

74  
2E3



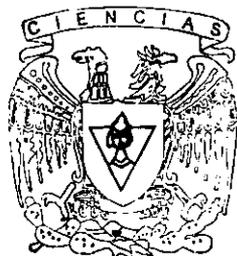
# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Estudio comparativo del  
herbivorismo en dos especies  
de Croton en la Selva Baja  
Caducifolia de Chamela,  
Jalisco México

T E S I S  
Que para obtener el título de  
B I O L O G O  
p r e s e n t a

Raúl Iván Martínez Becerril



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

México, D. F.

250753

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES



1999

FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

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

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Estudio comparativo del herbivorismo en dos especies de *Croton* en la Selva  
Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco México"

realizada por Raúl Iván Martínez Becerril

con número de cuenta 7838897-0 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario

Dr. Juan Servando Núñez Farfán

Propietario

Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez

Propietario

Dr. César Augusto Domínguez Pérez Tejada

Suplente

Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns

Suplente

M. en C. Pedro Luis Valverde Padilla

Consejo Departamental de Biología

*Edna María Suárez Díaz*

Dra. Edna María Suárez Díaz

*[Handwritten signatures of Juan Servando Núñez Farfán, Rodolfo Dirzo Minjarez, César Augusto Domínguez Pérez Tejada, Luis Enrique Eguiarte Fruns, and Pedro Luis Valverde Padilla]*

**Dedico este trabajo**

**A mi madre por su constante amor y apoyo**

**A la memoria de mi padre**

**A mis queridos hermanos**

**Con amor a Laura, Iván y ya veremos....**

*"I established the opposite view, that this history of the embryo (ontogeny) must be completed by a second, equally valuable, and closely connected branch of thought - the history of race (phylogeny). Both of these branches of evolutionary science are, in my opinion, in the closest causal connection; this arises from the reciprocal action of the laws of heredity and adaptation... 'ontogenesis is a brief and rapid recapitulation of phylogenesis, determined by the physiological functions of heredity (generation) and adaptation (maintenance).'"*

E. Haeckel 1899

*"The affinities of all the beings of the same class have sometimes been represented by a great tree. I believe this simile largely speaks the truth. The green and budding twigs may represent existing species; and those produced during each former year may represent the long succession of extinct species... The limbs divided into great branches, and these into lesser and lesser branches, were themselves once, when the tree was small, budding twigs; and this connexion of the former and present buds by ramifying branches may well represent the classification of all extinct and living species in groups subordinate to groups... From the first growth of the tree, many a limb and branch has decayed and dropped off, and these lost branches of various sizes may represent those whole orders, families, and genera which have now no living representatives, and which are known to us only from having been found in a fossil state... As buds give rise by growth to fresh buds, and these, if vigorous, branch out and overtop on all a feebler branch, so by generation I believe it has been with the great Tree of Life, which fills with its dead and broken branches the crust of the earth, and covers the surface with its ever branching and beautiful ramifications"*

Ch. Darwin 1859

**INDICE**

Agradecimientos	6
<i>RESUMEN</i>	7
<i>INTRODUCCION</i>	8
Método comparativo	12
Autocorrelación filogenética	16
Herbivoría, tricomas foliares y adaptación	19
<i>OBJETIVOS</i>	22
Antecedentes de <i>Croton</i>	22
El género <i>Croton</i>	25
Sitio de estudio, Vegetación	26
Clima	29
<i>METODOS</i> , medición de la herbivoría	30
Medición de la pubescencia, filogenia y método comparativo	31
Autocorrelación filogenética	33
<i>HIPOTESIS</i>	35
<i>RESULTADOS</i>	36
Herbivoría y resistencia	36
Filogenia y Método comparativo	41
Autocorrelación filogenética	45
<i>DISCUSION</i>	47
Herbivoría y resistencia	50
Literatura citada	52
Aclaración	56

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Juan Núñez-Farfán la dirección del presente estudio, su atenta participación, empeño y valiosos comentarios mejoraron notoriamente la versión final. De igual manera agradezco a los Dres. Rodolfo Dirzo, César A. Domínguez, Luis Eguiarte y el M. en C. Pedro Luis Valverde (miembros del jurado), su revisión y sugerencias que mejoraron sustancialmente aspectos importantes de esta versión.

Mi amada compañera Laura brindó su apoyo tanto en el campo como en el laboratorio, por lo cual agradezco su interés y paciencia, así como la grata compañía y aliciente de Iván y ya veremos en noviembre, para concluir el presente estudio.

Agradezco a Martha Martínez su ayuda brindada en el análisis y la obtención de las tablas de caracteres morfológicos de las especies del género.

Agradezco a mis amigos Enrique Solís, Agustín Rueda y Graciela García por su constante impulso para finalizar el presente manuscrito. Gracias a Gloria García por su incesante recordatorio.

Finalmente, gracias a Raúl Alcalá, Sergio López, Ricardo Frías, Eduardo Mendoza y a los demás compañeros del laboratorio Interacción Planta-Animal.

El presente estudio recibió apoyo tanto del presupuesto operativo del Dr. Juan Núñez-Farfán durante la fase de campo, como de los Dres. Rodolfo Dirzo y César Domínguez durante la fase de cómputo y laboratorio. Asimismo, recibió apoyo de una beca tesis del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT). Número de registro 53030.

## RESUMEN

Con aproximadamente 800 especies, el género *Croton* tiene una amplia distribución en las zonas tropicales del mundo. En México se conocen alrededor de 100 especies, y doce han sido descritas para la región de Chamela. Este grupo de especies relacionadas y simpátricas se eligió para evaluar la importancia de la filogenia en la interpretación adaptativa de rasgos relacionados con la resistencia a los herbívoros. El método cladista se usó para establecer las relaciones filogenéticas entre las especies de *Croton*. El grupo externo utilizado para "enraizar" el árbol filogenético fue *Farenheitia*. En el presente estudio se reconstruyó una filogenia para las especies del género basada en 23 caracteres morfológicos. Se midió la pubescencia foliar y los niveles de resistencia al daño causado por herbívoros. Se presenta un árbol de consenso estricto de longitud 100 e índice de consistencia = 0.53. Usando la filogenia se "mapeó" el rasgo de interés ecológico, la resistencia a los herbívoros, y utilizando el análisis de autocorrelación filogenética se obtuvieron coeficientes negativos  $\rho$ ,  $-0.64$  (resistencia),  $-0.74$  (pubescencia haz) y  $-0.92$  (pubescencia envés), así como los respectivos valores filogenéticos y específicos. Se encontró que el componente filogenético explica el 40% de la varianza en la distribución del rasgo entre especies cercanas y esto indica que existe un efecto filogenético que explica los niveles de resistencia al daño entre las especies de *Croton*. Se discuten los valores específicos de cada especie y se interpretan como adaptaciones independientes.

