Chi cuadrado).

Figura 17.

Juveniles de quebracho blanco solo con hojas maduras, algunas viven hasta cuatro años.



Figura 18.

Juveniles de quebracho blanco con hojas jóvenes comidas por el Chrysomelidae monófago especialista de las hojas jóvenes.



Figura 19.

Oruga de Capparis retusa comiendo hojas jóvenes.



Figura 20.

Oruga de Capparis retusa comiendo hojas jóvenes.
Observe las hojas severamente dañadas.



Figura 21.

Reunión de mariposas de Capparis retusa en los alrededores del puesto.



Figura 22.

Fenología foliar de juveniles de los quebrachos.

Los juveniles de quebracho colorado sufren en 1987 el efecto de la oruga del Chrysomelidae, bajan prematuramente las existencias de hojas (ver texto). Los juveniles de quebracho blanco poseen un ritmo asincrónico de hojas jóvenes. En este gráfico promedio aparece una foliación pequeña y sostenida (ver fig. 23 y texto).

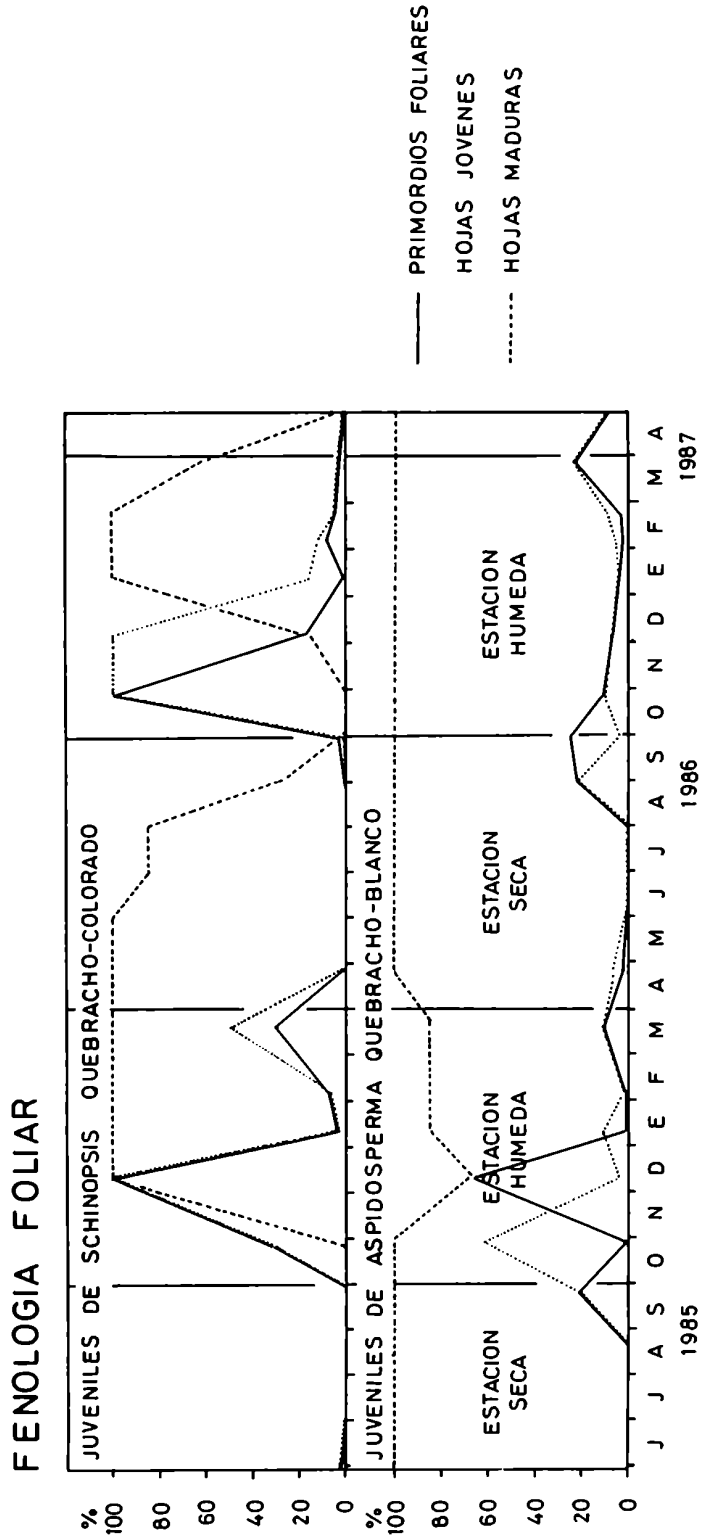
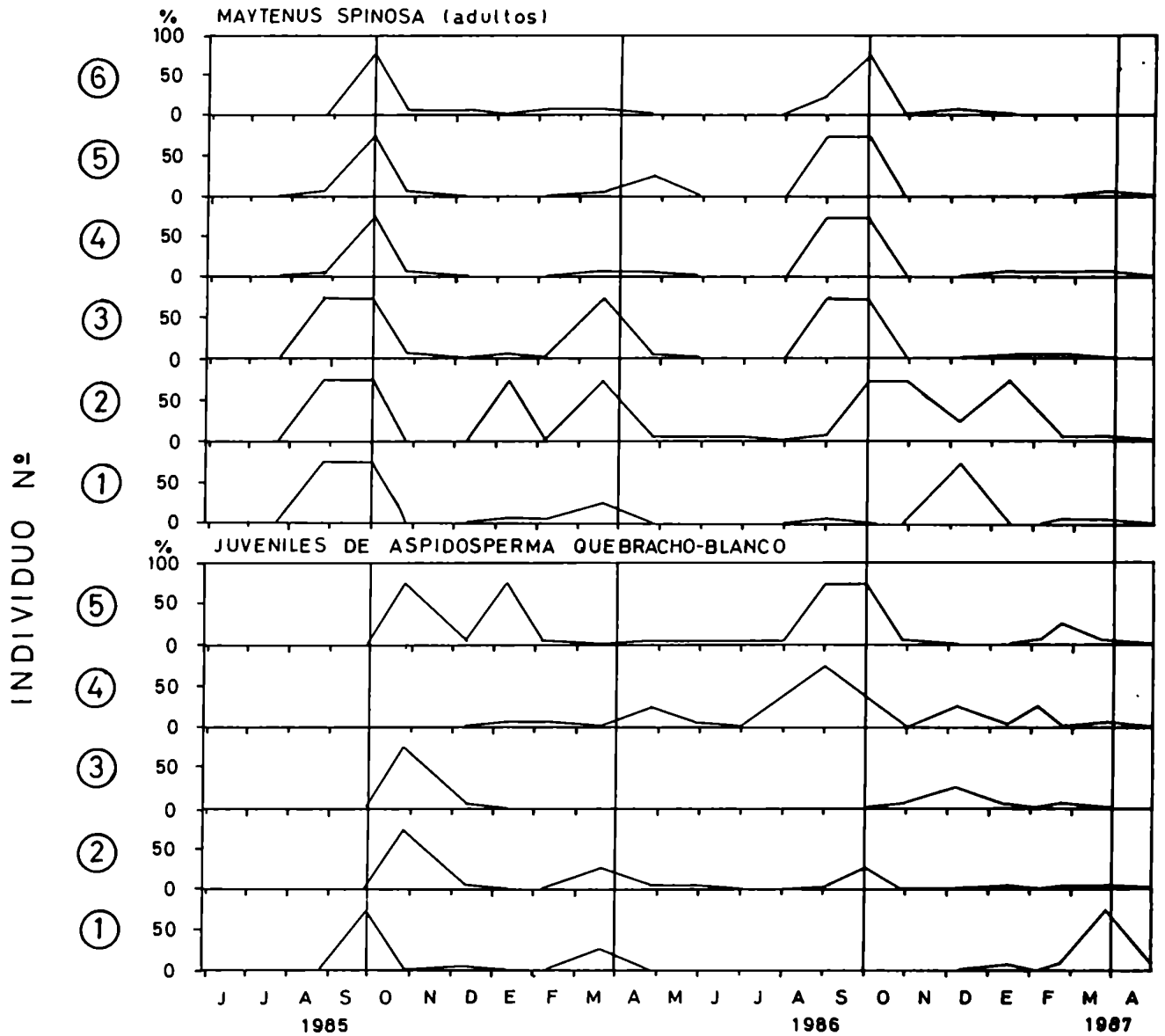


Figura 23.

Fenología de hojas jóvenes por individuo.

Evidencia de pulsos -asincrónicos de foliación (ver texto para una prueba estadística).

FENOLOGIA DE HOJAS JOVENES POR INDIVIDUO



3.3. ESTRATEGIAS DE ESCAPE FOLIAR ANTIHERBIVOROS DE LAS HOJAS JOVENES.

El corrimiento de la producción de hojas a la estación seca, su división en periodos separados, y la variabilidad interindividual en los pulsos, sugieren la existencia de mecanismos de escape temporal a los herbívoros en un grupo mayoritario de las plantas leñosas del bosque.

Los mecanismos de escape a herbívoros especialistas pueden ser de dos tipos:

(a) Espaciales.

Las plantas de baja frecuencia pueden escapar porque el riesgo de ser encontradas es bajo. En ciertos casos en los que el encuentro planta-herbívoro es, a pesar de todo alto, el daño puede ser mayor en una planta aislada, Futuyma y Wasserman (1980) describen un mecanismo de este tipo.

(b) Temporales.

Los ecosistemas con elevada estacionalidad hídrica, pero no térmica, limitan en mayor medida a los insectos defoliadores que a las plantas leñosas, con raíces profundas. Estas pueden desarrollar parte de su actividad de crecimiento fuera de la estación favorable, escapando a los herbívoros. Los ecosistemas tropicales y subtropicales con estación seca son potencialmente aptos para estas adaptaciones.

Los insectos dependen del agua de la estación lluviosa en mayor medida que las plantas, no tienen posibilidades de almacenarla por periodos prolongados ni de utilizar la existente en el suelo.

En estas condiciones puede esperarse que una parte de la actividad de foliación sea desplazada a la estación seca.

Es posible identificar cuatro principios básicos referidos a las estrategias de escape, cada uno puede ser complementario de los otros:

(a) Desplazamiento total o parcial de la producción de hojas nuevas a la estación seca, donde la existencia de herbívoros está limitada.

(b) División de la producción de hojas en períodos separados, evitando el acople de insectos de ciclo largo, la defoliación crece exponencialmente con el tamaño del insecto (Crawley 1983).

(c) Aumento de la variabilidad en el tiempo, de los períodos de producción de hojas. Como se señaló en la descripción de las características de la herbivoría, el grado del ataque depende de la sincronización del insecto con determinada fase del desarrollo foliar (Crawley 1983), en los años en que esta falla se produce elevada mortalidad del herbívoro (Feeny 1970; Dixon 1976).

(d) Aumento de la asincronía entre individuos de la misma especie, en los períodos de producción de hojas.

En el Chaco Occidental se pone de manifiesto un conjunto de estrategias de escape de hoja joven, probablemente con funciones antiherbívoros, desconocidas en la literatura.

ESTRATEGIAS DE ESCAPE TEMPORAL DE LAS HOJAS JOVENES EN UN BOSQUE SUBTROPICAL ESTACIONAL SECO:

De acuerdo a las características descriptas de las foliaciones se elaboraron las siguientes hipótesis sobre las estrategias de escape:

Estrategia (1)

Producción de hojas nuevas en la estación seca y comienzos de la húmeda (figura 24,1).

Especie: Capparis salicifolia

La ventaja adaptativa de este mecanismo es el de aumentar el tiempo de maduración de las hoja, favoreciendo la acumulación de defensas, en el periodo en que la actividad de los insectos es mínima. El uso del mes de octubre y principios de noviembre por parte de esta especie (principio de la estación lluviosa) solo permitiría el sustento de defoliadores de ciclo muy corto. Ciertamente se registró un pequeño gusano minador de hojas en este periodo (figura 25).

Estrategia (2)

Producción de hojas nuevas al final de la estación seca y a comienzos de la estación húmeda (figura 24,2).

Especies:

Celtis pallida

Maytenus spinosa

Achatocarpus praecox

Acacia praecox

Zizyphus mixtol

Aspidosperma quebracho-blanco

La ventaja de esta estrategia es evitar los herbívoros de la estación húmeda, al mismo tiempo limitar la dependencia respecto del crecimiento en la estación seca (comparativamente respecto de la estrategia anterior)

Una hipótesis alternativa, o complementaria, para esta estrategia sería que el adelanto de la foliación confiere una ventaja competitiva respecto de las plantas sin adelanto, ya que con la llegada de las lluvias, el nuevo follaje permite un incremento en la fotosíntesis. Sin embargo esta sería una estrategia de alto riesgo, por la variabilidad en el inicio de las lluvias y la recarga de agua del suelo (esto último induciría a esperar un retraso más que un adelanto en la foliación). Las observaciones de campo indican que muchas especies caducifolias requieren 20 días para desarrollar el nuevo follaje, siendo este período sensiblemente menor que el adelanto observado. En el mistol los primordios foliares aparecen a fines de julio y la foliación progresa de fines de agosto a septiembre, fenómeno que se repite en otras especies. Por otra parte, la pérdida de 15 días de la estación húmeda representa el 8,3% de la misma, en muchos casos las pérdidas por herbivoría son marcadamente superiores (ver sección correspondiente, página 31 y 39).

Estrategia 3

Producción de hojas en períodos discontinuos separados por dos meses (figura 24,5).

Especies:

Achatocarpus praecox

Bougainvillea praecox

Schinus fasciculatus

Mimosa detinens

Castela coccinea

El primer pico es el de septiembre-octubre, relacionado con el inicio del período húmedo, el pico siguiente está separado del primero por dos meses de inactividad. El segundo pulso de hojas nuevas se debe al desarrollo de las ramitas nuevas. Los herbívoros registrados en el segundo pico son principalmente hemipteroideos chupadores de savia.

Como se explicó más atrás la función de este mecanismo sería evitar el acople de insectos entre distintos períodos de producción de hojas.

Estrategia 4

Producción discontinua, con alta variabilidad entre individuos de la misma población (asincrónica) (figura 24,4).

Solo una parte de la población produce hojas en cada momento, las especies que se ajustan a esta estrategia renuevan una pequeña parte del follaje cada vez. Se requiere que las hojas posean elevada longevidad, para evitar una tasa de renovación alta. Las poblaciones no pueden tampoco tener elevada densidad, pues en este caso la probabilidad de encuentro planta-herbívoro sería alta a pesar de la periodicidad de la foliación.

Especies:

Maytenus spinosa

Juveniles de Aspidosperma quebracho-blanco

(este mecanismo está ausente en los adultos)

Janzen (1970) estableció una hipótesis sobre mecanismos de escape espacial, en juveniles de especies arbóreas de los

bosques tropicales. Los juveniles tendrían mayor mortalidad debajo de un conoespecífico que debajo de un individuo de otra especie, facilitando el reclutamiento de especies alternativas, las evidencias actuales confirman la existencia de este proceso en varias especies (Clark y Clark 1984; Howe y otros 1985).

El mecanismo de escape temporal señalado sería una estrategia alternativa al descrito por Janzen, en bosques poco diversos. En estos bosques el escape espacial es insuficiente para disminuir la probabilidad de encuentro con los herbívoros.

En los juveniles de Aspidosperma quebracho-blanco no existe el corrimiento de la foliación hacia la última parte de la estación seca, tal como se observa en los adultos, una explicación de esta diferencia puede hallarse en el menor desarrollo radicular de los juveniles, que los hace más dependientes de la estación húmeda.

Estrategia 5

Ausencia de escape temporal de hojas jóvenes.

Una alternativa al escape temporal de la hoja joven es la acumulación de defensas mecánicas y químicas, algunas especies no evidencian escape fenológico.

Especies:

Capparis tweediana

Capparis atamisquea

Schinopsis quebracho-colorado

Acacia furcatispina

Acacia praecox

Capparis retusa

Observese en las figuras 8 y 15 las diferencias en los

periodos de foliación del quebracho colorado y blanco. La primera especie es caducifolia y espera más de un mes, respecto de la segunda (perennifolia) para sacar hojas nuevas. A consecuencia de ello el quebracho colorado retrasa su actividad fotosintética, mientras que el quebracho blanco no sufre esta pérdida. Esta es una evidencia indirecta de que el corrimiento tiene una función distinta a la de ajustar la fotosíntesis a la disponibilidad de agua (ver estrategia 2, página 54 para una hipótesis alternativa). De existir un adelanto en la foliación, para aprovechar las primeras lluvias, esta debería presentarse en la especie caducifolia más que en la perennifolia.