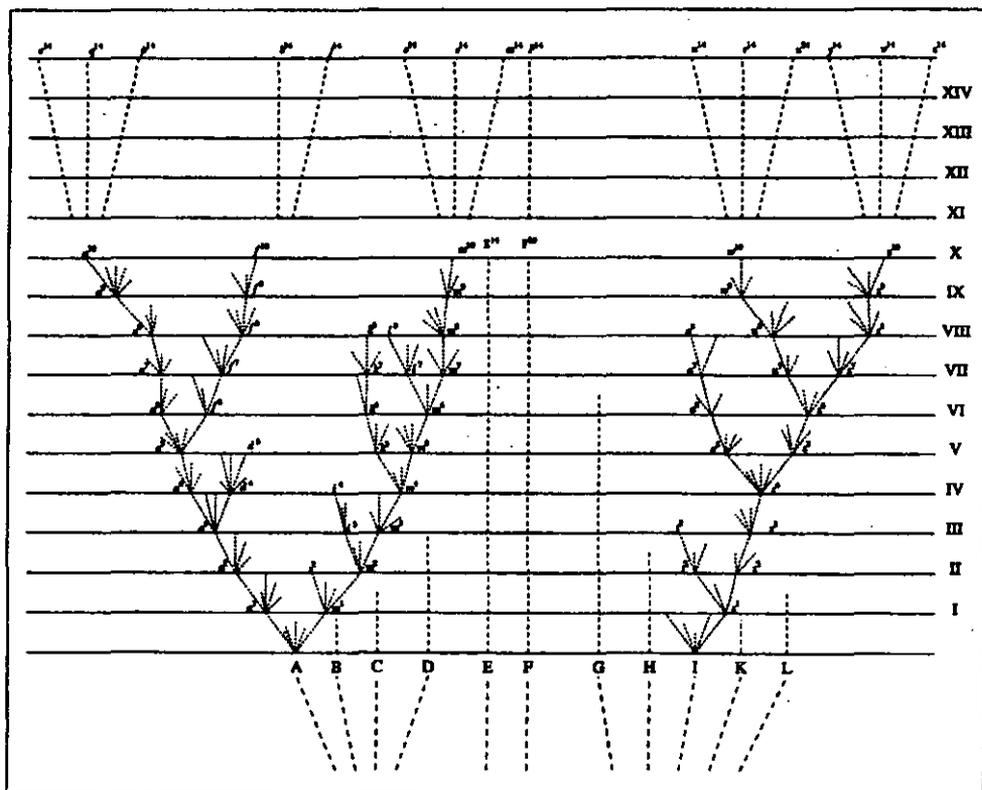
## INTRODUCCION

Ernst Haeckel acuñó, entre otros, el término de filogenia, y en 1866 propuso el primer árbol filogenético en su obra "Morfología General de los Organismos", en el cual se sugieren las relaciones entre los principales reinos conocidos hasta entonces (Monera, Protista, Plantae y Animalia). Así mismo, en 1874 formuló el árbol filogenético del hombre cimentado en su teoría denominada Gastraea. Ambos árboles están basados en estudios de embriología, anatomía comparada y paleontología, cuyas raíces y la mayoría de sus ramas se derivan de los principios de recapitulación o "ley biogenética" y heterocronía [Fig. 1 (Gould 1977,1992)].

No obstante, Charles R. Darwin propuso en 1859, en el "Origen de las Especies", en el apartado del capítulo IV, denominado, "*Efectos probables de la acción de la selección natural, a través de la divergencia de caracteres y la extinción, en los descendientes de un ancestro común*"; la explicación plausible de cómo se generan las variedades, mediante un diagrama similar a un árbol filogenético (Fig. 2). En tal diagrama queda implícita la acción de la selección natural sobre las especies. A partir de las propuestas anteriores, es posible establecer, mediante la genealogía y las relaciones evolutivas entre grupos ancestrales y descendientes, que todos los seres vivos están relacionados en mayor o menor grado y, mediante el planteamiento de hipótesis, se indican aspectos de su historia evolutiva (Eldredge y Cracraft 1980; Sober 1988; Hull 1988).

La genealogía se determina mediante las características o atributos intrínsecos de los grupos y la evolución se refleja en los cambios ocurridos en





**Figura 2.** Diagrama de un árbol hipotético progresivo citado por Darwin. Las letras A-L representan once especies de un género. Las líneas horizontales señalan períodos de aproximadamente mil generaciones. Las líneas punteadas trazan la descendencia de cada especie y, las letras minúsculas significan "variedades bien marcadas".

ellas. Tales cambios son el resultado de procesos de selección natural y adaptación. La “descendencia con modificación” asume que todos los caracteres observados en un organismo muestran ya sea una condición primitiva o derivada, y son la base de las hipótesis propuestas sobre la genealogía de los diversos grupos de seres vivos.

Históricamente se han desarrollado varios métodos de análisis para proponer hipótesis genealógicas o relaciones filogenéticas entre los organismos, así como sistemas de clasificación (Hull 1988). Un método de análisis es la escuela evolucionista, representada por E. Mayr, G. Simpson y V. Grant, quienes propusieron utilizar intuitivamente los principios de la teoría neodarwinista y la genética de poblaciones. Estos autores definen a las relaciones filogenéticas con base en características ancestrales compartidas. Esta escuela analiza tanto a la genealogía como a las semejanzas adaptativas con un énfasis en los procesos evolutivos y adaptativos para delinear la historia evolutiva de los grupos.

Otra escuela dirigida por un grupo de investigadores que definen a las relaciones entre los organismos con base en la semejanza fenotípica de todos sus caracteres, utilizaron diferentes métodos cuantitativos y estadísticos para determinar la relación de la similitud entre los organismos, escuela llamada taxonomía numérica o fenética (Sokal y Michener 1958; Sneath y Sokal 1973).

La tercera escuela es la taxonomía cladista, que se origina a partir de las ideas propuestas por W. Hennig (1966), y define a las relaciones filogenéticas de acuerdo con las características derivadas compartidas; es decir, las relaciones genealógicas son la base de la clasificación.

La sistemática filogenética es probablemente una de las disciplinas más sólidas en biología, debido a que los procesos de reconstrucción de la historia evolutiva de los seres vivos se basan en la mayoría de los datos biológicos disponibles. Por ejemplo, los datos comparativos de la estructura, función, desarrollo, genética, ecología y comportamiento de los organismos, contribuyen a entrelazar el modelo de las relaciones evolutivas entre los organismos (Pagel y Harvey 1988; Losos 1990; Brooks y McLennan 1991).

#### *Método Comparativo*

El método comparativo fue empleado por Darwin para analizar la frecuencia de especies dioicas de la flora de la Gran Bretaña (Harvey y Pagel 1991). Mediante un argumento comparativo, encontró que la frecuencia de especies dioicas es superior en los árboles que en las plantas herbáceas. Darwin propuso que la tendencia al dioicismo se explica por el mayor riesgo de autofertilización de los árboles debido a que presentan un mayor número de flores.

Los métodos comparativos han recibido mucha atención en la literatura reciente (Ridley 1983; Felsenstein 1985; Grafen 1989; Maddison 1990; Gittleman y Kot 1990; Harvey y Pagel 1991; Brooks y McLennan 1991; Jordano 1995). Dichos métodos combinan análisis estadísticos tradicionales con el conocimiento de las relaciones filogenéticas de las especies. En particular, estos métodos reconocen que las especies no son muestras independientes de una distribución común, y que las características fenotípicas pueden correlacionarse debido a su descendencia histórica y a su herencia filogenética. Los métodos comparativos desempeñan un papel importante en estudios que analizan los procesos de

adaptación y de correlación ecológica entre taxa. Sin duda, las características morfológicas que son propias de las especies, son el resultado de la evolución biológica a través de la selección natural.

El método comparativo es una herramienta útil que permite reconstruir las relaciones filogenéticas de un grupo determinado de especies, y dichas relaciones son utilizadas como marco de referencia para tratar de explicar el origen evolutivo y la diversificación de los caracteres (Coddington 1988). La sistemática filogenética propone que: "todos los organismos vivos y extintos, tienen una posición especial en un árbol filogenético hipotético que está enraizado desde el origen de la vida en el planeta" (Brooks y McLennan 1991, p. 34). Sin embargo, debido a que los caracteres son rasgos distintivos de los organismos, y que están situados en dicho árbol, corresponden a una serie de puntos que se incrementan durante su historia evolutiva. Recientemente se proponen árboles filogenéticos en los cuales los taxa puedan situarse en el orden genealógico aproximado, y los caracteres estén indicados desde su aparición (Brooks y McLennan 1991).

Los biólogos comparativos con frecuencia utilizan la similitud como un indicador de relación. En 1966 Hennig propuso que existen diferentes tipos de similitudes y de relaciones, enfatizando que el objetivo primordial de la sistemática debe ser esquematizar un tipo especial de similitud (homología) y que cuando se emplee para construir relaciones filogenéticas debe incluirse en un sistema general de referencia en biología comparativa. Asimismo, Hennig propuso que este sistema se basa en la reconstrucción de relaciones filogenéticas de los rasgos compartidos homólogos, porque todas las homologías covarían entre sí y con la filogenia. Otros tipos de similitudes, las *homoplasias* (*i e.*, parecido

estructural debido a paralelismo o evolución convergente más que a una ascendencia común; similitud no homóloga), no son filogenéticamente informativas porque no covarían y la evolución presupone la unión genealógica entre las especies que ha sido el principio biológico desde el planteamiento de las ideas de Darwin en 1859, por lo que la perspectiva de Hennig debiera parecer completamente inobjetable. Sin embargo, responder a dicha perspectiva con el orden siguiente: "i) conocer la filogenia, ii) obtener las homologías y, iii) construir la filogenia", supone que esta relación hace a la reconstrucción filogenética irreductiblemente circular. Sin embargo, Hennig añadió que el análisis filogenético debe abordarse con el supuesto de que todos los caracteres que conforman un criterio no filogenético para la homología sean, de hecho, homólogos evolutivamente. Por consiguiente, la propuesta no es circular porque las homologías indican relaciones filogenéticas y están determinadas sin una referencia *a priori* para una filogenia, mientras que las homoplasias son inconsistentes y están determinadas como tales en referencia a la filogenia. Asimismo, reconoció tres tipos de caracteres; i) caracteres generales compartidos, que identifican a un grupo de taxa como un grupo, ii) caracteres derivados compartidos, que indican las relaciones entre taxa dentro del grupo y, iii) caracteres únicos, los cuales identifican a un taxa particular dentro del grupo.

Los caracteres homólogos pueden ser de dos tipos: i) sinapomórficos (*i.e.*, caracteres derivados compartidos que indican relaciones filogenéticas limitadas a un subgrupo de los taxa en estudio (grupos monofiléticos); y ii) simplesiomórficos (*i.e.* caracteres primitivos compartidos) presentes en todos los miembros del grupo que carecen de importancia para reconstruir las relaciones dentro del grupo,

asimismo, pueden estar fuera del grupo en cuestión, por lo que es factible su utilidad para establecer relaciones filogenéticas a otro nivel (*i. e.* géneros, familias, etc.). Además, existe una categoría separada, la homoplasia o “falsa homología”, la cual no dice nada de las relaciones entre taxa, pero si sólo las homologías especiales compartidas denotan relaciones filogenéticas particulares en el grupo de estudio, entonces los caracteres deben asignarse a una de las tres categorías de homología antes de determinar la utilidad del estudio filogenético. El riesgo de circularidad es alto: “si dos taxa están relacionados, entonces un carácter que comparten en común, es una homología especial compartida y, por lo tanto, este carácter puede ser utilizado para determinar si los taxa están relacionados”. Esta determinación puede hacerse al comparar el *estado* de cada carácter en el grupo de estudio con el estado de los mismos caracteres en una o más especies fuera del grupo de estudio (*grupo externo*).