En la sección sobre compuestos secundarios de las hojas se desarrollará la siguiente hipótesis, respecto de las estrategias de escape fenológico:

Las defensas de las hojas jóvenes de las especies con escape temporal difieren de las defensas de las especies sin escape temporal.

Figura 24.

Modelos fenológicos para la producción de hojas jóvenes.

- 1.a. Hojas jóvenes desfazadas de los herbívoros.
- 1.b. Una pequeña superposición permite a los herbívoros el aprovechamiento del inicio de la estación húmeda, solo posibilita la entrada de insectos de ciclo muy corto.
2. Escape parcial a la superposición con la estación húmeda, se desplaza la primera parte de la foliación a la estación seca.
3. Variabilidad de la sincronización de los herbívoros ante cambios interanuales en el comienzo de la foliación primaveral (ver herbivoría en *Ziziphus mistol*). Desde a hasta c se incrementa el impacto del herbívoro.
4. Producción asincrónica de hojas, facilita el escape espacial en especies de baja abundancia. La producción foliar es baja pero sostenida, el gráfico representa el promedio de muchas foliaciones individuales desplazadas en el tiempo.
5. Producción de hojas en picos separados.
6. Producción de hojas sin escape, continua (todo el año) y discontinua (solo en la estación húmeda).

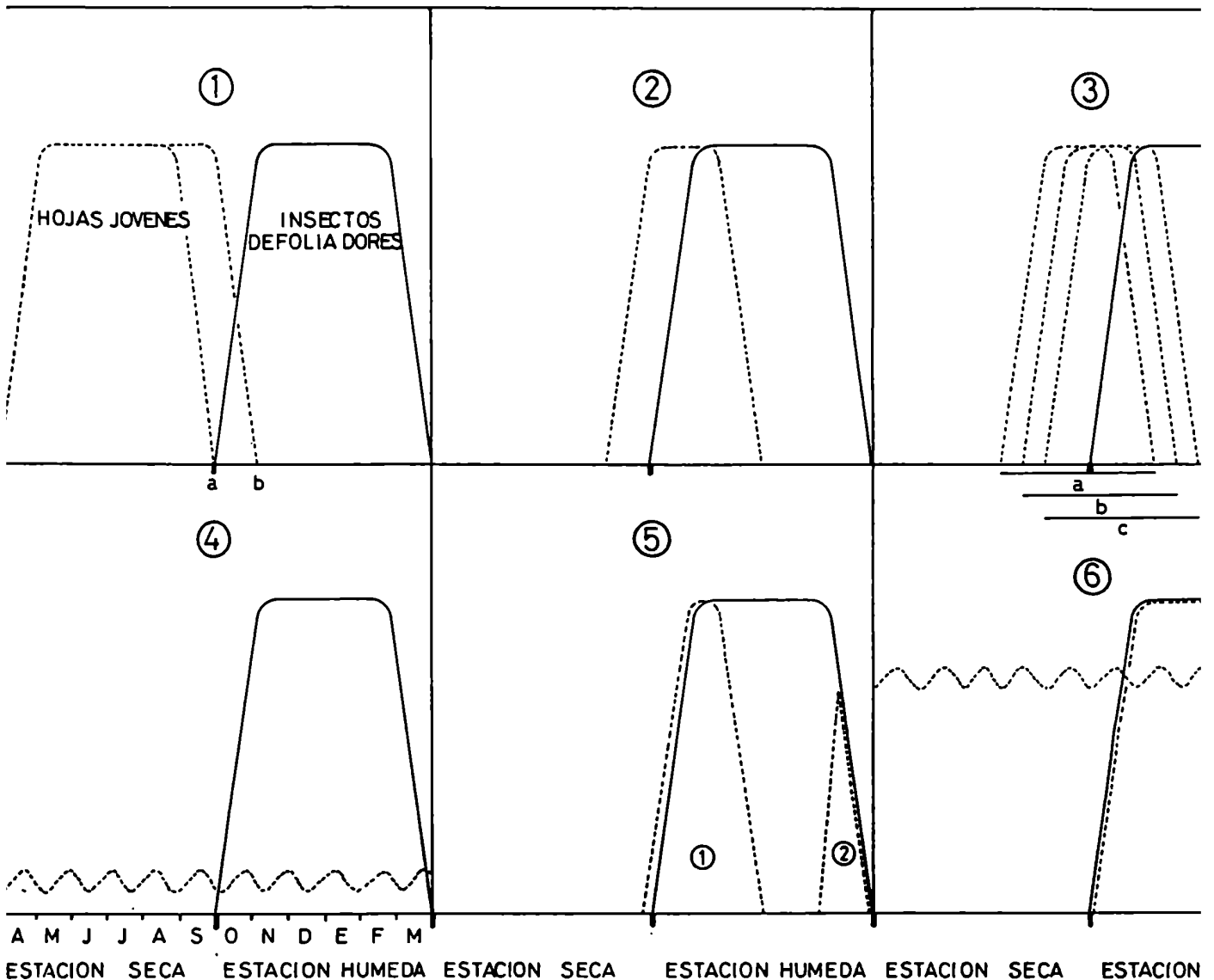


Figura 25.

Consumo de hojas por un gusano minador en Capparis salicifolia.



(3.4) INTERACCIONES CON EL TERCER NIVEL TROFICO.

Los enemigos de los herbívoros deben ser considerados como parte de la batería defensiva potencial de las plantas (Price y otros 1980).

Las plantas pueden producir atractores de los depredadores de los herbívoros (Bentley 1976, 1977; Tilman 1978). Uno de los casos más notables de este tipo de interacción se encuentra entre plantas productoras de nectar extrafloral y las hormigas nectívoras. Se ha demostrado que las hormigas protegen a las plantas eliminando insectos defoliadores (Stephenson 1982; Koptur 1984); también se ha puesto en evidencia un incremento de las defensas químicas en aquellas poblaciones de plantas que no poseen hormigas defensoras, aun teniendo nectarios extrafoliares (Rher, Feeny y Janzen 1973; Koptur 1985).

En el bosque en estudio las hormigas nectívoras son muy abundantes, especialmente Camponotus blandus, se han observado hormigas de esta especie recolectando secreciones de nectarios caulinares, peciolares, del raquis de ciertas hojas y de sépalos de pimpollos florales.

En todos los casos los nectarios extraflorales solo estaban activos en tejidos jóvenes, sugiriendo un rol defensivo ligado a los tejidos en crecimiento, con elevado valor nutritivo para los defoliadores.

Especies con nectarios extraflorales (Tabla 2).

1) Acacia praecox produce hojas nuevas con nectarios foliares. Son cuerpos chatos, cóncavos de un milímetro y medio de diámetro. Las hojas poseen un nectario proximal en la base del peciolo y

a veces otro en el raquis, a la altura del último par de pinas.

2) Capparis retusa produce hojas nuevas con un nectario en la base del peciolo, son cuerpos esféricos de dos milímetros de diámetro, con un poro secretor en la parte superior.

3) Castela coccinea produce nectarios caulinares cónicos en las ramitas nuevas, miden un milímetro y son de color rojo. Los nectarios poseen bracteas y una superficie excretora distal que se abre entre las bracteas.

4) Los botones florales desarrollados de Capparis retusa, C. salicifolia, C. speciosa y una hierba (Malvaceae), poseen sépalos de los pimpollos florales que secretan nectar. La inflorescencia de varios Costus (Zingiberaceae) de Panamá poseen nectarios de este tipo (Schemske 1982).

TABLA 2

Especies con nectarios extraflorales y su fenología

MESES	ESPECIE	TEJIDO SECRETOR
agosto-septiembre	<u>Capparis salicifolia</u>	sépalos de los pimpollos florales
septiembre-octubre	<u>Acacia praecox</u>	nectarios de las hojas jóvenes
octubre	<u>Capparis retusa</u>	nectarios de las hojas jóvenes
noviembre- diciembre	<u>Capparis speciosa</u>	nectarios de los pimpollos florales
noviembre- diciembre- enero	<u>Castela coccinea</u>	nectarios de los tallos jóvenes
diciembre	<u>Capparis retusa</u>	sépalos de los pimpollos florales
enero- febrero- marzo	Hierba (<u>Malvaceae</u>)	sepalos de los pimpollos florales
marzo	<u>Castela coccinea</u>	nectarios de los tallos jóvenes

(3.5) FENOLOGIA DE FRUCTIFICACION

Se detallan las siguientes secciones:

3.5.a. Floración.

3.5.b. Fructificación.

3.5.c. Gremio de plantas dispersado por aves: evidencia de competencia por dispersores.

3.5.a. FLORACION.

RESULTADOS Y CONCLUSIONES

Las floraciones de las especies leñosas predominan entre septiembre y diciembre, y acompañan el patrón de producción de frutos, a diferencia de los bosques tropicales estacionales de Costa Rica, en donde estas ocurren durante el período seco (Janzen 1967).

Se aplicó la prueba de Poole y Ratcke (1979), para comparar el grado de separación existente entre los picos de floración de las especies leñosas (Figura 26). Esta prueba compara la separación entre los picos observados y la esperada por el azar. Si llamamos P a la varianza muestral, de distancias entre los picos de floración, y $E(P)$ a la varianza media esperada por el azar, $P/E(P)$ será menor que uno si hay una tendencia a regularmente espaciado. Si los picos se distribuyen al azar $P/E(P)$ se acerca a uno, y si los picos están agregados $P/E(P)$ será mayor que uno.

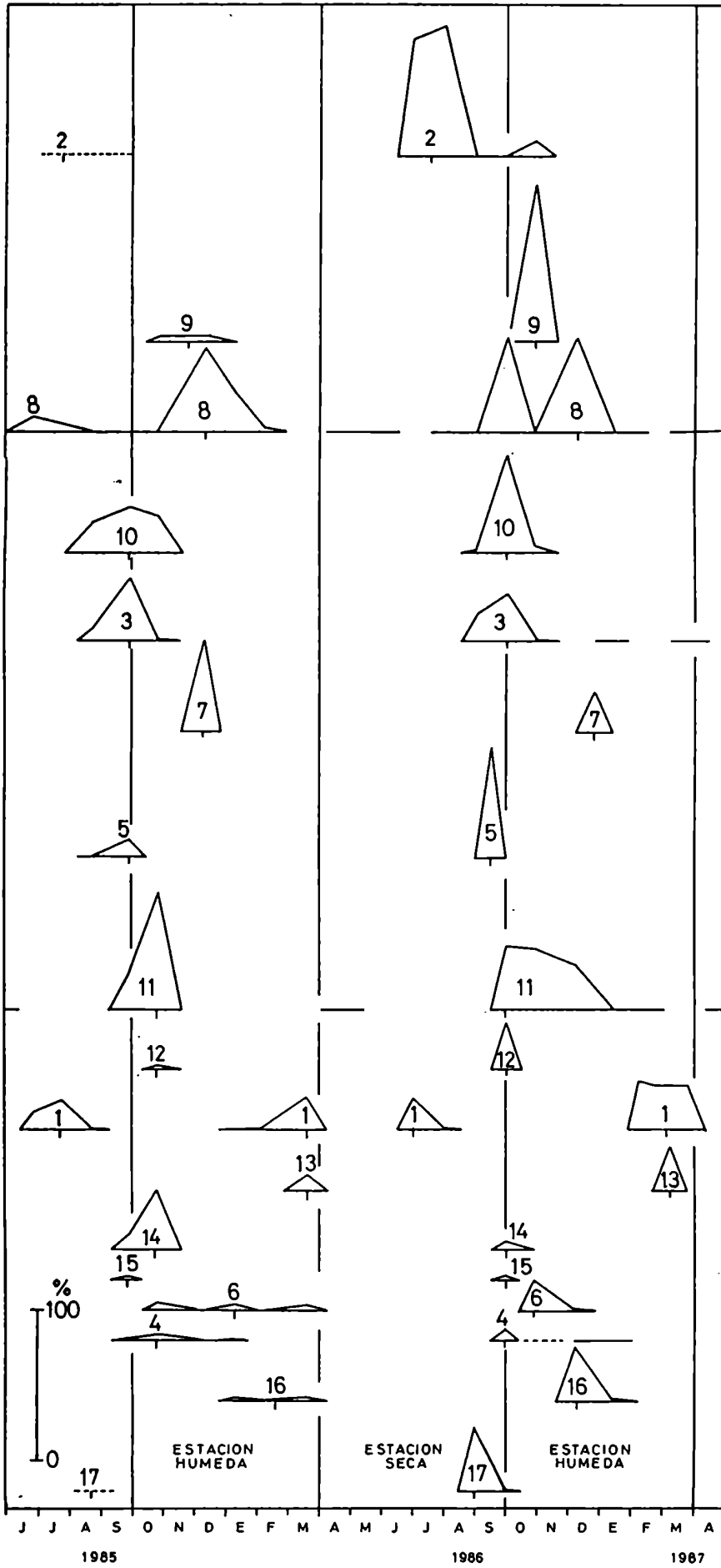
Los autores concluyeron que $P/E(P)$ se distribuye según Chi cuadrado/ k , con k grados de libertad, donde k es el número de intervalos entre picos menos uno.

Figura 26.

Período de floración de 19 leñosas.

1. Schinus fasciculatus
2. Jodina rhombifolia
3. Maytenus spinosa
4. Zizyphus mistol
5. Achatocarpus praecox
6. Celtis pallida
7. Capparis retusa
8. Capparis atamisquea
9. Capparis speciosa
10. Capparis salicifolia
11. Capparis tweediana
12. Bougainvillea praecox
13. Schinopsis quebracho-colorado
14. Aspidosperma quebracho-blanco
15. Castela coccinea
16. Acacia furcatispina
17. Acacia praecox
18. Mimosa detinens
19. Prosopis elata

FLORACION



En 1985-1986 $P/E(P) = 1,66$ y en 1986-1987 = 2,25 estos valores indican agrupamiento entre los picos, $P > 0,95$ y $P > 0,995$, respectivamente.

La distribución de los picos de floración es agrupada, lo contrario de lo esperable bajo la hipótesis del desplazamiento por competencia por los polinizadores. En esta comunidad los factores físicos, y probablemente como se verá más adelante, los periodos de maduración de frutos, son determinantes de la distribución de las floraciones.

La competencia no parece jugar un papel importante en la distribución de las floraciones de esta comunidad.

3.5.b. FRUCTIFICACION.

"The interactions of seed dispersers and plants is so rich in relevant details and so idiosyncratic from one system to the next that it may appear so chaotic as to be uninteresting to study. But generalizations are possible: fruits containing seeds dispersed by small birds are usually red and the proportion that are not is an interesting geographically varying trait of habitats."

"Dispersal of seeds by vertebrate guts".

D.H.Janzen (1983)

En: Coevolution.

Editado por: Futuyma D.J. y M. Slatkin.

RESULTADOS Y CONCLUSIONES

La mayor parte de los frutos maduran dentro de la estación húmeda, este hecho está de acuerdo con la necesidad de humedad en el suelo para la germinación y el establecimiento de las plántulas. En la estación húmeda de 1985-1986 fructificaron 13

especies, en la estación seca solo 5, en 1986-1987 17 especies fructificaron en la estación húmeda, la estación seca cayó fuera del período de muestreo (figura 27).

Las características generales de los frutos y semillas se resumen en la tabla 3 (pag. 69), el 68% de las especies son dispersadas por vertebrados, el 42% de estas últimas son dispersadas por aves. El mistol reparte los dispersores entre aves y mamíferos, en esta especie, y posiblemente en alguna otra, también interviene la iguana Tupinambis rufescens. El 26% de las plantas leñosas son dispersadas por mamíferos.

Solamente una especie dispersada por aves posee una fructificación en la estación seca: Schinus fasciculatus (Figura 28), aunque en algunos años (1985) Celtis pallida puede ofrecer una cantidad limitada de fruto al final del período húmedo y comienzo del seco.

Los frutos dispersados por mamíferos maduran en la mitad del período húmedo.