Cada carácter está independientemente asignado a un estado particular de homología (general, especial o única), dependiendo de las propiedades en las especies para las cuales las relaciones filogenéticas no han sido evaluadas (grupos externos). Comparar la filogenia con grupos externos, permite distinguir dichos caracteres: “generales”, “especiales” y “únicos”.

Recientemente se han desarrollado métodos para determinar las asociaciones entre caracteres y los niveles de congruencia filogenética entre las diversas características biológicas, que están emergiendo como la base central para probar las hipótesis (*i. e.*, relaciones ancestro-descendiente enfocadas con la base adaptativa de un rasgo probado con un enfoque comparativo) en biología evolutiva (Miles y Dunham 1993; Eggleton y Vane-Wright 1994; Eguiarte 1995;

Eguiarte *et al.* 1997). En los estudios comparativos, el tratamiento de los caracteres es un problema complejo, debido a que los caracteres pueden ser de dos tipos i) discretos, con estados múltiples o binarios, y ii) continuos o cuantitativos. Actualmente se dispone de varios métodos para interpretar ambos tipos de caracteres en un árbol filogenético (Felsenstein 1985; Maddison 1990).

Estas propuestas comparten el objetivo de revelar cómo los cambios evolutivos entre caracteres están correlacionados a través de la historia evolutiva. Para llevar a cabo este objetivo, los cambios en el estado del carácter están reconstruidos sobre las ramas de un árbol filogenético y por lo tanto, las pruebas estadísticas permiten determinar el nivel de asociación entre los rasgos a lo largo de dichas ramas.

Los métodos para analizar correlaciones entre caracteres en un contexto filogenético han sido desarrollados recientemente, por ejemplo: tablas de contingencia, estados independientes, cambios concentrados, autocorrelación filogenética. Cada propuesta tiene un conjunto de supuestos con respecto al tratamiento de los caracteres y el proceso evolutivo. Por otra parte, las diferencias entre las técnicas proporcionan una serie de vías para entender con más detalle los patrones evolutivos entre los caracteres de interés.

### *Autocorrelación Filogenética*

Al trabajar con especies contemporáneas y realizar estudios comparativos, no podemos de manera independiente y directa, medir los valores específicos y filogenéticos de cualquier especie por separado. En cambio, se puede utilizar la

información de grupos de especies relacionadas filogenéticamente para evaluarlas estadísticamente.

¿Cómo podemos medir cuantitativamente la relación entre especies? En términos filogenéticos, una alternativa es utilizar la autocorrelación filogenética, la cual considera que los atributos de las especies son una función parcial de sus relaciones filogenéticas y permite estimar la covarianza entre valores de los caracteres en las especies relacionadas. Sin embargo, esta covarianza puede representar el valor total de los caracteres y su valor filogenético (Cheverud *et al.* 1985). Una consideración importante en el análisis de autocorrelación filogenética es la construcción de la matriz de conectividad filogenética  $W$ , la cual representa el nivel de relación filogenética entre pares de especies.

La autocorrelación filogenética es un método que divide la variación de los caracteres fenotípicos en componentes filogenéticos y específicos, y es conceptualmente similar al método empleado por Stearns (1984) según Harvey y Pagel (1991). La autocorrelación filogenética pone a prueba la relación del fenotipo (*i.e.* características morfológicas) de una especie con base en los fenotipos de otras especies en la muestra, es decir, especies del mismo género, que típicamente se encuentran más relacionadas entre sí, tal vez una consecuencia probable es, que las especies relacionadas estrechamente no son independientes del cambio en sus caracteres.

La autocorrelación filogenética propuesta por Cheverud *et al.* (1985) es un modelo que permite analizar cuantitativamente a los efectos filogenéticos y específicos en la distribución de los caracteres medidos entre un grupo de especies. Los rasgos morfológicos están divididos en dos componentes: i) valores

especies. Los rasgos morfológicos están divididos en dos componentes: i) valores filogenéticos (heredados por especies ancestrales) y ii) valores específicos (resultado de evolución independiente). Esto permite una medición cuantitativa de la inercia o carga filogenética, desplegada por un carácter en un linaje, lo cual conduce a que las preguntas concernientes a la importancia relativa de las restricciones filogenéticas en evolución puedan responderse. Separar los efectos filogenéticos de los específicos, permite que los factores filogenéticos sean analizados comparativamente como rasgos adaptativos entre el grupo de especies estudiadas (Cheverud *et al.* 1985; Gittleman y Kot 1990; Miles y Dunham 1992; Edwards y Naeem 1993; Jordano 1995; Westneat 1995; Blumstein y Armitage 1997; Carrière *et al.* 1997).

Tratar de definir el efecto filogenético queda implícito en los análisis comparativos recientes de, por ejemplo, la variación de historias de vida y la importancia potencial de la filogenia para la interpretación de los patrones evolutivos. Sin embargo, el estudio de la evolución de historias de vida, sugiere que las similitudes en los caracteres reproductivos o demográficos dentro de un grupo de especies, se deben a respuestas evolutivas independientes (Brooks y McLennan 1991; Morales 1993). Se ha demostrado que una gran proporción de la variación en un carácter puede deberse también a las afinidades filogenéticas de las especies. De acuerdo al nivel taxonómico en el cual se realicen las comparaciones, se pueden establecer los patrones de evolución de rasgos particulares (*p. ej.* tiempo para alcanzar la madurez sexual) (Stearns 1984).

### *Herbivoría, tricomas foliares y adaptación*

La interacción planta-herbívoro es quizá la interfase biótica de mayor interacción que ha generado gran parte de la diversidad orgánica terrestre (Ehrlich y Raven 1964). La herbivoría es la interacción entre plantas y animales en la cual el herbívoro consume tejido vegetal vivo de diversas estructuras de la planta y frecuentemente reducen el desempeño o la adecuación de las plantas. A su vez, la planta trata de “repeler” el ataque mediante defensas químicas y/o físicas (Crawley 1983; Dirzo 1984; Marquis 1984, 1992; Coley y Barone 1996).

Tanto la teoría de la coevolución entre plantas y herbívoros (Ehrlich y Raven 1964) como las teorías de la defensa en plantas (Feeny 1976; Rhoades y Cates 1976; Coley *et al.* 1985), establecen que las características defensivas de las plantas, ya sean químicas o físicas, han evolucionado para reducir o eliminar el daño causado por los herbívoros. También se asume que dichas características defensivas han tenido un papel crítico en la dirección de la evolución de las interacciones entre plantas y herbívoros. Sabemos que las características de las plantas pueden tener efectos negativos en sus consumidores, y que los herbívoros podrían ejercer una fuerte selección en las plantas. Sin embargo, tenemos pocas evidencias inequívocas de que las plantas hayan respondido a la selección (Marquis 1992; Núñez-Farfán 1991). El sistema más obvio para obtener información sobre la historia evolutiva de las interacciones planta-herbívoro, es el registro fósil, pero es muy pobre para plantas e insectos y provee pocas pistas de los caracteres de las plantas que con frecuencia no se fosilizan, y que probablemente hayan sido utilizados para su defensa.

En el estudio de coevolución de Ehrlich y Raven (1964) existe información útil para intentar la reconstrucción de las filogenias entre mariposas y plantas. Sin embargo, es un importante punto de partida para intentar la reconstrucción de las filogenias con base en la información de su estudio, y por supuesto, hechando mano de estudios recientes, aunque, en palabras de Ehrlich y Raven (1964 p. 605)

*"The reconstruction of phylogenies on the basis of this sort of information would seem an unwarranted imposition on the data, since evolutionary rate and time are still inseparable".*

Además, es muy importante que los patrones observados en el estudio de coevolución de Ehrlich y Raven, claramente señalan la importancia crítica de la bioquímica, por una parte, como un factor que "gobierna" las relaciones entre ambos grupos, y por otra parte, las defensas mecánicas de las plantas (*i e.* tricomas, dureza, etc.). Asimismo, el grado de plasticidad en la respuesta quimiorreceptiva y el ajuste fisiológico en las poblaciones de mariposas, a diversos metabolitos secundarios producidos por las plantas (*i e.* alcaloides, terpenos etc.), deben influir en gran medida en el proceso de sus radiaciones adaptativas.

Los tricomas foliares son una defensa física, y pueden influir significativamente en la resistencia de las plantas al daño causado por herbívoros invertebrados (Ågren y Schemske 1994; Björkman y Anderson 1990; Levin 1973; Marquis 1992; Wilkens *et al.* 1996; Woodman y Wilson 1991). Además, es probable que sean una "adaptación" a la presión selectiva que ejercen los herbívoros en los tejidos vegetales. Björkman y Anderson (1990) evaluaron que los tricomas glandulares producen compuestos secundarios que los hacen más efectivos contra organismos fitófagos. Asimismo, Ågren y Schemske (1994)

probaron la hipótesis de que una alta densidad del número de tricomas, provee resistencia contra herbívoros e incrementa la producción de frutos en una población de *Brassica rapa*. Otro ejemplo es el trabajo efectuado por Wilkens *et al.* (1996) que aborda la teoría de la disponibilidad de recursos asociada a los tricomas defensivos en *Lycopersicon esculentum*. En este trabajo se determinó cómo la disponibilidad de recursos influyó sobre la asignación a la defensa en tricomas, demostrando que, tanto tricomas glandulares y aglandulares en ambientes pobres y ricos en luz y agua, impidieron al gusano *Manduca sexta* buscar y consumir tejido vegetal.

Mediante un análisis comparativo es posible establecer qué tan frecuentemente y en qué condiciones, ha evolucionado la resistencia a los herbívoros. Por ejemplo, si un análisis filogenético revelara que las especies en ambientes con más herbivoría han desarrollado más defensa, sería información útil para interpretar los mecanismos evolutivos que han moldeado la interacción planta-herbívoro.

Con las ideas anteriormente expuestas (filogenia, herbivoría, adaptación y tricomas), se planteó realizar un estudio intragenérico respecto a la relación entre características potencialmente defensivas de las plantas (*i e.* tricomas foliares) los cuales podrían potencialmente operar como caracteres defensivos, por ejemplo, xeromorfía, desecación y la resistencia a los herbívoros. Para ello se eligió al género *Croton* en la selva seca de Jalisco México.

## OBJETIVOS

En el presente estudio se plantean dos preguntas principales, en las cuales se combina un árbol filogenético elaborado con datos de la anatomía comparada con principal énfasis en los tricomas foliares, y la medición de la proporción del daño causado por insectos folívoros, para analizar la evolución de la resistencia en un grupo de plantas del género *Croton* (Euphorbiaceae). Las preguntas específicas son:

¿Qué fracción de la varianza fenotípica total de la pubescencia de las hojas de *Croton* puede ser explicada por ancestría compartida? La variación residual, no debida a la filogenia, podría ser interpretada como el resultado de fuerzas selectivas ("adaptaciones *sensu stricto*" Gould y Vrba 1982) [parcialmente ejercidas por los herbívoros]

¿Son los tricomas características adaptativas para disminuir o evitar el daño al follaje contra herbívoros cuando se toma en cuenta a la afinidad filogenética entre las especies? Si la afinidad filogenética explica una amplia fracción de la varianza fenotípica total, entonces se puede esperar una limitante clara para la modificación evolutiva de la pubescencia.

### Antecedentes de *Croton*

Farnsworth *et al.* (1969) realizaron la revisión fitoquímica de 80 especies del género, la cual se enfocó a los alcaloides, saponinas, taninos y flavonoides. Asimismo, se mencionan las propiedades que los compuestos secundarios confieren en varios aspectos de interés biológico: antimicrobiana, antimalaria,

insecticida, antitumoral en leucemia, y resaltan la propiedad anestésica local de la crotonosina IV y la pronuciferina XII.