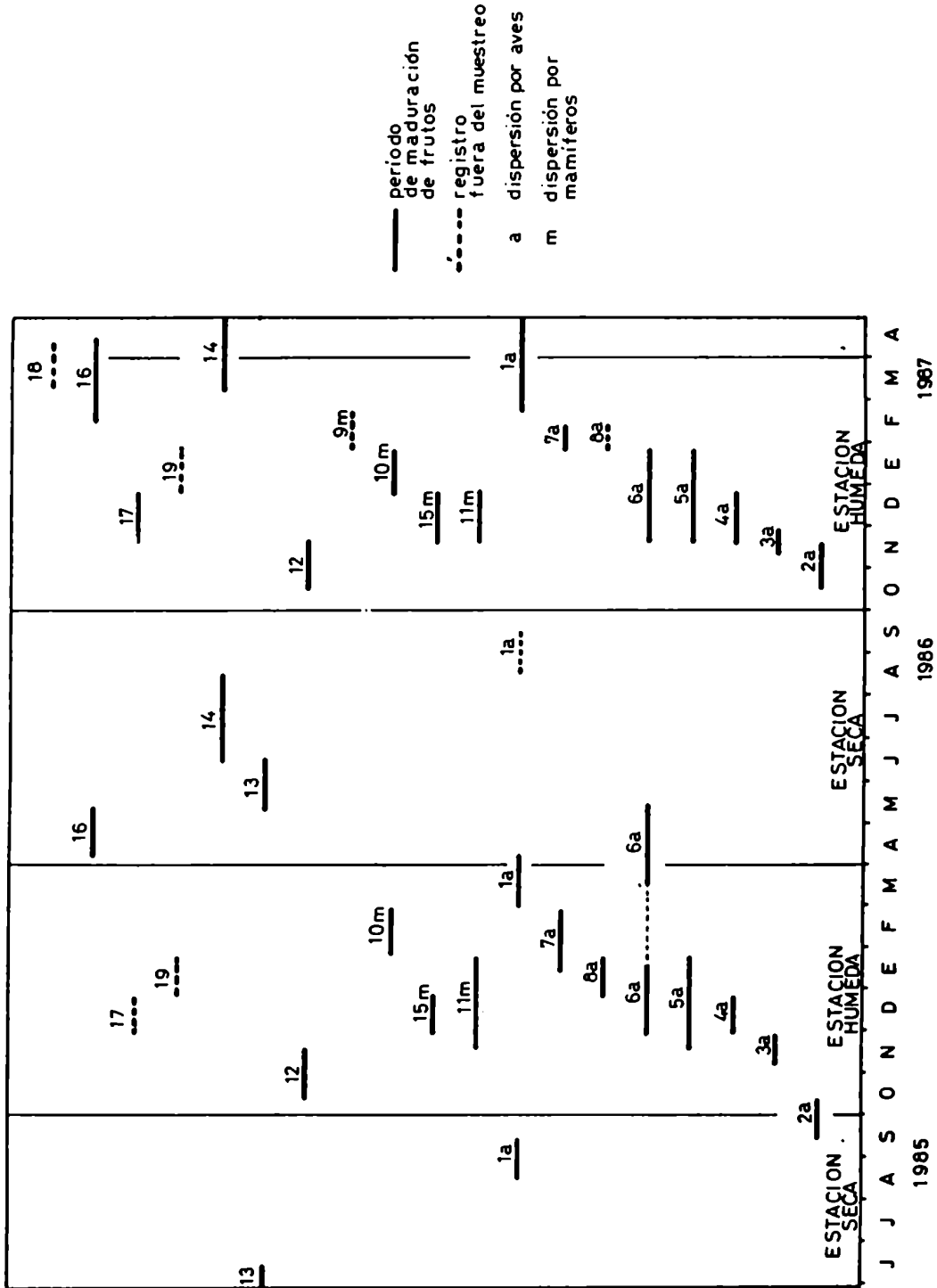
Es posible que, debido a la mayor eficiencia de las aves como dispersoras de semillas (Snow 1971), y a su mayor abundancia, sean más utilizadas que los otros vertebrados. Por este motivo es asimismo posible, que en el gremio de plantas dispersadas por aves se encuentren corrimientos por competencia en los períodos de maduración. Esta hipótesis es analizada en la sección siguiente.

Otra consecuencia, de la menor eficiencia de los vertebrados caminadores como dispersores, es que las plantas diseminadas por mamíferos oferten cosechas menos atractivas. Todas las especies

Figura 27.

Periodo de maduración de frutos de 19 leñosas.
 (ver lista en figura 26).

Observese el escalonamiento de la maduración de los frutos dispersados por aves y compárese en el de los frutos dispersados por mamíferos.



de este gremio de plantas son poco abundantes.

Las semillas muy duras aparecen en las especies dispersadas por gravitación, y en algunas dispersadas por mamíferos (Castela coccinea y Zizyphus mistol). En algunos casos las especies dispersadas por mamíferos poseen semillas de dureza intermedia, en estos casos los frutos son voluminosos y el contenido mucilaginoso, las semillas rugosas son difíciles de separar. Estas dos adaptaciones, dureza extrema y semillas rugosas con frutos mucilaginosos sugieren adaptaciones para evitar la masticación. Algunas especies con frutos dispersados por mamíferos poseen frutos que caen al suelo y permanecen varias semanas sin alterarse (Castela coccinea y Zizyphus mistol), esta sería otra adaptación para la dispersión por estos animales.

Cinco especies son dispersadas por gravitación y dos por viento (tabla 3), estas últimas son los árboles de mayor porte, c sea con mayor potencial para este propósito. Las semillas de A. quebracho-blanco y las sámaras de S. quebracho-colorado caen en la estación seca, cuando los vientos son más frecuentes, y además disminuye el efecto de los patógenos en el suelo. Se observó muy corta supervivencia de estas semillas en el período húmedo. Las mimosoideas difieren marcadamente en sus características de fructificación, Acacia praecox produce cosechas muy abundantes en los años de heladas suaves (1986), mientras lo hace escasamente cuando las heladas son fuertes (1985), las semillas son blandas y cuando caen germinan inmediatamente. En algunos sitios el suelo se cubre de plántulas.

Acacia furcatispina y Mimosa detinens tienen cosechas muy pequeñas, las semillas son duras y las vainas permanecen largo tiempo en el arbusto, las semillas caen en la estación seca.

TABLA 3

CARACTERISTICAS DE FRUTOS Y SEMILLAS

ESPECIE	TAMANO DE LA COSECHA	FRUTO O TEJIDO NUTRITIVO	AGENTE DISPERSOR
<u>Schinus fasciculatus</u>	G/V	fruto carnosos	aves
<u>Jodina rhombifolia</u>	G	arilo de semilla	aves
<u>Maytenus spinosa</u>	P	arilo de semilla	aves
<u>Zizyphus mistol</u>	P/V	fruto carnosos	aves y mamíferos
<u>Achatocarpus praecox</u>	G	fruto carnosos	aves
<u>Celtis pallida</u>	G	fruto carnosos	aves
<u>Capparis retusa</u>	P/V	arilo de semilla	aves
<u>Capparis atamisquea</u>	G	arilo de semilla	aves
✓ <u>Capparis speciosa</u>	P	fruto carnosos	mamíferos
✓ <u>Capparis salicifolia</u>	P	fruto carnosos	mamíferos
✓ <u>Capparis tweediana</u>	G/V	fruto carnosos	mamíferos
<u>Bougainvillea praecox</u>	G/V	aqueño	gravitación
<u>Schinopsis q-c</u>	G/V	sámara	viento y hormigas
<u>Aspidosperma q-bl</u>	P/V	cápsula seca	viento
<u>Castela coccinea</u>	G	fruto carnosos	mamíferos
<u>Acacia furcatispina</u>	P/V	vaina bivalva	gravitación
<u>Acacia praecox</u>	G/V	vaina bivalva	gravitación
<u>Mimosa detinens</u>	P	lomento	gravitación
/ <u>Prosopis elata</u>	P	vaina bivalva	mamíferos (?)

G: grande; P: pequeña; V: variable

3.2.c. FENOLOGIA DE LAS PLANTAS DEL GREMIO DISPERSADO POR AVES: EVIDENCIA DE COMPETENCIA POR DISPERSORES.

Las plantas dispersadas por aves muestran un escalonamiento de los períodos de maduración de frutos no observable en el resto de las leñosas.

La hipótesis que surge es que la organización de este grupo de plantas evidencia coevolución en competencia. Esta hipótesis lleva implícito el postulado básico de la teoría del mutualismo planta-dispersores de semillas (McKey 1975) de que los dispersores son un recurso limitante.

Para analizar la ecología de este mutualismo es necesario explorar las consecuencias ecológicas de la dispersión de semillas más allá del evento de la dispersión propiamente dicho (Howe y otros 1985).

Esta problemática se relaciona con la hipótesis de trabajo de esta sección y conduce a otra pregunta aun abierta:

Que evidencias son necesarias para concluir que existió competencia entre las plantas ?

En la mayoría de los trabajos se analiza solamente la predicción del espaciamiento regular de los períodos de maduración

INTRODUCCION

La teoría ecológica del mutualismo entre las plantas con semillas dispersadas por aves y sus dispersores supone alto grado de selección en el sistema, predice especialización entre las aves por sus recursos y competencia entre las plantas por los

dispersores (Snow 1965, 1971; Mc Key 1975; Howe y Estabrook 1977).

Sin embargo las evidencias acumuladas no concuerdan firmemente con la teoría desarrollada (Wheelwright y Orians 1982; Howe 1984; Herrera 1986); si los dispersores son un recurso limitante para las plantas se esperaría una distribución uniforme de los picos de maduración de frutos y esto no es un hecho general (Wheelwright 1985).

Es frecuente la ausencia de claras adaptaciones de las plantas a los dispersores más importantes de una comunidad (Howe 1983, 1984; Wheelwright 1985; Herrera 1984, 1986), esto a llevado a reformular los principios sobre los que se sostenía el mutualismo planta-dispersores de semillas (Wheelwright y Orians 1982, Howe 1984).

El supuesto básico del modelo clásico (Mc Key 1975), es que los dispersores son limitantes, esta hipótesis debería ser puesta a prueba con mayor profundidad. No sabemos si no se cumplen las predicciones sobre el mutualismo en los sistemas reales porque estas no son válidas, o porque el supuesto básico sobre este mutualismo (expuesto más arriba) no se cumple, o solo se cumple en algunos sistemas, o parte de los mismos.

El abandono de las hipótesis clásicas ha llevado a considerar que la evolución de las interacciones planta-dispersores de semillas está determinada por las características de la comunidad, sus variaciones espaciales y temporales, y no por interacciones entre pares de especies (Wheelwright y Orians 1982; Howe 1984; Herrera 1984, 1986; Denslow et al. 1986).

La elevada variabilidad de las interacciones entre las

plantas a llevado a poner en duda la existencia de factores selectivos fuertes para la coevolución de tales sistemas (Wheelwright y Orians 1982; Howe 1984; Herrera 1986).

La idea de que los dispersores responden a la configuración general de la oferta de la comunidad y no a una especie en particular (Howe 1984) está en armonía con la importancia asignada al tiempo de viaje en los estudios de selección de frutos (Moermond y Denslow 1983; Levey 1984). Si el costo de viaje entre plantas de una especie cuyos frutos son preferidos aumenta, la preferencia debería desplazarse a otros frutos de menor valor.

La calidad de los frutos puede evolucionar para ajustarse a las demandas de los dispersores, pero la cantidad de la oferta trae aparejada su dependencia de la abundancia de las especies vegetales en la comunidad. Las plantas raras no pueden ofrecer una producción abundante por unidad de área, mientras que las especies abundantes lo pueden hacer a muy bajo costo individual.

A pesar de que la abundancia puede ser una variable de selección en este mutualismo, si las variaciones en las proporciones de las plantas en un área dada es muy grande, no se podría esperar una fuerte coevolución (Howe 1984).

Si las proporciones de abundancia de las plantas, y por ende de los frutos varía en el bosque, una especie que fructifique superpuesta con otra será más atractiva en un parche abundante, y menos que la otra en un parche donde es rara. En tal situación no es posible esperar una dirección neta en las interacciones competitivas, este problema no resuelto fué titulado por Howe (1984): restricciones al mutualismo planta dispersores de

semillas.

En las áreas tropicales las proporciones de las especies son bajas y la distribución en manchones (Hubbell 1979), por ello Howe estima dudoso que pueda establecerse una coevolución estrecha planta-dispersores de semillas.

En el bosque bajo estudio las variaciones en las proporciones de abundancias de las especies son menores, el número de especies es menor, y existen diferencias sustanciales de abundancias entre algunas de ellas.

El aspecto sobresaliente a considerar, es entonces, si la variabilidad de las interacciones entre las plantas limita el surgimiento de una resultante clara en la selección natural, y por ende en la coevolución.

Aunque las proporciones de abundancia pueden afectar las relaciones entre plantas, las interacciones están mediadas por los dispersores, y la posibilidad de selección entre las primeras dependerá de cuan predecible para las aves es la proporción de los diferentes recursos disponibles.

Analizando la relación entre periodos de maduración de frutos y el área basal de las especies dispersadas por aves en este bosque, se halló que los datos concuerdan con las predicciones del desplazamiento por competencia.

RESULTADOS Y CONCLUSIONES

Una de las predicciones más estudiadas, de la coevolución en competencia en el mutualismo planta-dispersores de semillas y planta-polinizadores, es que la competencia debería producir un

espaciamiento regular de las maduraciones de frutos o de las floraciones, a lo largo de la estación favorable. La forma de analizar la regularidad del espaciamiento es a través de la comparación con el patrón esperado por azar.

En base a la relación $P/E(P)$ (Poole y Ratcke 1979) (para una mayor explicación ver sección de floración, pag 65) se analizó el período de maduración de frutos entre septiembre de 1985 y abril de 1986, y entre septiembre de 1986 y marzo de 1987 (figuras 28b y c).

En 1985-86 $P/E(P) = 0.40$, con tendencia a regularmente espaciado ($P < 0.10$), en 1986-1987 $P/E(P) = 0.50$, con tendencia similar, pero ($P < 0.20$), es decir el valor que alcanza la significación estadística es insuficiente.

Para el período 1986-1987 se efectuó una corrección en la especie 4 cuyos frutos cayeron tempranamente, a fines de diciembre, por una tormenta (figura 28c, línea de puntos).

Solamente en el primer año la tendencia a regularmente espaciado es significativa, si se acepta un error de tipo I del 10 %.

Para analizar las variaciones del patrón de maduración dentro de la estación de crecimiento, y efectuar comparaciones, se dividió el período en tres partes, temprano, medio y tardío.

La porción temprana y tardía (agosto-octubre y enero-abril) presentan distancias entre picos mayores que la porción media (noviembre-diciembre), test de Mann-Whitney de una cola ($P < 0.01$).

La tendencia a regularmente espaciado de los picos de maduración sería entonces más acentuada si no se considerara la

parte media del período húmedo, donde existe una tendencia al agrupamiento (especies *Celtis pallida*, *Achatocarpus praecox* y *Zizyphus mistol*, figura 28 b y c).

Dado que los datos muestran un espaciamiento regular más acentuado en la porción temprana y tardía de la estación de crecimiento, se sugiere que la relación costo/beneficio es un factor importante en el corrimiento.