Otro trabajo realizado por Webster (1996), aporta evidencia de la gran variación morfológica presente en los tricomas foliares de 120 especies del género. Y propone que la evolución morfológica de la pubescencia procede de tricomas "estrellados o fasciculados" hacia los "simples o dendríticos" (cf. Figs. 3 y 4). Sin embargo, no se ha reportado trabajo alguno que manifieste las características defensivas contra herbívoros (*i.e.* tricomas y compuestos químicos) en alguna especie del género *Croton*.

Domínguez y Bullock (1989), corroboraron que el viento es el principal vector del polen en *C. suberosus*. Asimismo, en el trabajo sobre la función del néctar floral de *C. suberosus*, (Domínguez *et al.* 1989) sugieren que atrae principalmente a depredadores de herbívoros (avispa), en lugar de ser una recompensa para la polinización. Sin embargo, los niveles observados del daño foliar por herbívoros son extremadamente bajos aún cuando pruebas del laboratorio indicaron que el follaje es aceptable a herbívoros generalistas. Además, demostraron que las avispas *Polistes instabilis* defienden a la planta mientras forrajean en busca del néctar floral, ya que la proporción de larvas atacadas por avispas fue mayor en plantas con inflorescencias, que en plantas donde experimentalmente fueron removidas.

Otro trabajo que menciona la herbivoría de *Croton pseudoniveus* es el realizado por Filip *et al.* (1995), en el cual se evaluó la variación de los niveles de



**Figura 3.** Características morfológicas de cinco especies de *Croton* de Malasia, representando su evolución morfológica reciente.

**Lámina 1.** *Crotones* malayos con flores ♀ con pétalos y hojas palmatinervadas. 1, *Croton goudotti* inflorescencia ♂; 2, envés con dos glándulas en la base del peciolo; 3, tricomas estrellados del envés x 20; 4, inflorescencia ♀ y frutos jóvenes; 5 y 6, flores ♂. *C. tsaratananae*: 7, inflorescencia con una hoja joven en la base; 8, envés.- Var. *glabra*; 9, parte inferior de una hoja; 10, dos de seis valvas de un fruto; 11, un tricoma estrellado x 10.

**Lámina 2.** *Crotones* malayos a) con pétalos en flores ♀; y con brácteas oblongas y nervadura penninervada: *C. bracteata* 7, rama terminal con inflorescencia axial con brácteas superiores bien diferenciadas; 8, racimo joven con grandes brácteas desarrolladas; b) Especies sin pétalos en flores ♀ y con hojas dispuestas por pares subopuestos en pares verticilados: *C. hovarum*: 1 rama terminal con inflorescencia; 2, inflorescencia y hojas juveniles; 3, rama terminal madura; 4, flor ♂; 5, fruto inmaduro; 6, semilla izquierda mostrando la pequeña carúncula; *C. ivohibeensis*: 9, ramificación joven con inflorescencia; 10, hoja adulta; 11, inflorescencia joven; 12, inflorescencia con frutos; 13, estilos divididos. Tomado de Léandri (1971).

herbivoría intra e interanualmente durante tres años consecutivos, en 16 especies arbóreas de la selva baja caducifolia de Chamela. En dicho estudio se compararon dos métodos para medir el daño instantáneo y continuo, encontrando que las mediciones discretas subestimaron la herbivoría calculada con las mediciones continuas, y mostrando gran variabilidad entre especies. Los autores establecieron de manera general que las mediciones discretas subestimaron en promedio por un factor de dos a las mediciones reales (continuas) siendo, al parecer, la causa principal de las subestimaciones, debido a que las hojas de algunas especies son consumidas totalmente y pasaron desapercibidas en las mediciones. Resultó evidente que la discrepancia tendió a ser mayor en las especies mayormente dañadas ( $r = 0.9$ ;  $P < 0.001$ ). *Croton pseudoniveus* fue una de las especies con alto nivel de daño, pero la diferencia entre ambos métodos de medición fue numéricamente marginal y estadísticamente no significativa ( $P > 0.05$ ). Es notable que en esta especie el promedio de las mediciones a largo plazo fue de 17%, claramente mayor al que comúnmente se ha calculado en selvas estacionales. Otro aspecto interesante establece que el daño se concentra al principio de la época lluviosa, coincidente con la mayor calidad nutricional del follaje en cuanto al contenido de N y H<sub>2</sub>O.

### El género *Croton*

*Croton* es un género extenso y diverso de la familia Euphorbiaceae, constituido aproximadamente por 800 especies con distribución principalmente tropical y subtropical (Webster 1992; Martínez 1988). En 1961, McVaugh estimó que en México existen aproximadamente 100 especies. En la sinopsis del género *Croton*,

planteada por Webster (1993), se menciona que está asociado filogenéticamente a la tribu *Crotoneae* con el género del viejo mundo *Fahrenheitia*. *Croton* difiere de ese género por tener flores estaminadas con filamentos inflexos (doblados abruptamente hacia adentro) en el botón, y flores pistiladas con pétalos usualmente reducidos. Asimismo, la mayoría de las especies de *Croton* presentan característicamente flores terminales en tirso (inflorescencias con un eje principal indefinido y ejes secundarios y últimos definidos) que tienen la mayoría de las flores pistiladas solitarias basales, y címulas (inflorescencias pequeñas definidas) distales de flores estaminadas (Leandri 1971; Fig. 4).