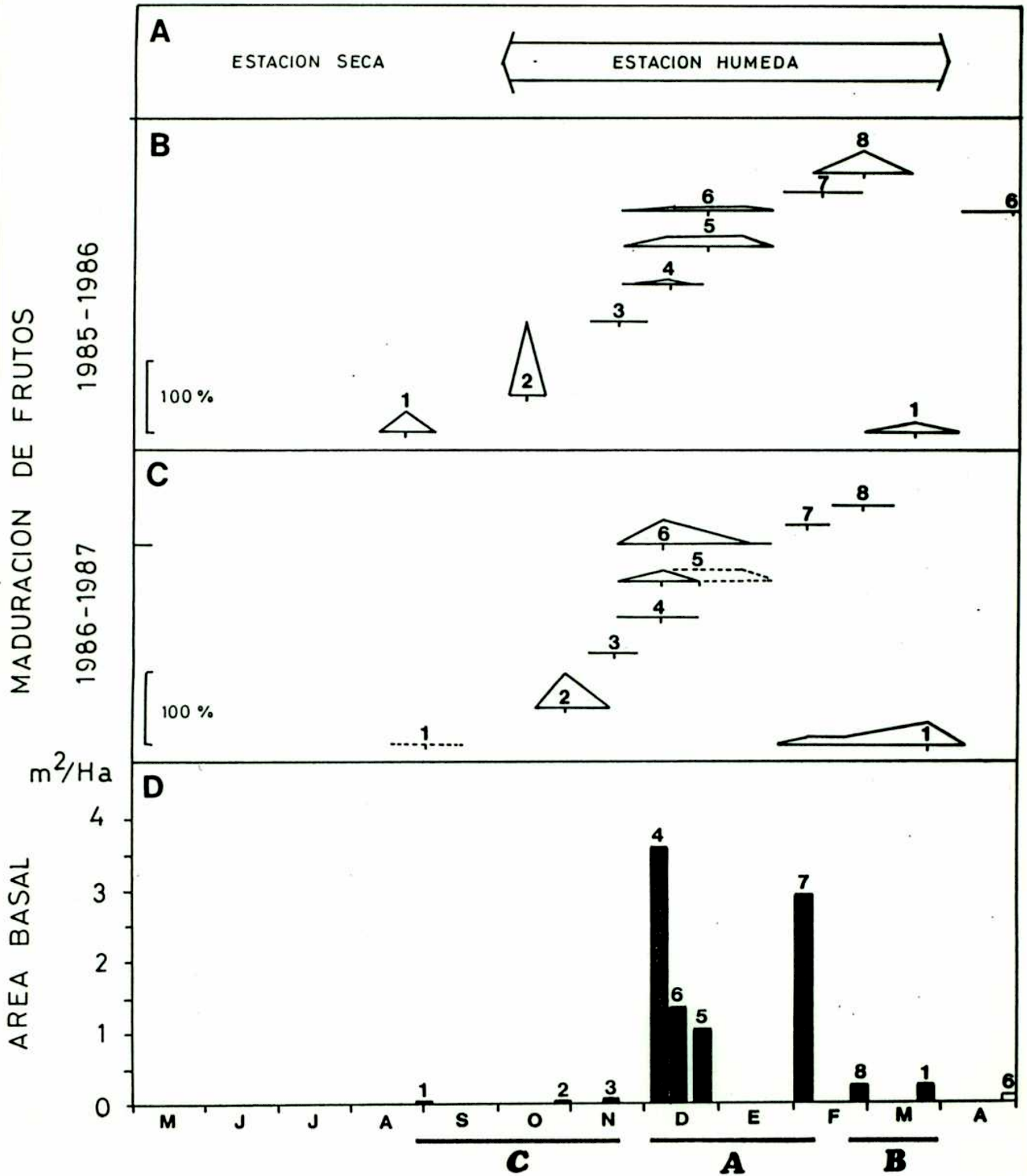
La hipótesis alternativa, a la de coevolución en competencia, con más crédito es la de los picos de maduración distribuidos al azar en la estación de crecimiento (Wheelwright 1985). Es evidente que esta no es una buena hipótesis en ecosistemas marcadamente estacionales, pues madurar frutos a comienzos de ella implica producirlos en la última parte de la estación desfavorable, desde el punto de vista parental el peor momento (tratándose de leñosas de ciclo largo, con muchas oportunidades de reproducción). Al final del período favorable se observa la situación inversa, el costo parental es más bajo pero las semillas y plántulas tienen menos probabilidades de éxito, y requerirán estructuras protectoras para resistir el período seco en mayor medida que las semillas dispersadas algunos meses antes.

La tendencia señalada a un mayor espaciamiento en la porción temprana y tardía de la estación de crecimiento sugiere que las semillas que se dispersan en la época más favorable pueden absorber el costo de la competencia con otras especies con maduraciones superpuestas. En cambio las semillas dispersadas en la época temprana y tardía, con mayores costos de producción o de protección de las semillas, se segregan más evitando la competencia.

Figura 28.

Relación entre abundancia de las especies dispersadas por aves y sus períodos de maduración de frutos. Observese el desplazamiento entre los tres grupos de abundancia (A, B y C). Para una descripción de los gráficos de maduración ver metodología.

- | | |
|-------------------------------|-------------------------------|
| 1 <u>Schinus fasciculatus</u> | 5 <u>Achatocarpus praecox</u> |
| 2 <u>Jodina rhombifolia</u> | 6 <u>Celtis pallida</u> |
| 3 <u>Maytenus spinosa</u> | 7 <u>Capparis retusa</u> |
| 4 <u>Zizyphus mistol</u> | 8 <u>Capparis atamisquea</u> |



Otro aspecto de la fructificación demuestra el carácter no aleatorio de la ubicación de los picos de maduración; las áreas basales de las especies de este gremio de plantas revela un ordenamiento en tres grupos (A, B, y C, figura 28 d), cuyos frutos maduran en distintos momentos.

En la porción media de la estación de crecimiento maduran las abundantes (A), las siguientes se corren a la porción tardía (B) y las más raras se ubican a comienzos de la estación de crecimiento y final de la estación seca (C).

Dado que la especie 1 posee dos subpoblaciones, una que fructifica en invierno y otra a fines de verano-principio de otoño, se consideró la mitad del área basal para cada una de ellas, aunque no se conocen con exactitud las frecuencias relativas. La especie 6 tuvo en abril de 1986 una pequeña fructificación; el área basal se marcó con línea punteada (figura 28d) porque esta no se repitió el año siguiente. El área basal asignada a la población de la especie 1 de invierno, surge de multiplicar el área basal total de la especie por el valor relativo de la fructificación de invierno respecto de la de diciembre. El área basal de la especie 6, que fructifica en abril en 1986, es el producto del área basal total multiplicada por la proporción que fructificó en este período.

Para los tres grupos de abundancia A, B y C (Figura 28d), las áreas basales difieren significativamente ($P < 0,001$ test de Kruskal-Wallis de comparaciones múltiples), las diferencias entre las medias del grupo A y B, y entre A y C, son significativas ($P < 0,15$ test de Dunn), y entre B y C son significativas ($P < 0,20$ test de Dunn, Daniel 1978).

Dados los grupos de abundancia en área basal A,B y C el grupo A, de mayor área basal, madura en el segundo tercio de la estación de crecimiento, el grupo siguiente B se desplaza hacia fines de la misma (excepto la segunda fructificación de la especie 1) y finalmente el grupo más raro C lo hace a comienzos de la estación favorable.

Los grupos A,B, y C difieren del azar en cuanto a áreas basales, es importante probar que la probabilidad de obtener estos grupos A,B, y C difiere de las esperada por azar.

El número de combinaciones de ocho especies en grupos de 4, 2 y 2 especies es :

$$\binom{8}{4} \cdot \binom{4}{2} \cdot \binom{2}{2}$$

La probabilidad de la combinación observada A,B,C es entonces la inversa del producto de combinaciones anteriores, esto es, $P=0,0024$. Por lo tanto el arreglo A,B,C no es esperable por azar.

Los corrimientos de los picos de maduración coinciden con lo esperado por la hipótesis del desplazamiento por competencia, las especies más raras con una oferta escasa en el bosque se desplazan evitando la competencia de las abundantes.

El tiempo de viaje entre individuos no agrupados de la misma especie, depende de la abundancia en el bosque, por lo tanto las plantas abundantes requeriran menor tiempo de forrajeo que las raras.

El tiempo de viaje de los frugívoros fue hallado relevante en la selección de frutos (Moermond y Denslow 1983, Levey y otros 1984), que las plantas se ordenen en sus periodos de maduración

de acuerdo a las áreas basales, concuerda con la hipótesis de que la competencia se ajusto a las preferencias de los dispersores.

Si se considera la variabilidad del bosque en abundancias específicas, en base a los siete censos de 15x15 que fueron realizados, se encuentran valores extremos dispares, desde $S/X=0.36$ hasta $S/X=3.36$ (S =desviación típica, X =media aritmética), sin embargo el ordenamiento de las fructificaciones de acuerdo a las áreas basales medias (figura 28d) se ajusta a lo esperado por la hipótesis de coevolución en competencia, por lo tanto estos datos aportan evidencias útiles para interpretar el problema de las "restricciones al mutualismo".

Howe (1983 y 1984), Herrera (1986) consideran que la variabilidad en las relaciones espaciales y de vecindad entre individuos de la misma especie limitaría las posibilidades de coevolución entre las plantas frente a los dispersores, esta posibilidad explicaría la falta de ajuste a las hipótesis de coevolución en competencia en ciertos sistemas, pero no en todos, en el bosque estacional seco del chaco, la variabilidad no es un factor que impida el ajuste.

Con los datos disponibles sobre el mutualismo planta-dispersores de semillas puede ser prematuro rechazar la hipótesis de coevolución, en algunos casos las predicciones consideradas pueden no ser válidas, como se muestra en este trabajo para el caso de la distribución regular de los picos de maduración en la estación de crecimiento.

Otro aspecto importante de este mutualismo surge de considerar el valor de la dispersión para las distintas especies vegetales de la comunidad, que puede ser muy variable.

La elevada supervivencia de las plántulas en el sotobosque puede facilitar la regeneración de una especie. Mientras una especie, por ejemplo, posee buena producción y dispersión de semillas, otra puede tener baja producción y dispersión, compensar estas, con una mayor supervivencia de las plántulas y juveniles. Entonces un banco de plántulas indica menor dependencia de la producción de semillas y de su dispersión.

En los 7 censos del bosque virgen (figura 3) se submuestreó plántulas y juveniles de menos de 0,20 m de altura (figura 6, pag. 16). No se halló correlación entre banco de plántulas y áreas basales, y entre banco de plántulas y períodos de maduración, dos factores relacionados con la dispersión.

PARTE IV
DEFENSAS ANTIHERBIVOROS

"The answer to: why do all the good things which an animal likes have the wrong sort of swallow or too many spikes? (Milne 1928) is that the herbivores selected the plants to be that way"

"New horizons in the biology of plant defenses."

D.H.Janzen (1979)

En: "Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites"

Ed. por Rosenthal G. A. y D. H. Janzen.

Introducción

Metodología

Resultados y conclusiones

- 4.1. Correlaciones entre defensas de hoja joven y madura.
- 4.2. Correlaciones entre distintas defensas.
- 4.3. Pruebas basadas en las predicciones de la teoría clásica.
- 4.4. Predicciones basadas en la hipótesis del escape fenológico de las hojas jóvenes.

Discusión

INTRODUCCION

Con el propósito de elaborar una teoría general de las defensas antiherbivoros Feeny (1975, 1976), Rhoades y Cates

(1976), Rhoades (1979), han propuesto que la predictabilidad de una estructura vegetal es el factor más importante en la evolución de las defensas de las plantas.

Las defensas vegetales son divididas en dos grupos por su modo de acción:

(1) Las moléculas pequeñas que actúan sobre una enzima, o sobre moléculas de las membranas, o algún otro blanco específico. Estas sustancias son activas a pequeñas dosis y no son costosas para el metabolismo, son llamadas defensas cualitativas. Otra característica discutida por Coley y otros (1985) es la alta tasa de renovación de estas moléculas.

Existe una gran diversidad de compuestos secundarios de tipo cualitativo, en las hojas los principales grupos son: fenoles, saponinas, alcaloides, terpenos, glucosidos cianogenéticos, y glucosinolatos.

Las estructuras o los organismos vegetales impredecibles, por ejemplo, las especies anuales, las que aparecen en etapas tempranas de las sucesiones, o las partes poco durables, como los brotes y las hojas jóvenes, serán predominantemente atacados por herbívoros especialistas, con adaptaciones para seguir su aparición en el tiempo y el espacio. La defensa contra herbívoros especialistas requiere de mayor diversidad de moléculas que la de los generalistas. Cada molécula defiende contra unos pocos herbívoros potenciales. Además las defensas cualitativas no poseen barreras evolutivas, un cambio en la enzima o la molécula blanco puede eliminar su efecto.

(2) Las moléculas formadas por cadenas de monómeros (y otras características acumulables en los tejidos) que actúan en función

de su dosis y no tienen un blanco específico, son denominadas defensas cuantitativas. Actúan disminuyendo la digestibilidad de los tejidos vegetales, los taninos disminuyen la digestibilidad de las proteínas, las estructuras duras limitan la ingestión mecánica, también las fibras, aunque estas dos últimas además ocupan una parte del tubo digestivo, constituyendo materia sin valor que debe ser pasada lo antes posible.

Las defensas cuantitativas poseen barreras evolutivas, no pueden ser evitadas por la coevolución del herbívoro. Esta hipótesis no es totalmente equivalente para las distintas defensas, los taninos pueden ser contrarrestados por la elevada alcalinidad del buche de algunos insectos (Feeny 1970), o por moléculas con propiedades detergentes (Martin y Martin 1984), mientras que la dureza, las fibras y el sílice, reducen el consumo, porque aumentan el gasto del herbívoro, sin ninguna posibilidad de evitarlo.

El efecto de los taninos sobre los herbívoros es objeto de controversias, aunque existen datos que demuestran su efecto limitante (Zucker 1983, Robbins y otros 1987), otras evidencias no concuerdan con la teoría (Fox y Macauley 1977, Lawson y otros 1982, 1984, Martin y Martin 1982).

El papel de las defensas cualitativas no siempre concuerda con la teoría y su estudio es aún incipiente (Barbosa y Krischik 1987), estos autores reconocen que se necesitan más datos sobre la distribución y abundancia de los compuestos cualitativos y cuantitativos para verificar la teoría.

El valor del follaje, como contribución al ajuste ecológico de la planta, depende de la edad de las hojas, su

espectativa de vida, y su posición en la planta (Chabot y Hicks 1982, Raupp y Denno 1983). En muchos casos las hoja jóvenes poseen mayor valor que las viejas, especialmente en las especies con renovación rápida de las mismas. Sin embargo en una conífera del hemisferio norte las hojas viejas acumulan reservas y son de mayor valor (Schowalter y otros 1986). Por otro lado en las especies con baja renovación del follaje, como las coníferas siempreverdes, el ataque de los herbívoros suele producir una pérdida importante del follaje, o la muerte de la planta (Schowalter y otros 1986, Kulman 1971), en tanto que las especies con renovación rápida de las hojas pueden tolerar una herbivoría sostenida (Boring y Swank 1984, Hargrove y otros 1984, Dirzo 1984).

En las especies leñosas del bosque en estudio predomina la baja renovación de las hojas, solo tres especies (16 %) las producen en forma abundante por períodos prolongados. Comparado además este bosque con otros más húmedos, la relación entre hojas, y ramas más tronco, es muy baja (observaciones de campo). Estos datos sugieren que la importancia de cada hoja en el bosque es alta, y por lo tanto también las defensas (Coley y otros 1985). Varios autores aportan evidencias en favor de mayores concentraciones de compuestos secundarios en las plantas de ecosistemas con suelos pobres (Janzen 1974, MacKey y otros 1978), en el área de estudio las restricciones hídricas podrían tener un efecto semejante sobre las defensas foliares.

La maduración de las hojas determina cambios físicos y químicos que alteran su valor nutritivo: disminuye el contenido de agua y nitrógeno, aumentan las fibras y dureza. En algunos casos aumentan los taninos (Feeny 1970, Shultz y otros 1982),

mientras que en otros disminuyen (Mañuley y Fox 1980, Oates y otros 1980, Milton 1979, Coley 1983).

Las hojas jóvenes son en general preferencialmente comidas por los insectos (Feeny 1970, Mattson 1980, Niemela y otros 1982, Coley 1983, Ayres y MacLean 1987), sin embargo algunos herbívoros prefieren las hojas maduras de ciertas plantas (Cates 1980, Schroeder 1986, Damman 1987), estos pueden relacionarse con una dieta generalista (Cates 1980, 1981).

En esta sección se analizarán las defensas de las hojas jóvenes y maduras, y su ajuste a la teoría de las defensas antiherbívoros, así como también su relación con la hipótesis de escape temporal de la hoja joven, desarrollada en la sección sobre fenología foliar.

METODOLOGIA

Se midieron 14 características foliares (seis en hoja madura, siete en hoja joven y dos características generales) de 17 especies del bosque virgen. Siete características se midieron cuantitativamente, cuatro semicuantitativamente y tres en forma cualitativa.

La hoja madura se identificó cualitativamente por color, dureza y tiempo de desarrollo. La hoja joven se definió como el estadio de desarrollo en el que se alcanza tres cuartos del tamaño definitivo, en este caso también se tuvo en cuenta la dureza y el color característico.

Taninos y fenoles.

Se tomó una muestra de tres ramas de aproximadamente el mismo tamaño, se separaron las hojas y se secaron inmediatamente

a 40-50 grado centigrado. Un gramo de hoja seca de peso constante a 40 grado centigrado, se redujo a polvo fino en un mortero de porcelana. Se suspendió en metanol 80% (v/v). La extracción cuantitativa es dificultosa y requiere la obtención de varias fracciones sucesivas; Ribereau-Gayon (1972) comprobó en una muestra de tegumento de frutos de vid, que la cuarta fracción contenía el 8% de las anthocianinas. Teniendo en cuenta estas observaciones se elaboró un extracto por ebullición a reflujo, separando la fracción líquida una vez por día, hasta obtener una solución limpia, al término de la extracción a ebullición. En todos los casos las extracciones requirieron más de cuatro cambios del solvente, para Zizyphus mistol se necesitaron alrededor de 10. Los extractos obtenidos se guardaron en una heladera por varios meses hasta la realización de los análisis.

Los taninos se cuantificaron titulando las proanthocianidinas obtenidas por hidrólisis (Swain Hillis 1959), se midió la absorbancia a 534 milimicrones, dado que en las muestras se observaba un máximo a esta longitud de onda. Los resultados se expresaron en miligramos/gramos de muestra de equivalentes de extracto de quebracho comercial, para el que se contruyó una curva de calibración (Extracto provisto por Droguería Retiene, Buenos Aires, y fabricado por UNITAM S.A., provincia del Chaco).

Los fenoles se titularon con el reactivo de Folin (Sigma), segun Kritzman y Chet (1980), se midió la absorbancia a 660 milimicrones. Los resultados se expresaron en miligramos/gramos de muestra de equivalentes de acido tánico (Mallinckrot), para el que se construyó una curva de calibración.

Todos los resultados son promedios de tres réplic

(tabla 5, pag. 90).

Los análisis de taninos y fenoles fueron realizados bajo la supervisión de la Dra. M.del Pero de Martinez en el laboratorio del CEFAPRIN (CONICET).

Alcaloides

Los alcaloides se extrajeron en base a una modificación del procedimiento de Culvenor y Fitzgerald (1963). Se separan 5 gramos de hojas frescas de cada especie, manteniendo una proporción aproximada 1:1:1 de tres ejemplares. Se muelen las hojas hasta obtener una pasta gruesa en un mortero de vidrio, utilizando una cantidad suficiente de cloroformo puro. Se agrega 20 mililitros de cloroformo amoniacal (N/20 respecto de amoniaco), se deja reposar un minuto, y se filtra a un tubo de ensayo. Se agrega 1 ml de ácido sulfúrico 2N y se agita tapando con el dedo. Se deja reposar hasta obtener una buena separación de fases. La fase acuosa se recupera con una pipeta Pasteur con gotero de goma, cuidando de obtener solo la parte limpia de la solución.

Se colocan dos gotas en cada tubo de ensayo pequeño, y se agrega en cada uno de ellos una gota de los siguientes reactivos: Dragendorff, Mayer, Wagner, Sonnenschein y Hager. A partir de la comparación de los precipitados se obtuvo una valoración semicuantitativa de los alcaloides presentes (ver Luning 1967, Lawler y Slaytor 1969).

Saponinas

Se utilizó una modificación del test de Gibbs (1974). Se muele un gramo de hojas frescas hasta obtener una pasta, utilizando como solvente agua. El material molido se pasa a un

tubo de ensayo comun y se agrega agua hasta 5 mililitros, se lleva a ebullición por un minuto, se enfría se agita vigorosamente. Se deja en reposo por un minuto. Una capa de espuma estable de 2-2,5 cm indica presencia de saponinas (+), más de 2,5 cm indica abundancia de saponinas (++). Si la espuma estable es de un centímetro o menos la prueba se considera dudosa y se registra como negativo.

Glucósidos cianogenéticos

Se utilizó el test de Gibbs (1974). Una pequeña cantidad de tejido foliar se muele en el fondo de un pequeño tubo, se agrega unas gotas de cloroformo para mejorar la molienda. Se coloca en la boca del tubo una tira plegada de papel de filtro previamente embebido en ácido pícrico y secado, antes de introducirlo en la boca del tubo se sumerge en una solución de carbonato de sodio 10%. Se tapa el tubo con tapón de goma. El papel debe quedar suspendido en el tubo sin tocar el extracto. El papel vira del amarillo al marrón-rojizo ante la liberación de cianuro. La resolución se obtuvo en un máximo de seis horas, evitando tiempos más largos que podrían producir reacciones cruzadas. Se tomó como especie patrón con reacción positiva a Ximenia americana.

Dureza

Se contruyó una prensa para perforar hojas, con un eje accionado por el peso de una carga medida de arena, si la dureza era muy elevada se agregaba plomo en pequeños trozos.

El aparato es descripto por Feeny (1970), el eje perforador fué de 2 mm. de diámetro con bordes ligeramente redondeados. Se tomaron 10 determinaciones de cada especie, en cada uno de los estadios foliares analizados: hoja madura y hoja joven (definida

como para taninos y fenoles)

Abundancia de las especies en el bosque

El muestreo y los resultados de esta característica han sido detallados en la sección correspondiente (página 6).

Estrategias de escape fenológico de hojas jóvenes

El muestreo y los resultados han sido descritos en la sección sobre fenología foliar (pagina 53 y siguientes).

RESULTADOS Y CONCLUSIONES.

- 4.1 Correlaciones entre defensas de hoja madura y hoja joven
- 4.2 Correlaciones entre distintas defensas.
- 4.3 Pruebas basadas en las predicciones de la teoría clásica.
- 4.4 Pruebas basadas en predicciones de la hipótesis del escape fenológico de las hojas jóvenes.

Las características foliares analizadas comprenden dos variables físicas, 10 variables químicas y por último la abundancia de las especies en el bosque y el modelo fenológico de producción foliar; los resultados se describen en la tabla 5.

Los valores de concentración de fenoles hallados alcanzan su máximo en las hojas jóvenes, Schinus fasciculatus posee el más alto (328.4 mg/g), algo inferior al máximo hallado por Colley (1983) en la selva de Panamá, también en hoja joven (389.1 mg/g en Simarouba amara). Los valores más altos citados en la bibliografía (Rhoades 1977) alcanzan a 439.7 mg/g en Larrea

cuneifolia.

En hoja madura los valores hallados en Schinus fasciculatus son semejantes a los de hoja joven, esta regla no se cumple para el resto de las especies que poseen elevados fenoles, donde se hallan valores inferiores en hoja madura (Castela coccinea, Maytenus spinosa y Schinopsis quebracho-colorado). Los valores más altos en hoja madura registrados por Coley en Panamá y Rhoades en Andalgala, no superan a los de Schinus fasciculatus (226.3 mg/g para Tachigalia versicolor en Panamá y 152.0 mg/g para Larrea cuneifolia en Andalgala).

Los taninos también alcanzan en algunas especies concentraciones más elevadas en hoja joven (Acacia praecox, Jodina rhombifolia, Maytenus spinosa y Achatocarpus praecox), mientras que en otras la relación se invierte (Schinopsis quebracho-colorado, Zizyphus mistol, Acacia furcatispina y Mimosa detinens). Los valores más elevados de taninos en hoja joven, sobrepasan ampliamente en dos especies los registrados por Coley en Panamá (252.7 mg/g en Hyeronima laxiflora), en Acacia praecox alcanzan 1055.7 mg/g y en Maytenus spinosa 409.5 mg/g.

En hoja madura los taninos alcanzan valores más bajos, como también observó Coley en Panamá (132.2 mg/g en Macrocnemum glabrescens), pero los valores son superiores a los de aquel bosque en seis casos (rango de las mismas entre 750.8 mg/g en Zizyphus mistol, y 174.0 mg/g, en Schinus fasciculatus).

Las diferencias en los resultados se deben en parte al método de extracción de los taninos y fenoles. Los taninos son menos solubles, en este trabajo se usaron por lo menos cuatro extracciones repetidas, mientras que la autora citada usó

Tabla 5.

muestras secundarios de hojas maduras y jóvenes, dureza foliar, abundancia de las especies en el bosque y escape temporal.

Hoja madura: HJ: Hoja joven

abundancia: áreas basales (m²/ha).

escape fenológico: acentuado en el modelo 3, presente en los modelos 1 y 2 y 4, modelo 5 ausencia de escape (ver pag. 55).

	FENOLES						TANINOS					
	HOJA		n	HOJA		n	HOJA		n	HOJA		
	X	S		JOVEN	X		S	MADURA		JOVEN		
<i>Schinopsis molle</i>	112.3	20.5	3	182.7	5.44	3	289.5	10.82	3	0.0	0.00	
<i>Zizyphus mistol</i>	61.8	6.87	3	23.9	22.81	3	750.8	17.70	3	138.0	9.20	
<i>Capparis atamisquea</i>	8.1	1.87	2	3.0	0.02	3	15.2	1.90	3	11.4	1.97	
<i>Capparis retusa</i>	14.7	4.08	2	9.5	0.24	3	0.0	0.00	3	0.0	0.00	
<i>Capparis salicifolia</i>	14.8	0.24	3	6.5	0.18	3	0.0	0.00	3	0.0	0.00	
<i>Capparis tweediana</i>	10.0	1.07	3	7.6	0.48	3	0.0	0.00	3	0.0	0.00	
<i>Achatocarpus praecox</i>	31.5	4.14	3	27.1	2.68	3	0.0	0.00	3	22.2	1.67	
<i>Maytenus spinosa</i>	77.7	10.91	3	121.0	0.91	3	210.0	30.50	3	409.5	32.81	
<i>Aspidosperma molle</i>	17.6	1.05	3	17.8	0.35	3	0.0	0.00	3	0.0	0.00	
<i>Mimosa detinens</i>	22.5	3.27	3	14.1	0.17	3	60.2	22.70	3	40.5	4.10	
<i>Jodina rhombifolia</i>	29.2	3.03	3	43.1	1.30	3	52.2	0.00	3	217.5	64.95	
<i>Celtis pallida</i>	10.1	2.43	2	7.1	0.25	3	0.0	0.00	3	0.0	0.00	
<i>Acacia furcatispina</i>	32.4	2.24	3	37.2	0.00	3	220.5	13.00	3	65.3	11.32	
<i>Castela coccinea</i>	76.2	5.84	2	138.6	14.18	3	0.0	0.00	3	0.0	0.00	
<i>Acacia praecox</i>	52.4	1.29	2	93.5	6.89	3	343.1	25.10	3	1055.7	144.90	
<i>Bougainvillea praecox</i>	55.8	5.24	2	40.2	0.44	3	1.2	0.00	3	4.1	3.56	
<i>Schinus molle</i>	298.9	77.39	3	328.4	0.00	3	174.0	5.60	3	51.6	6.87	

Tabla 5.

Compuestos secundarios de hojas maduras y jóvenes, dureza foliar, abundancia de las especies en el bosque y escape temporal.

HM: Hoja madura; HJ: Hoja joven

Abundancia: áreas basales (m²/ha).

Escape fenológico: acentuado en el modelo 3, presente en los modelos 1;2 y 4, modelo 5 ausencia de escape (ver pag. 55).

ESPECIE	FENOLES						TANINOS					
	HOJA MADURA		HOJA JOVEN			HOJA MADURA		HOJA JOVEN				
	X	S	n	X	S	n	X	S	n	X	S	
<i>Schinopsis q-colorado</i>	112.3	20.5	3	182.7	5.44	3	289.5	10.82	3	0.0	0.00	
<i>Zizyphus mistol</i>	61.8	6.87	3	23.9	22.81	3	750.8	17.70	3	138.0	9.20	
<i>Capparis atamisquea</i>	8.1	1.87	2	3.0	0.02	3	15.2	1.90	3	11.4	1.97	
<i>Capparis retusa</i>	14.7	4.08	2	9.4	0.24	3	0.0	0.00	3	0.0	0.00	
<i>Capparis salicifolia</i>	14.8	0.24	3	6.5	0.18	3	0.0	0.00	3	0.0	0.00	
<i>Capparis tweediana</i>	10.0	1.07	3	7.6	0.48	3	0.0	0.00	3	0.0	0.00	
<i>Achatocarpus praecox</i>	31.5	4.14	3	27.1	2.68	3	0.0	0.00	3	22.2	1.67	
<i>Maytenus spinosa</i>	77.7	10.91	3	121.0	0.91	3	210.0	30.50	3	409.5	32.81	
<i>Aspidosperma q-blanco</i>	17.6	1.05	3	17.8	0.35	3	0.0	0.00	3	0.0	0.00	
<i>Mimosa detinens</i>	22.5	3.27	3	14.1	0.17	3	60.2	22.70	3	40.5	4.10	
<i>Jodina rhombifolia</i>	29.2	3.03	3	43.1	1.30	3	52.2	0.00	3	217.5	64.95	
<i>Celtis pallida</i>	10.1	2.43	2	7.1	0.25	3	0.0	0.00	3	0.0	0.00	
<i>Acacia furcatispina</i>	32.4	2.24	3	37.2	0.00	3	220.5	13.00	3	65.3	11.32	
<i>Castela coccinea</i>	76.2	5.84	2	138.6	14.18	3	0.0	0.00	3	0.0	0.00	
<i>Acacia praecox</i>	52.4	1.29	2	93.5	6.89	3	343.1	25.10	3	1055.7	144.90	
<i>Bougainvillea praecox</i>	55.8	5.24	2	40.2	0.44	3	1.2	0.00	3	4.1	3.56	
<i>Schinus fasciculatus</i>	298.9	77.39	3	328.4	0.00	3	174.0	5.60	3	51.6	6.87	

DUREZA				CIANOGENETICOS		SAPONINAS		ALCALOIDES		ABUNDANCIA		ESCAPE FENOLOGICO (modelo)	
S				HM	HJ	HM	HJ	HM	HJ	I	S		
n	X	S	n	HOJA		JOVEN							
10	188	25.66	10							4.49	4.32		5
10	124	26.82	10							3.60	3.62		2
10	198	39.20	10							0.25	0.36		5
10	279	59.17	10							2.91	1.22		5
10	282	30.69	10							0.22	0.25		1
10	144	25.57	10							0.07	0.13		5
10	202	22.57	10							1.04	1.04	7	2
10	133	28.73	10							0.06	0.07	7	4
10	262	50.77	10							4.41	4.19	7	2-4
10	111	17.02	10							0.00	0.00	7	5
10	914	235.97	10							0.04	0.09	7	5
10	191	15.15	10							1.33	0.48	7	2
10	100	29.05	3							0.35	0.41	7	5
10	202	29.98	10							0.10	0.13	7	5
10	147	24.67	10							2.08	1.39	7	2
10	158	38.56	10							0.50	0.77	7	2
10	184	27.71	10							0.55	0.72	7	5

solo dos extracciones (ver metodología). A pesar de ello el bosque de quebrachos parece tener una estrategia altamente defensiva, superior a la del bosque tropical de Panamá.

El resto de las defensas fueron analizadas en forma relativa, los resultados no pueden ser comparados con los de otros bosques.

Correlaciones entre defensas antiherbivoros.

Para realizar un análisis global de las defensas a través de correlaciones no paramétricas, fue necesario llevar las medidas a una escala comparable, con ese propósito todos los datos se expresaron en tres categorías: 0, 1, 2 (tabla 6)

(4.1) CORRELACIONES ENTRE DEFENSAS DE HOJA JOVEN Y HOJA MADURA.

Se consideraron solo aquellas especies que para una clase de compuesto secundario (u otra variable) poseían valores de importancia distintos de cero en hoja joven y/o en hoja madura. Esta restricción limita el análisis al grupo de especies que realizan una inversión significativa en un grupo dado de defensas, permitiendo la comparación de las tendencias de acumulación de toxinas en aquellos casos en que las especies realizan un esfuerzo importante en tal sentido.

TABLA 7

Correlaciones entre defensas de hoja joven y hoja madura

	NUMERO DE ESPECIES	COEFICIENTE DE CORRELACION DE KENDALL	
Fenoles	7	0.51	ns
Saponinas	10	0.73	P<0,005
Taninos	7	-0,08	ns
Alcaloides	5	0,61	ns
Dureza	15	0,82	P<0,005

Las hojas jóvenes poseen propiedades diferentes a las hojas maduras (Feeny 1970, 1976; Rhoades y Cates 1976, Rhoades 1979), la teoría vigente predice un predominio de las defensas cualitativas en las hojas jóvenes (estructuras poco predecibles) y de las defensas cuantitativas en las hojas maduras.