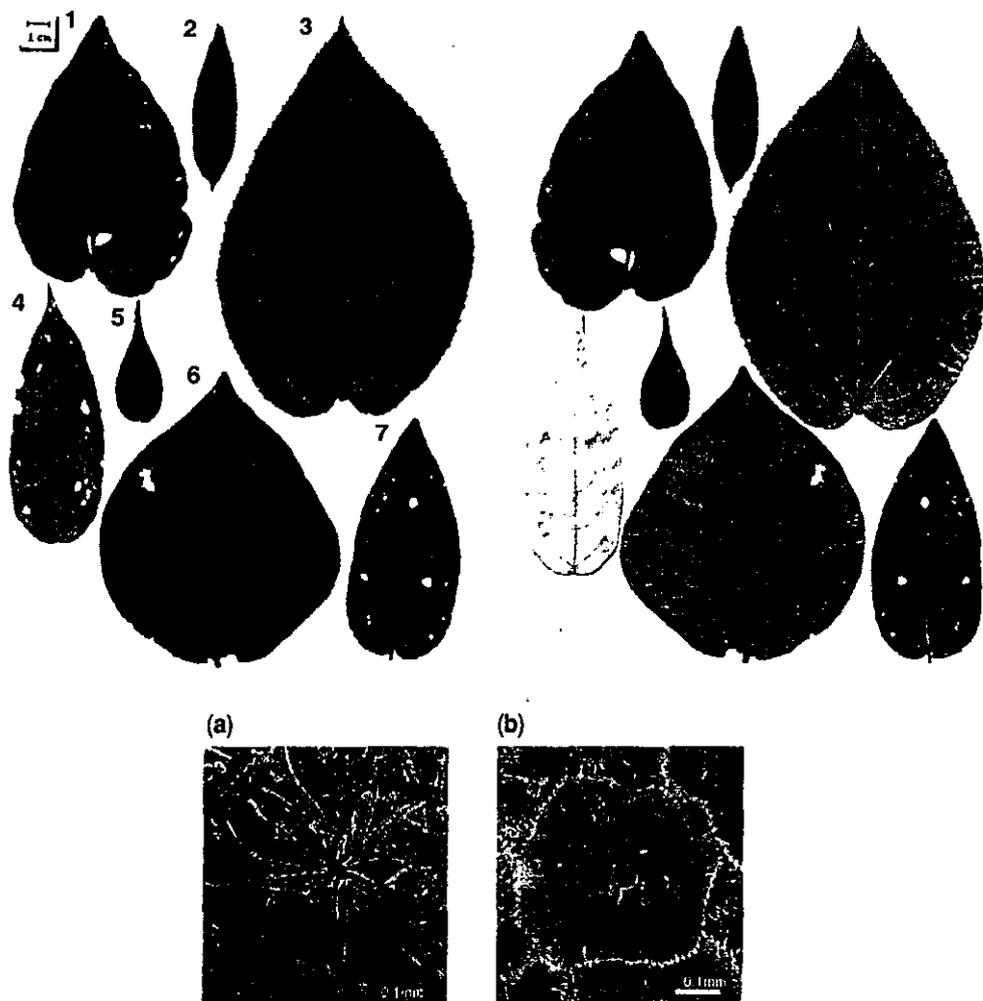
En la lista anotada de la flora vascular de la región de Chamela (Lott 1993), se han registrado catorce especies del género, de las cuales tres presentan forma de vida herbácea (*C. cupulifera*, *C. hirtus* y *C. lobatus*), y once perennes (*C. alamosanus*, *C. chamelensis*, *C. cf. conspurcatus*, *C. cf. culiacanensis*, *C. flavescens*, *C. pseudoniveus*, *C. septemnerivius*, *C. sphaerocarpus*, *C. suberosus*, *C. sp. nov.*, y *C. sp. 1*).

#### *Sitio de Estudio*

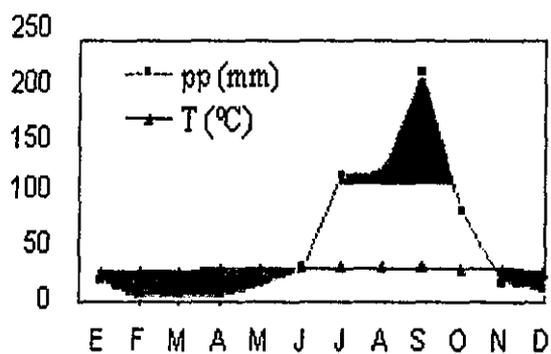
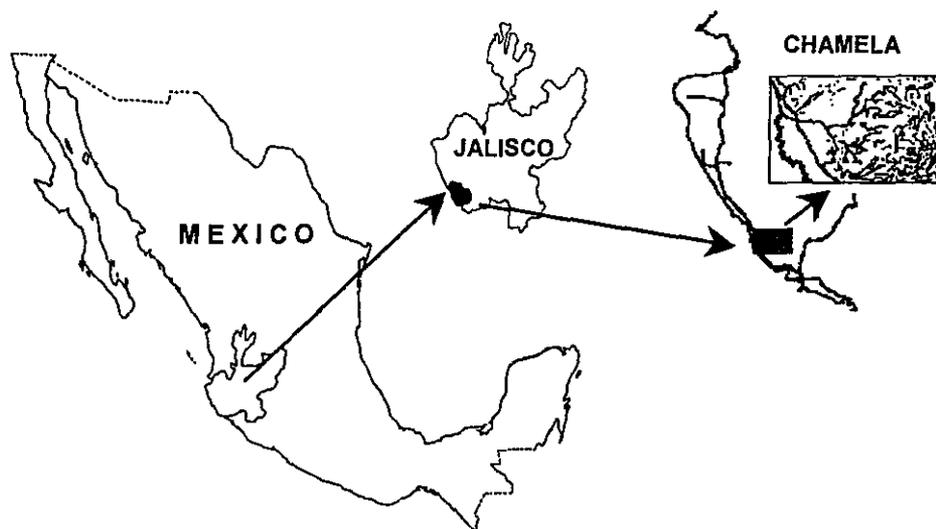
La Estación de Biología Chamela está ubicada en la costa suroeste del Estado de Jalisco, en el km 59 de la carretera federal 200 Barra de Navidad - Pto. Vallarta, a los 19° 30' N y 105° 03' W, con una superficie aproximada de 13, 594 ha (Fig. 5).

#### *Vegetación*

La vegetación de la zona es principalmente de dos tipos, i) Selva Baja Caducifolia (SBC), y ii) Selva Mediana Subperennifolia a Subcaducifolia (SMS) (*sensu*



**Figura 4.** Hojas de *Croton* vistas por la haz (izquierda) y por el envés (derecha). 1) *Croton pseudoniveus*, 2) *C. chamelensis*, 3) *C. alamosanus*, 4) *C. cf. culiacanensis*, 5) *C. sp.* 6) *C. suberosus*, 7) *C. sphaerocarpus*, y microfotografías de los tricomas distintivos de *Croton*, dendrítico (*C. suberosus*), (a) y lepidoto (*C. zambesicus*), (b). Tomado de Webster (1996).