Una forma muy general de analizar las tendencias de las defensas, en hoja joven y madura, es a través de las correlaciones entre ambos tipos de hojas. Una asociación positiva denotará la persistencia del tipo considerado de defensa desde hoja joven a madura, una asociación negativa la tendencia opuesta, y la ausencia de asociación denotará la inexistencia de una relación entre las defensas de ambos tipos de hojas.

La tabla 7 muestra las correlaciones no paramétricas entre las defensas de las especies con una inversión significativa al menos en un tipo de hoja. No existe una tendencia de cambio definida para fenoles, taninos y alcaloides. En cambio las saponinas mantienen una relación significativa positiva, es decir la concentración en hoja joven se relaciona directamente con la de hoja madura. La dureza mantiene también la tendencia entre

ambos tipos de hojas.

El resultado más llamativo es la ausencia de correlación en la mayoría de los compuestos secundarios (excepto saponinas), mostrando que las tendencias de cambio difieren en las distintas especies. Las saponinas se acumulan y persisten en las hojas maduras, resultado contrario a la teoría vigente.

La correlación con valor cercano a cero de los taninos, señala que las tendencias de cambio en las diferentes especies se anulan entre sí (tabla 5).

(4.2) CORRELACIONES ENTRE DISTINTAS DEFENSAS.

Se calculó la matriz de correlaciones de Kendall entre los distintos tipos de defensas antiherbívoros, tanto para hoja joven como para hoja madura, incluyendo además la existencia de escape temporal de hojas jóvenes y la abundancia de las plantas en el bosque (área basal), los resultados se observan en la tabla 8. En este caso se dejaron también fuera de análisis las especies con valores iguales a cero, en hoja madura y hoja joven, para la característica considerada.

Tabla 6.

Valores por rangos.

Los valores de la tabla 5 transformados a la escala 0, 1 y 2.

ESPECIE	DUREZA		SAPONINAS		ALCALOIDES	
	MM	HJ	MM	HJ	MM	HJ
<i>Schinopsis q-colorado</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Zizyphus mistol</i>	1	0	2	2	0	0
<i>Capparis atamisquea</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Capparis retusa</i>	2	1	0	1	0	0
<i>Capparis salicifolia</i>	2	1	0	1	0	0
<i>Capparis tweediana</i>	1	0	0	1	1	1
<i>Achatocarpus praecox</i>	1	0	2	2	0	0
<i>Maytenus spinosa</i>	2	0	0	2	2	2
<i>Aspidosperma q-blanco</i>	2	1	0	0	2	2
<i>Mimosa detinens</i>	0	0	1	2	0	0
<i>Jodina rhombifolia</i>	2	2	0	0	2	2
<i>Celtis pallida</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Acacia furcatispina</i>	0	0	1	2	0	0
<i>Castela coccinea</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Acacia praecox</i>	1	0	0	1	1	2
<i>Bougainvillea praecox</i>	1	0	2	2	0	0
<i>Schinus fasciculatus</i>	1	0	0	0	0	0

TABLA 8

Correlaciones de Kendall entre las defensas antiherbivoros de las hojas maduras y jovenes, incluyendo el escape temporal y la abundancia de las plantas expresada como área basal.

	F	T	S	A	D	Et	Ab
F		-0.12ns	-0.48*	-0.65***	-0.38**	-0.54**	-0.22ns
T	-0.48ns		-0.45(1)	-0.45(1)	-0.31(1)	-0.28ns	-0.17ns
S	-0.58***	-0.22ns		-0.81***	-0.45**	-0.34ns	-0.42*
A	-0.53(1)	0.40ns	-0.71***		0.49**	-0.20ns	-0.37(1)
D	-0.85***	-0.33ns	-0.77***	-0.14ns		0.26ns	0.15ns
Et	-0.46*	-0.14ns	-0.01ns	-0.18ns	0.36ns		-0.50**
Ab	-0.43*	-0.30ns	-0.43*	-0.31(1)	-0.27ns	-0.50**	

Los valores sobre la diagonal principal son correlaciones entre hojas maduras, los valores debajo de la misma son correlaciones entre hojas jovenes. F=fenoles, T=taninos, S=saponinas, A=alcaloides, D=dureza, Et=escape temporal de hoja joven, Ab=abundancia expresada como área basal. (ns) correlación no significativa, (1) significación con $0.10 < P < 0.05$, (*) significación con $P < 0.05$, (**) significación con $P < 0.01$ y (***) significación con $P < 0.005$.

Se hallaron 13 correlaciones significativas en las hojas maduras, y 10 en las hojas jóvenes. En estos casos se analizó la significancia de las correlaciones parciales de Kendall entre pares de variables, cuando una tercera se mantiene fija (Siegel 1974), los resultados se expresan en la tabla 9.

TABLA 9

Correlaciones parciales de Kendall entre características de las estrategias antiherbívoros de las hojas

(Correlaciones simples significativas, tabla 8)

Comparaciones entre hojas maduras

PARES DE VARIABLES CORRELACIONADAS		VARIABLE CONTROLADA	
(X,Y)		(Z)	(XY/Z)
Taninos vs Alcaloides		Saponinas	-0.16(*)
Saponinas vs Alcaloides		Taninos	-0.76
Saponinas vs Taninos		Alcaloides	-0.16
Saponinas vs Dureza		Fenoles	-0.33
Dureza vs Fenoles		Saponinas	-0.21(*)
Saponinas vs Fenoles		Dureza	-0.37
Alcaloides vs Saponinas		Abundancia	-0.78
Alcaloides vs Abundancia		Saponinas	-0.06(*)
Abundancia vs Saponinas		Alcaloides	-0.22(*)
Alcaloides vs Saponinas		Fenoles	-0.75
Saponinas vs Fenoles		Alcaloides	-0.10(*)
Fenoles vs Alcaloides		Saponinas	-0.51

Comparaciones entre hojas jóvenes

PARES DE VARIABLES CORRELACIONADAS (X,Y)	VARIABLE CONTROLADA (Z)	(XY/Z)
Fenoles vs Abundancia	Escape temporal	-0.26(*)
Escape temporal vs Abundancia	Fenoles	-0.38
Escape temporal vs Fenoles	Abundancia	-0.31
Fenoles vs Abundancia	Saponinas	-0.25(*)
Abundancia vs Saponinas	Fenoles	-0.25(*)
Saponinas vs Fenoles	Abundancia	-0.48
Fenoles vs Alcaloides	Saponinas	-0.21(*)
Saponinas vs Alcaloides	Fenoles	-0.58
Saponinas vs Fenoles	Alcaloides	-0.34
Fenoles vs Alcaloides	Abundancia	-0.47
Alcaloides vs Abundancia	Fenoles	-0.11(*)
Abundancia vs Fenoles	Alcaloides	-0.33
Alcaloides vs Saponinas	Abundancia	-0.67
Saponinas vs Abundancia	Alcaloides	-0.31(*)
Abundancia vs Alcaloides	Saponinas	-0.01
Dureza vs Fenoles	Saponinas	-0.78
Fenoles vs Saponinas	Dureza	-0.22(*)
Saponinas vs Dureza	Fenoles	-0.65

(*) Cambio marcado en la correlación, indica dependencia respecto de otra variable con correlación significativa.

En los casos en que dos variables correlacionadas lo están además con una tercera se analizó la correlación parcial.

En hoja madura las correlaciones parciales modifican

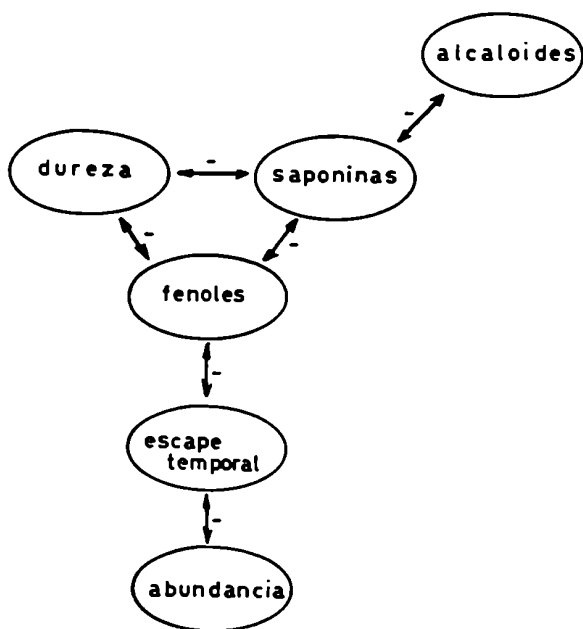
sustancialmente las correlaciones simples taninos vs alcaloides y taninos vs saponinas, ambas relaciones están ligadas y dependen de la correlación más fuerte alcaloides vs saponinas, las dos primeras no se consideraron para el análisis. Otra correlación ligada es dureza vs fenoles, esta depende de otras dos: saponinas vs dureza, y saponinas vs fenoles, por ello no se la consideró válida. Otro par de correlaciones ligadas no consideradas para el análisis son: alcaloides vs abundancia y saponinas vs abundancia, ambas dependen de alcaloides vs saponinas que es más robusta. Una última correlación ligada es saponinas vs fenoles que depende de la correlación de estas con alcaloides, por lo tanto no fué considerada para el análisis.

En las hojas jóvenes la correlación fenoles vs abundancia está ligada al par abundancia vs escape temporal y fenoles vs escape temporal y no fué considerada. El par fenoles vs abundancia y abundancia vs saponinas esta ligado y depende de la correlación más robusta saponinas vs fenoles, las dos primeras no se tomaron en cuenta. Fenoles vs alcaloides depende del par fenoles vs alcaloides y fenoles vs saponinas y por lo tanto no se tomó en cuenta. Otra correlación eliminada fué alcaloides vs abundancia que depende del par fenoles vs alcaloides y abundancia vs fenoles. Las correlaciones alcaloides vs saponinas y saponinas vs abundancia aparecen como la causa de la correlación entre abundancia vs alcaloides, siendo esta última eliminada. Finalmente el par dureza vs fenoles y saponinas vs dureza determinan la correlación fenoles vs saponinas que tampoco fué considerada.

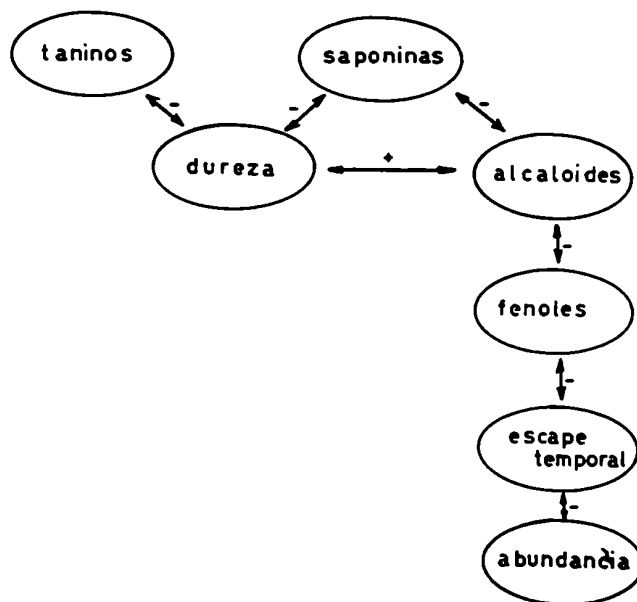
La figura 29 resume las asociaciones independientes entre defensas de hojas maduras y jóvenes, una sola correlación es

Figura 29.

CORRELACIONES INDEPENDIENTES ENTRE DEFENSAS ANTIHERBIVOROS



HOJAS JOVENES



HOJAS MADURAS

positiva alcaloides vs dureza, evidenciando el comportamiento particular de los alcaloides, que no se repite para el resto de las defensas químicas.

SIGNIFICADO DE LAS CORRELACIONES A LA LUZ DE LA TEORIA ACTUAL DE LAS DEFENSAS OPTIMAS.

La comparación de la estructura general de las asociaciones en hoja madura y hoja joven (figura 29), revela que los fenoles juegan un papel central junto a las saponinas en las hojas jóvenes y solo un papel secundario en las hojas maduras.

Salvo en un caso todas las asociaciones son negativas, indicando un posible efecto compensatorio, o por el contrario excluyente, de estas defensas.

La asociación positiva dureza-alcaloides en hoja madura sugiere un efecto sinérgico, y un modo de acción no explicado por la teoría vigente, que considera a los alcaloides una variedad de las defensas cualitativas, concepto opuesto al de defensas cuantitativas.

El efecto excluyente entre distintas defensas puede descartarse, como explicación a la asociación negativa, ya que en una especie al menos (hoja joven de Maytenus spinosa) es posible hallar una combinación de todas las defensas analizadas (excepto cianogénicos, aparentemente es una reacción cruzada).

Fenoles y saponinas evidencian el mayor número de asociaciones en la hoja joven, este hecho apoya la teoría vigente, las defensas cualitativas son más activas en las estructuras poco predecibles (los alcaloides son una excepción).

Observese además que el escape espacio-temporal actúa compensando la inversión en una defensa cualitativa (fenoles) y nunca en las defensas cuantitativas, es decir en armonía con la teoría.

Ciertamente, además, en hoja madura taninos y dureza actúan en forma compensatoria, existe un compromiso ligado al costo/beneficio de la inversión en la hoja.

Hasta este punto los resultados apoyan en líneas generales la teoría, otros resultados son contradictorios.

Saponinas y alcaloides juegan un papel importante en las asociaciones entre defensas de las hojas maduras y actúan en forma compensatoria. Es decir que las defensas cualitativas son también importantes en las estructuras predecibles y no solo las defensas cuantitativas.

La dureza, una defensa cuantitativa, juega un rol importante en la defensa de la hoja joven, es decir tanto en estructuras predecibles como impredecibles. Coley (1983) halló también diferencias importantes en la herbivoría relacionadas con la dureza de las hojas jóvenes del bosque tropical lluvioso.

Finalmente los alcaloides poseen el comportamiento más particular y alejado de las predicciones, se asocia positivamente a dureza (una defensa cuantitativa ligada a una cualitativa). Barbosa y Krischik (1987) hallaron que las preferencias de una oruga (Limatria dispar) en los bosques descuidados del este de E.U. de Norteamérica, se correlacionan negativamente con la presencia de alcaloides, y no con otros compuestos secundarios de las hojas maduras (taninos, fenoles y saponinas).

SIGNIFICADO DE LAS CORRELACIONES PARA LA HIPOTESIS DEL ESCAPE TEMPORAL DE HOJA JOVEN.

Como se dedujo más arriba escape espacio-temporal aparece asociado negativamente a fenoles, una defensa cualitativa, escape actua en forma compensatoria con fenoles, e independientemente además escape se relaciona inversamente con abundancia.

Estas características apoyan la hipótesis del rol defensivo del corrimiento fenológico de las foliaciones: corrimientos a la estación seca, foliaciones interrumpidas y divididas en periodos discretos, y variabilidad interindividual en la formación de hojas nuevas.

Se evidencian algunas predicciones de la hipótesis defensiva del escape foliar:

a. Mayores gastos en defensas cualitativas se relacionan con menor importancia de escape temporal. esta predicción se cumple para los fenoles (figura 29).

b. Escape temporal se relaciona directamente con escape espacial (correlación inversa con abundancia), es decir dos características que disminuyen la predictibilidad actuan sinérgicamente. Recuerdese que en las correlaciones se excluyeron las especies raras sin escape temporal y con el rango inferior de abundancia, que totalizan seis casos (se eliminaron las especies con el rango inferior para el par de variables a correlacionar, ver pag. 94)

c. Las defensas asociadas a estructuras persistentes como dureza y taninos no se relacionan con escape temporo-espacial, tal como se deduce de las correlaciones calculadas. Escape temporo-

espacial esta vinculado con baja predictibilidad, posibilidad hipotéticamente ausente para las estructuras relacionadas con defensas cuantitativas; en armonía con la teoría vigente.

(4.3) PRUEBAS BASADAS EN LAS PREDICCIONES DE LA TEORÍA VIGENTE.

Fueron puestas a prueba de forma explícita varias hipótesis basadas en esta teoría:

HIPOTESIS (a) Las defensas cualitativas están asociadas con las hojas jóvenes. Las hojas jóvenes son estructuras de corta permanencia, con menor probabilidad de encuentro, en ellas se espera una mayor abundancia y diversidad de compuestos secundarios de bajo costo "cualitativos", dirigidos contra el ataque de herbívoros especialistas.

Esta hipótesis se subdivide en las siguientes:

HIPOTESIS (a1) Los fenoles están asociados a las defensas de las hojas jóvenes.

Para ponerla a prueba se calculó la concentración de fenoles de las hojas jóvenes relativa a la de las hojas maduras:

$$V = \frac{C_{hm} - C_{hj}}{C_{hm}}$$

donde C es la concentración del compuesto secundario

hm= hoja madura

hj= hoja joven

Luego se comparó este valor con la concentración en hoja joven. El objetivo de este análisis es verificar si las variaciones del compuesto secundario, desde hoja joven a madura, en las especies que realizan una inversión considerable en tal defensa difiere de las que realizan poca inversión en el mismo, los resultados se expresan en la tabla 10.

TABLA 10

Variaciones (V) de la concentración de fenoles de hoja joven a madura en función de la concentración en la hoja joven.

ESPECIE	FENOLES EN HOJA JOVEN (mg/g) Como equivalentes de ácido tánico por peso seco de hoja.	V
<u>Schinopsis q-colorado</u>	183	-0.63
<u>Achatocarpus praecox</u>	27	-0.56
<u>Jodina rhombifolia</u>	43	-0.49
<u>Acacia furcatispina</u>	37	-0.15
<u>Castela coccinea</u>	139	-0.82
<u>Acacia praecox</u>	94	-0.78
<u>Schinus fasciculatus</u>	328	-0.10
<u>Zizyphus mistol</u>	24	0.63
<u>Capparis retusa</u>	10	0.34
<u>Capparis salicifolia</u>	7	0.56
<u>Capparis tweediana</u>	8	0.23
<u>Mimosa detinens</u>	14	0.25
<u>Bougainvillea praecox</u>	40	0.27

Las comparaciones entre el grupo con $V < 0$ y el grupo $V > 0$ dió diferencias significativas ($P < 0.02$ test de una cola de Mann-Whitney). Esta relación indica que el grupo de plantas en el que disminuye la concentración de fenoles en la hoja madura posee globalmente más fenoles en la hoja joven, señalando que un mayor gasto en fenoles esta asociado con la defensa de las hoja jóvenes.

HIPOTESIS (a2) Las saponinas estan relacionadas con la defensa de las hojas jóvenes.

Se realizó una prueba estadística diferente de la usada para fenoles, los datos en este último caso son semicuantitativos e insuficientes para realizar la prueba anterior. Se comparó el número de especies cuyas saponinas disminuyen en las hojas maduras respecto de las especies que no las cambian. Siete disminuyen marcadamente la concentración, tres la mantienen y ninguna la aumenta en hoja madura (tabla 5). Se comparó la frecuencia observada de disminución de la concentración en hoja madura con la esperada por el azar (50%). Para aplicar el test de Fisher se debía totalizar un número par de observaciones, pues de otra forma el 50% esperado por el azar es un número decimal. Una hipótesis más conservativa es que siete disminuyan la concentración (lo observado) contra que una la aumente (el total de observaciones es entonces ocho). Las diferencias son significativas ($P < 0.01$ test exacto de Fisher).

Las saponinas y los fenoles están entonces asociados predominantemente con la defensa de las hojas jóvenes, como postula la teoría vigente.

HIPOTESIS (a.3). Los alcaloides están relacionados con la defensa de las hojas jóvenes.

A diferencia de las defensas cualitativas anteriores, los alcaloides no están asociados predominantemente con hojas jóvenes, en cuatro de cinco casos estos se mantienen en las hojas maduras (ver también las correlaciones de Kendall entre alcaloides y las otras defensas, página 100).

El test de picratos, para glucósidos cianogénéticos dió positivo solamente en hoja madura de Capparis tweediana, sin embargo por tratarse de un grupo taxonómico donde predominan los

glucosinolatos el resultado es dudoso. Conn (1979) comunicó que los glucosinolatos suelen dar reacción positiva con el test de picratos para cianogenéticos.

HIPOTESIS (B1) Las defensas cuantitativas aumentan con la predictibilidad de la especie en el bosque (defensas contra herbívoros generalistas).

La hipótesis de la mayor probabilidad de encuentro de las plantas, en espacio como el factor determinante de la diversidad de compuestos secundarios (teoría vigente) se puso a prueba con los datos de la tabla 6, las defensas cualitativas de las plantas abundantes no difieren de las raras (test de Mann-Whitney de una cola), así como los taninos tampoco lo hacen (test de Mann-Whitney de una cola). Por lo tanto la hipótesis es rechazada. Otros autores tampoco hallaron una relación entre predictibilidad individual (de cada especie) y defensas cuantitativas (Rathcke 1985).

HIPOTESIS (B2) Los taninos son una defensa cuantitativa y están asociados con las estructuras persistentes y predecibles (hoja madura).

Varios autores hallaron mayores concentraciones de taninos en las hojas jóvenes respecto de las maduras (ver introducción), estas evidencias condujeron a restar generalidad a la teoría. En este bosque también se observó un grupo de plantas con mayor concentración de taninos en las hojas jóvenes (Tabla 5). Debido a estos resultados contradictorios se procedió a un análisis detallado de las relaciones entre taninos y defensas.

Se calculó la variación relativa de taninos en las hojas jóvenes respecto de las maduras en base al índice (V), descripto

anteriormente, se relacionó este con la dureza de las hojas maduras, los resultados se reúnen en la tabla 11.

TABLA 11

Variaciones en la concentración de taninos, y su relación con la dureza y la maduración foliar.

ESPECIE	DUREZA (gr)	V	MADURACION FOLIAR
<u>Maytenus spinosa</u>	624	-18.5	lenta
<u>Jodina rhombifolia</u>	957	-3.17	lenta
<u>Acacia praecox</u>	404	-2.08	intermedia
<u>Schinopsis q-colorado</u>	383	0.85	intermedia
<u>Mimosa detinens</u>	111	0.32	rápida
<u>Acacia furcatispina</u>	119	0.70	rápida
<u>Schinus fasciculatus</u>	232	0.70	rápida

V: Variación en la concentración de taninos desde hoja joven a madura, dividido por la concentración en la hoja madura.

La maduración foliar se consideró en forma relativa, la categoría rápida indica menos de un mes de tiempo de desarrollo hasta hoja madura. Las tres primeras especies de la tabla 11 con $V < 0$ (poseen entonces mayor concentración de taninos en las hojas jóvenes), tienen mayor dureza en las hojas maduras ($P < 0.05$, test de una cola de Mann-Whitney).

Estos resultados sugieren una modificación a la teoría clásica: los taninos pueden acumularse en las hojas jóvenes y ser reemplazados por la dureza como una defensa complementaria en las hojas maduras. Las especies del grupo de mayor concentración de taninos en las hojas jóvenes poseen un desarrollo foliar más

lento ($P < 0.05$ test de Mann-Whitney de una cola).

No existe un comportamiento contrapuesto entre taninos y defensas cualitativas, aun los taninos pueden movilizarse y ser reemplazados durante el ciclo foliar, como ocurre en las especies con desarrollo foliar más lento (dos meses o más).

La defensa mecánica aparece como la defensa cuantitativa típica, hacia la que se orientan las especies más conservativas, es notable también la asociación entre esta y los taninos.

Los insectos defoliadores pueden evitar los taninos mediante la alcalinización del buche (Feeny 1970, Berenbaum 1980) y mediante compuestos con propiedades detergentes (Martin y Martin 1984), estos últimos evitan la precipitación de las proteínas, función de los taninos descubierta por Feeny (1970).

La dureza no parece ser una defensa evitable por los herbívoros, su función depende de la dosificación (cantidad de fibras, espesor de la cutícula) a valores muy altos las hojas solo puede ser comidas por insectos u otros herbívoros con tasas muy bajas de ingesta y largos períodos de desarrollo.

(4.4) Predicciones basadas en la hipótesis del escape temporal de las hojas jóvenes.

El corrimiento de la producción foliar a la estación seca, su división en períodos separados y el aumento de la variabilidad entre períodos de producción foliar, se han hallado relacionadas negativamente con fenoles en hoja joven y madura (ver correlaciones de Kendall, página 100). En esta sección se analizará en forma global la relación entre compuestos cualitativos y escape temporal, en la hoja joven.

HIPOTESIS. Los compuestos secundarios cualitativos son menores en las especies que tienen escape fenológico de hoja joven.

Un aspecto importante de la fenología foliar a poner prueba, es si las estrategias de escape temporal guardan alguna relación con las defensas químicas cualitativas de las hojas jóvenes. Los datos de la tabla 5 fueron reorganizados en la tabla 12 para analizar este aspecto.

Un problema que se presenta al analizar los cambios en las defensas cualitativas es que estas cumplen funciones tanto en la hoja joven (Feeny 1975, 1976; Rhoades y Cates 1976; Rhoades 1979) como en las hojas maduras (ver correlaciones en página 100, y en Barbosa y Krischik 1987). Mientras en algunas plantas las defensas cualitativas estas asociadas exclusivamente a las hojas jóvenes, en otros casos su presencia es importante en las hojas maduras. Si existe una relación predominante entre hojas jóvenes y defensas cualitativas, como la hay (ver correlaciones de Kendall, página 100), los cambios en las defensas cualitativas deberían relacionarse con las estrategias de escape temporal. Aquellas plantas que tienen defensas cualitativas relacionadas solo con hojas jóvenes, o que caen en las hojas maduras, deberían presentar un complemento menos poderoso de otros eventos antiherbívoros de las hojas jóvenes. Por lo tanto el escape fenológico foliar debería estar asociado con menores cambios en el elenco de defensas cualitativas. La tabla 12 resume estos resultados.

En 5 de 17 casos (grupo 2) no existe una tendencia definida, estas especies no se consideraron en este análisis, comparando los grupos 1 y 3 (con tendencias definidas respecto del mantenimiento o disminución de las defensas cualitativas), la

hipótesis solo puede ser aceptada con una significación baja ($P=0.11$, test exacto de Fisher).

Se concluye que existe una tendencia importante que asocia negativamente escape fenológico y defensas cualitativas, pero su confirmación requiere de estudios comparativos en otros bosques.

Esta tendencia apoya la hipótesis de que el escape fenológico de hoja joven es una alternativa para evitar la herbivoría.

ESPECIE	MODELO FENOLOGICO FOLIAR	COMPORTAMIENTO DE SAPONINAS FENOLES Y ALCALOIDES DE HOJAS JOVENES A MADURAS
1 <u>Zizyphus mistol</u>	2 (ET)	son mantenidas
1 <u>Achatocarpus praecox</u>	2 (ET)	se mantienen las saponinas
1 <u>Bougainvillea praecox</u>	2-3(ET)	se mantienen las saponinas
1 <u>Schinus fasciculatus</u>	5 (SET)	se mantienen los fenoles
1 <u>Aspidosperma q-blanco</u>	2 (ET)	se mantienen los alcaloides
2 <u>Capparis atamisquea</u>	5 (SET)	escasas defensas
2 <u>Celtis pallida</u>	5 (SET)	escasas defensas
2 <u>Capparis tweediana</u>	5 (SET)	baja saponinas y mantiene alcaloides
2 <u>Maytenus spinosa</u>	2-4 (ET)	baja fenoles y saponinas mantiene alcaloides
2 <u>Jodina rhombifolia</u>	5 (SET)	baja fenoles y mantiene alcaloides
3 <u>Schinopsis q-colorado</u>	5 (SET)	baja fenoles
3 <u>Capparis retusa</u>	5 (SET)	baja saponinas
3 <u>Capparis salicifolia</u>	1 (SET)	baja saponinas
3 <u>Mimosa detinens</u>	5 (SET)	baja saponinas
3 <u>Acacia furcatispina</u>	5 (SET)	baja saponinas
3 <u>Castela coccinea</u>	5 (SET)	baja fenoles
3 <u>Acacia praecox</u>	2 (ET)	baja fenoles, saponinas y alcaloides

ET: Estrategia de escape temporal

SET: Ausencia de escape temporal

El grupo 1 mantiene las defensas cualitativas en la hoja madura, el 2 es indeterminado (algunas defensas bajan y otras suben durante el desarrollo de la hoja) y en el 3 las defensas cualitativas bajan en la hoja madura.

TABLA 13

Tabla de contingencia para las diferencias en el mantenimiento de las defensas cualitativas entre especies con escape temporal y especies sin escape temporal.

	SIN ESCAPE	CON ESCAPE
GRUPO 1 (mantiene las defensas)	1	4
GRUPO 3 (no mantiene las defensas)	5	

c. DISCUSION

La teoría vigente sostiene que las defensas cualitativas deberían predominar en las estructuras menos predecibles, en espacio y tiempo, considerando las variaciones intraplanta, estas defensas estarían asociadas con las hojas jóvenes, mientras que las defensas cuantitativas se relacionarían con las hojas maduras.

Uno de los resultados relevantes de este trabajo es que las defensas cualitativas también son importantes en las hojas maduras, Feeny sugiere en 1975, que ambos tipos de compuestos deberían estar presentes para una defensa efectiva de las hojas.

Los taninos son parte de los compuestos secundarios importantes de las hojas maduras de seis especies, los alcaloides de tres especies, las saponinas de tres especies y los fenoles de una especie.

Estos resultados no apoyan la teoría clásica, en el bosque en estudio ambos tipos de defensas están balanceadas. Sin embargo

considerando globalmente las variaciones de las defensas existe una asociación entre dos de las defensas cualitativas (fenoles y saponinas) y las hojas jóvenes.

Si bien la teoría se ajusta a los datos globalmente, falla en el análisis detallado de las relaciones entre algunos tipos de defensa, tales como:

(1) Algunas defensas cualitativas están tan concentradas en las hojas maduras como en las jóvenes de ciertas especies.

(2) Los alcaloides difieren de las otras defensas cualitativas, y aun se mantienen frente a los taninos (estos bajan) en las hojas maduras de Maytenus spinosa (tabla 5).

(3) Se sugiere un gradiente de defensas con acción dependiente de las dosificaciones, en él los taninos ocuparían un grado inferior a la defensa mecánica en el comportamiento cuantitativo.

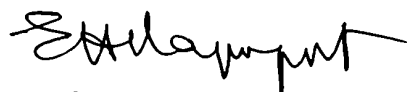
Las hojas jóvenes son transitorias y su defensa esta predominantemente asociada a moléculas móviles (Coley y otros 1985), excepto en las especies con elevada dureza y desarrollo foliar más lento.

Se sugiere que el carácter variable de las lluvias en la estación húmeda impone severas restricciones al desarrollo de las plantas, favoreciendo las estrategias conservativas y las grandes inversiones en defensas, de manera que la concentración de taninos (peso/peso) en algunas especies alcanza niveles muy altos, similares a la concentración del extracto de quebracho colorado (60 %). La dureza también alcanza valores muy elevados, sin embargo es difícil una comparación con otros bosques, dado que los aparatos de mediciones no son exactamente iguales.

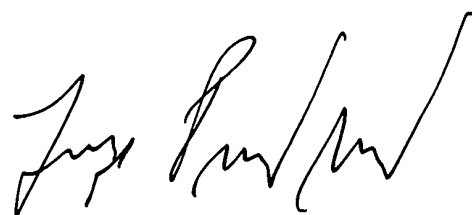
El comportamiento acentuadamente defensivo en las plantas del Chaco Seco, y el elevado gasto en defensas podría explicar también el escape temporal de las hojas jóvenes, conjunto de estrategias defensivas no descriptas para otros ecosistemas.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco el estímulo de mi director en todas las etapas del trabajo, y también en especial su confianza en la realización del mismo. A Sandra Caziani por las lecturas y comentarios del texto, y por la ayuda en los muestreos. A Marita del Pero de Martinez por haberme introducido en el mundo de los compuestos secundarios y haber brindado su laboratorio para las determinaciones. A Boni Perez, a doña Vicenta y su familia por la hospitalidad en su casa, en la reserva de Copo, y por las numerosas ayudas para realizar el trabajo. A Jose Perez y a Benjamín Sanchez, con quienes compartí los días en el monte, sin cuya ayuda el trabajo hubiera requerido de un esfuerzo aun mayor. A doña Juana y su familia por su hospitalidad en el pueblo. A la dirección de bosques de Santiago del Estero por permitir el trabajo en la reserva.



Dr. E. H. RAPOPORT
Universidad Nacional del Comahue
C.C. 1336
8400 Bariloche - ARGENTINA



JÓRGE PROTOMASTRO

PARTE V
BIBLIOGRAFIA

- AUGSPURGER C.K. 1982. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effect of competition for space and pollinization in plants. OIKOS 35:161-164.
- AYRES M.P. y S.F. MacLEAN Jr. 1987. Development of birch leaves and the growth energetics of Epirrita autumnata (Geometridae). ECOLOGY 68:558-568.
- BARBOSA P. y V.A. KRISCHIK. 1987. Influence of alkaloids on feeding preference of eastern deciduous forest trees by the gypsy moth Lymantria dispar. AM. NAT. 130:53-59.
- BENTLEY B.L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. ECOLOGY 57:815-820.
- BENTLEY B.L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. ANN.REV.ECOL.SYST. 8:407-427.
- BERENBAUM M. 1980. Adaptive significance of midgut pH in larval Lepidoptera. AM.NAT.115:138-146.
- BORING L.R. y W.T. SWANK. 1984. The role of black locust (Robinia pseudoacacia L.) in forest succession. J. OF ECOLOGY 72:749-7766.
- BOWERS M.A. 1985. Bumble bee colonization, extinction, and reproduction in subalpine meadows in northeastern Utah. ECOLOGY 66:914-927.
- CABRERA A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Tomo II. Fascículo 1. Ed. ACME S.A.C.I. Buenos Aires.
- CATES R.G. 1980. Feeding patterns of monophagous, oligophagous and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. OECOLOGIA 46:22-31.
- CATES R.G. 1981. Host plant predictability and the feeding pattern of monophagous, oligophagous and polyphagous insects. OECOLOGIA 48:319-326.
- CHABOT B.F. y D.J. HICKS. 1982. The ecology of the leaf life spans. ANN.REV.ECOL.SYST.13:229-259.
- CLARK D.A. y D.B. CLARK. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. AM.NAT. 124:769-788.

- COLE B.J. 1981. Overlap, regularity, and flowering phenologies. AM.NAT. 117:993-997.
- COLEY P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. ECOL.MON. 52:209-233.
- COLEY P.D., J.P. BRYANT y F.S. CHAPIN III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. SCIENCE 230:895-900.
- CONN E.E. 1979. Cyanide and cyanogenic glycosides. pp 387-412. En G.A. Rosenthal y D.H. Janzen (eds.). Herbivores. their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press. New York.
- CRAWLEY M.J. 1983. Herbivory. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- CULVENOR C.C.J. y J.S. FITZGERALD. 1963. A field method for alkaloid screening of plants. J. PHARM.SCIENCES 52:303-304.
- DAMMAN H. 1987. Leaf quality and enemy avoidance by the larvae of a pyralid moth. ECOLOGY 68:88-97.
- DANIEL W.W. 1978. Applied nonparametric statistic. Houghton Mifflin Co. Boston
- DENNO R.F. y M.S. McCLURE (eds.). 1983. Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press, New York.
- DENSLOW J.S.; T.C. MOERMOND & D.J. LEVEY. 1986. Spatial components of fruit display in understory trees and shrubs. p. 37-44. In: ESTRADA A & T.H. FLEMING (Ed). Frugivores and seed dispersal. Junk Publ. Doedrecht. 392p.
- DIRZO R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. En: Perspectives on Plant Population Ecology, ed. R. Dirzo, J. Sarukhan, pp.141-165. Sinauer, Sunderland.
- DIXON A.F.G. 1976. Timing of egg hatch and viability of the sycamore aphid, Drepanosiphum platanoidis (Schr.), at bud burst of sycamore, Acer pseudoplatanus L. J.OF ANIM. ECOLOGY 45:593-603.
- FEENY P.P. 1970. Seasonal changes in the oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. ECOLOGY 51:565-81.
- FEENY P. P. 1975. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. pp 3-19. En L.E. Gilbert y P.H. Raven (eds.). Coevolution of animals and plants. University of Texas Press, Austin.
- FEENY P.P. 1976. Plant apparency and chemical defense. REC.ADV. PHYTOCHEM. 10:1-40.

- FLEMING T.H. y B.L. PATRIDGE. 1984. On the analysis of phenological overlap. *OECOLOGIA* 62:344-350.
- FOX L.R. y B.J. MACAULEY. 1977. Insect grazing on Eucalyptus in response to variation in leaf tannins and nitrogen. *OECOLOGIA* 29:145-162.
- FRANKIE G.W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. En: *Coevolution of Animals and Plants*, eds. L.E. Gilbert y P.H. Raven, pp:192-209. University of Texas Press. Austin.
- FRANKIE G.W., H.G. BAKER y P.A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowland of Costa Rica. *J.OF. ECOLOGY* 62:881-919.
- FUTUYMA D.J. y S.S. WASSERMAN. 1980. Resource concentration and herbivory in Oak Forest. *SCIENCE* 210:920-921.
- GIBBS R.D. 1974. *Chemotaxonomy of flowering plants*. McGill-Queen' University Press. Montreal & London.
- HARGROVE W.W., D.A. CROSSLEY y T.R. Jr. SEASTEDT. 1984. Shifts in herbivory in the canopy of black locust, Robinia pseudo-acacia L., following fertilization. *OIKOS* 43:322-328.
- HEINRICH B. 1976. Flowering phenologies: bog, woodland, and disturbed habitats. *ECOLOGY* 57:890-899.
- HEITHAUS E.R., T.H. FLEMING y P.A. OPLER. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *ECOLOGY* 56:841-854.
- HERRERA C. 1984. A study of avian frugivores, bird-disseminated plants, and their interaction in Mediterranean Scrubland. *ECOL.MON.* 54:1-23.
- HERRERA C. 1986. Vertebrate-dispersed plants: Why they don't behave the way they should. In: ESTRADA A. & FLEMING T.H. (Ed.). *Frugivores and seed dispersal*. Junk Publ. Dordrecht.392p.
- HILTY S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *BIOTROPICA* 12:292-306.
- HOWE H.F. 1983. Annual variation in a neotropical seed-dispersal system. In: SUTTON S.L., WHITMORE T.C. & CHADWICK A.C. (Ed). *Tropical rain forest: Ecology and Management*. Blackwell Sc. Publ., Oxford. 498p.
- HOWE H.F. 1984. Constraints on the Evolution of Mutualisms. *AMER.NAT.* 123:764-777.
- HOWE H.F., E. SCHUPP Y L. WESTLEY. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (Virola surimanensis). *ECOLOGY* 66:781-791.

- HOWE H.F. & G.F. ESTABROOK. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. AMER.NAT. 111: 817-832.
- HUBBELL S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. Science 203:1299-1309.
- JANZEN D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. EVOLUTION 21:620-637.
- JANZEN D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. AM.NAT.104:501-528.
- JANZEN D.H. 1974. Tropical black water rivers, animal and mast fruiting by Dipterocarpaceae. BIOTROPICA 6:69-103.
- KOPTUR S. 1984. Experimental evidence for defense of Inga (Mimosoideae) saplings by ants. ECOLOGY 65:1787-1793.
- KOPTUR S. 1985. Alternative defenses against herbivores in Inga (Fabaceae: Mimosoideae) over an elevational gradient. ECOLOGY 66:1639-1650.
- KULMAN H.M. 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. ANN.REV.ENTOMOL.16:289-324.
- KRITZMAN G. Y I. CHET. 1980. The role of phenols in the pathogenicity of Botrytis allii. PHYTOPARASITICA 8:27-37.
- LAWLER L.J. y M. SLAYTOR. 1969. The distribution of alkaloids in new south wales and queensland Orchidaceae. PHYTOCHEMISTRY 8:1959-1962.
- LAWSON D.L.; R.W. MERRIT, J.J. KLUG y J.S. MARTIN. 1982. The utilization of late season foliage by the orange striped oakworm, Anisota senatoria. ENTOMOL. EXP. APPL.32:242-248.
- LAWSON D.L.; R.W. MERRIT, J.J. KLUG y J.S. MARTIN. 1984. The nutritional ecology of larvae of Alsophilapometaria y Anisota senatoria feeding on early- and late - season oak foliage. ENTOMOL.EXP.APPL.35:105-114.
- LEVEY D.J.; T.C. MOERMOND & J.S. DENSLOW. 1984. Fruit choice in neotropical birds: The effect of distance between fruit on preference patterns.ECOLOGY 65:844-859.
- LUNING B. 1967. Studies on Orchidaceae alkaloids- IV. PHYTOCHEMISTRY 6:857-861.
- MARTIN J.S. y M.M. MARTIN. 1982. Tannin assays in ecological studies: lack of correlation between phenolics, proanthocyanidins and protein-precipitating constituents in mature foliage of six oak species. OECOLOGIA 54:205-211.
- MARTIN M.M. y J.S. MARTIN. 1984. Surfactants: their role in

- preventing precipitation of proteins by tannins in insects guts. *OECOLOGIA* 61:342-345.
- MATTSON W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *ANN.REV.ECOL.SYST.*11:119-161.
- MACAULEY B.J. y L.R. FOX. 1980. Variation in total phenols and condensed tannins in Eucalyptus: leaf phenology and insect grazing. *AUSTRALIAN J.OF ECOL.* 5:31-35.
- McKEY D.B. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. pp 159-191. In: GILBERT E. & P. RAVEN (Ed). *Coevolution of animals and plants*. Univer. of Texas Press. Austin. 246p.
- McKEY D.B., P.G. WATERMAN, C.N. MBI, J.S. GARTLAN y T.T. STRUSAKER. 1978. Phenolic content of vegetation in two African rain-forest: ecological implications. *SCIENCE* 202:61-64.
- MILTON K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *AM.NAT.* 114:362-378.
- MOERMOND T.C. & J.S. DESNLOW. 1983. Fruit choice in neotropical birds: Effects of fruit type and accessibility on selectivity. *J.of ANIMAL ECOLOGY* 52:407-420.
- MONASTERIO M. y G. SARMIENTO. 1974. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. En: *Phenology and Seasonality Modelling*, eds. H. Lieth, pp:325-355. Springer Verlag, Berlin.
- MORELLO J. y J. ADAMOLI. 1973. Subregiones ecológicas de la Provincia del Chaco. *ECOLOGIA* 1:29-33.
- MURRAY K.G., P. FEISINGER, W.H. BUSBY, Y.B. LINHART, J.H. BEACH, y S. KINSMAN. 1987. Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. *ECOLOGY* 68:1283-1293.
- NIEMELA P., J. TAHVANAINEN, J. SORJONEN, T. HOKKANEN y S. NEUVONEN. 1982. The influence of host plant growth form and phenology on the life strategies of Finnish macrolepidopterous larvae. *OIKOS* 39:164-170.
- DATES J.F., P.G. WATERMAN y G.M. CHOO. 1980. Food selection by the south Indian leaf-monkey, Presbytis johnii, in relation to leaf chemistry. *OECOLOGIA* 45:45-56.
- OPLER P.A., H.G.F. BAKER y W. GORDON. 1980. Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. *BIOTROPICA* supl. 12:40-46.
- PAPADAKIS J. 1975. *Climats of the world and their potentialities*. Edición del autor. Buenos Aires.

- POOLE R.W. & B.J. RATHCKE. 1979. Regularity, randomness, and aggregation in flowering phenologies. SCIENCE 203:470-471.
- RATHCKE B.J. 1985. Slugs as generalist herbivores: test of three hypothesis on plant choices. ECOLOGY 66:828-836.
- PRICE P.W., C.E. BOUTON, P. GROSS, B.A. McPHERON, J.N. THOMPSON y A.E. WEIS. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insects herbivores and natural enemies. ANN.REV.ECOL.SYST.11:41-65.
- RABINOWITZ D., J.K. RAPP, V.L. SORK, B.J. RATHCKE, G.A. REESE y J.C. WEAVER. 1981. Phenological properties of wind- and insect-pollinated prairie plants. ECOLOGY 62:49-56.
- RAGONESE A.E. y J.C. CASTIGLIONI. 1968. La vegetación del parque chaqueño. BOL.SOC.ARG.BOT supl.11:133-160.
- RATHCKE B.J. 1984. Patterns of flowering phenologies: Testability and causal inference using a random model. In: STRONG D.R.; SIMBERLOFF D.; ABELE L.G. & A.B. THIELSTLE.(Eds). Ecological communities. Conceptual issues and the evidence. Princeton Univ. Press. New Jersey. 613p.
- RAUPP M.J. y R.F. DENNO. 1983. Leaf age as a predictor of herbivore distribution and abundance. en: Variable plants and herbivores in natural and managed systems, eds. R.F. Denno y M.S. MacClure, pp:91-124. Academic Press, New York.
- REHR S.S, P.P. FEENY y D.H. JANZEN. 1973. Chemical defense in Central America non-ant-acacias. J. ANIM. ECOL. 42:405-416.
- RHOADES D.F. 1977. The antiherbivore chemistry of Larrea. En: Creosotebush: the biology and chemistry of Larrea in New World desert, eds. T.J. Mabry, J. Hunziker, y D.R. DiFeo, pp:135-175. Dowden, Hutchinson, and Ross, Stroudsburg.
- RHOADES D.F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. pp 3-54. En G.A. Rosenthal y D.H. Janzen (eds.). Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, New York.
- RHOADES D.F. y R.G. CATES. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. REC. ADV. PHYTOCHEM. 10:168-213.
- ROBBINS C.T., T.A. HANLEY, A.E. HAGERMAN, O. HJELJORD, D.L. BAKER, C.C.SCHWARTZ y W.W. MAUTZ. 1987. Role of tannins in defending plants against ruminants: Reduction in protein availability. ECOLOGY 68: 98-107.

- RIBEREAU-GAYON P. 1972. Plant phenolics. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- ROUBIC D.W., J.D. ACKERMAN, J.D. COPENHAVER, C. SMITH y H. BRIAN. 1982. Stratum, tree, and flower selection by tropical bees: implications for the reproductive biology of outcrossing Cochlospermum vitifolium in Panama. ECOLOGY 63:712-720.
- SCHEMSKE D.W. 1982. Ecological correlates of a neotropical mutualism: ant assemblages at Costus extrafloral nectaries. ECOLOGY 63: 932-941.
- SCHEMSKE D.W., M.F. WILLSON ; M.N. MELAMPY ; L.J. MILLER y L. VERNER. 1978. Flowering ecology of some spring woodland herbs. ECOLOGY 59:351-366.
- SCHOWALTER T.D., W.W. HARGROVE y D.A. CROSSLEY Jr. 1986. Herbivory in forested ecosystems. ANN.REV.ENTOMOL. 31:177-196.
- SCHROEDER L.A. 1986. Changes in tree leaf quality and growth performance of lepidopteran larvae. ECOLOGY 67:1628-1636.
- SCHULTZ J.C., P.J. NOTHNAGLE, y I.T. BALDWIN. 1982. Seasonal and individual variation in leaf quality of two northern hardwoods tree species. AMER.J.BOT. 69:753-759.
- SCRIBER J.M. y F. SLANSKY Jr. 1981. The nutritional ecology of immature insects. ANN.REV.ENTOMOL. 26:183-211.
- SIEGEL S. 1974. Estadística no paramétrica. Ed. Trilla, México.
- SNOW D.W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. OIKOS 15:274-281.
- SNOW D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. IBIS 113:194-202.
- SOKAL R.R. & ROHLF F.J. 1979. Biometría. Blume. Madrid. 832p.
- STAPANIAN M.A. 1982. A model for fruiting display: seed dispersal by birds for Mulberry Trees. ECOLOGY 63: 1432-43.
- STEPHENSON A.G. 1982. The role of the extrafloral nectaries of Catalpa speciosa in limiting herbivory and increasing fruit production. ECOLOGY 63:663-669.
- STILES F.G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. BIOTROPICA 10:194-210.
- SWAIN T. y W.E. HILLIS. 1959. The phenolic constituents of Prunus domestica. J.SCI.FOOD AGRIC. 10:63-68.
- THOMPSON J.N. y M.F. WILLSON. 1979. Evolution of temperate

fruit/bird interaction: phenological strategies.
EVOLUTION 33:973-982.

TILMAN D. 1978. Cherries, ants and tent caterpillars: timing of nectar production in relation to susceptibility of caterpillar to ant predation. ECOLOGY 59:686-692.

WALTER H. 1973. Vegetation of the earth. Springer-Verlag. New York.

WHEELWRIGHT N.T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. OIKOS 44:465-477.

WHEELWRIGHT N.T. & ORIANI G.H. 1982. Seed dispersal by animals: Contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. AMER.NAT. 119:402-413.

ZUCKER W.V. 1983. Tannins: does structure determine function? An ecological perspective. AMER.NAT. 121:335-365.