**Figura 5.** Localización geográfica y climograma del sitio de estudio.

Miranda y Hernández X. 1963) equivalentes a un bosque tropical caducifolio (*sensu* Rzedowski 1978). La SBC es densa y se localiza en lomeríos con suelos someros. Frecuentemente presenta gran cantidad de plantas con tallo delgado. Algunas de las especies más comunes son: *Cordia alliodora*, *Croton pseudoniveus*, *Croton* sp. nov., *Lonchocarpus lanceolatus*, *Trichilia trifolia*, *Tohuinia parvidentata*, *Caesalpinia eryostachys*, *Amphyterigium adstringens* (Lott 1985). La SMS se establece a lo largo de los arroyos principales sobre suelos profundos, y las especies arbóreas más frecuentes son: *Thouinidium decandrum*, *Astronium graveolens*, *Brosimum alicastrum* y *Sideroxylon capiri*. La familia con mayor número de especies reportadas es la Leguminosae (155), destacando los géneros *Acacia*, *Lonchocarpus* y *Caesalpinia*; el segundo sitio lo ocupa la familia Euphorbiaceae con 91 especies representadas principalmente en los géneros *Acalypha*, *Croton* y *Euphorbia* (Lott 1993). Además, en esta familia se conoce el mayor número de especies endémicas.

### *Clima*

El clima de la región según la clasificación de Köppen (modificado por García 1973), corresponde al tipo Aw(x')i, que representa al más seco de los climas cálidos subhúmedos. Existe una marcada estacionalidad de las lluvias, que generalmente se inician a mediados de junio y, de julio a noviembre, aportan el 81% de la precipitación total anual. Durante siete años, la precipitación promedio anual fue de 733 mm, con un ámbito de 916-585 mm (Bullock 1986). La temperatura promedio más baja se da en enero con 20.6 °C y la mayor de 26.6 °C en el mes de agosto (Fig. 5).

## MÉTODOS

### *Medición de la Herbivoría*

El método discreto permite evaluar el nivel de daño en el follaje de manera inmediata y en un momento determinado de la producción foliar (Filip *et al.* 1995; Lowman 1984) y este fue el método adoptado. Se recolectó el follaje de dos ramas/individuo de veinte individuos de siete especies del género *Croton* (*C. alamosanus*, *C. culiacanensis*, *C. chamelensis*, *C. pseudoniveus*, *C. sp.*, *C. sphaerocarpus*, y *C. suberosus*), ubicados a los lados de las veredas Eje Central, Camino Antiguo, Chachalaca, Tejón y Búho, a mediados de octubre de 1993. En el laboratorio, las hojas se prensaron y secaron en una estufa a 60 °C durante 48 horas, posteriormente, manteniendo la identidad del individuo/rama/hoja/especie, se enumeraron y por números al azar, se eligieron 10 hojas por individuo = 200 hojas/especie. Cada hoja se midió en un medidor de área ( $\Delta T$  Area meter, Devices, Ltd. Cambridge, England), cubriendo la parte dañada con hojas que se ajustaran al tamaño para obtener el área total de la hoja, y sin cubrirla, se obtuvo el valor del área remanente. Para calcular la magnitud del daño en porcentaje (D) por planta, se utilizó la expresión siguiente:

$$D = ((AT-AR)/AT) \times 100$$

en donde: AT es el área total, AR es el área remanente, y D el porcentaje de daño (Williams 1991).

La resistencia de una planta al daño causado por un herbívoro se calculó del modo siguiente: 1 - daño relativo (entonces, resistencia + daño relativo = 1) de

acuerdo a estudios previos (Núñez-Farfán y Dirzo 1994). Para el análisis estadístico (N = 1400), el daño relativo se transformó al valor arcoseno de la raíz cuadrada (Sokal y Rohlf 1981). Se realizó un análisis de varianza anidado, para distinguir el nivel de variación inter e intraespecífica, con los valores transformados en arco seno del porcentaje de daño relativo (Sokal y Rohlf 1981), y se obtuvieron los porcentajes de varianza explicada de los factores especie e individuo/especie.

#### *Medición de la pubescencia*

El número de tricomas presentes en las hojas (haz y envés), se contó en 10 hojas de 20 individuos de c/u de siete especies (cf. Fig. 4), en el primer tercio de la hoja a partir de la base, y entre dos venas, procurando hacerlo lo más uniforme para todas las hojas de cada especie, en un solo campo para evitar que la variación de la distribución de los tricomas en la lámina foliar sesgara el conteo. Para estos datos se utilizó un microscopio Olympus BH-2, 10 aumentos, [área medida = 1.54 mm<sup>2</sup>].

#### *Filogenia y Método comparativo*

Las relaciones filogenéticas entre las especies se analizaron usando 23 características morfológicas de 12 especies del género con base en 3 o 4 ejemplares por especie del herbario de la Facultad de Ciencias analizados con la ayuda de Martha Martínez. Por separado se utilizaron tres caracteres continuos (resistencia, pubescencia haz y pubescencia envés) para hacer la autocorrelación filogenética (Tabla 1). Se estructuró una matriz de 23 caracteres morfológicos para ser procesados en el programa de análisis filogenético PAUP y construir el

árbol hipotético correspondiente (Tabla 2). Se "enraizó" el árbol hipotético, con el grupo externo *Farenheitia*, el cual está filogenéticamente más cercano a *Croton* ya que presenta todos los caracteres analizados en la categoría ancestral (Webster 1993).

**Tabla 1.** Caracteres morfológicos discretos (1-23) utilizados para generar el árbol filogenético hipotético y, continuos (24-26) empleados como vectores **y** para la autocorrelación filogenética de *Croton*. **0** ancestral, **1** derivado.

Característica	0	1
1 Forma de vida	Árbol, arbusto	Hierba, sufrutice
2 Sexo	Monoico	Dioico
3 Indumento	Pubescente	Lepidoto
4 Hoja	Entera	Lobulada
5 Base de la hoja	Acuminado, caudado	Agudo
6 Margen de la hoja	Entero, subentero	Serrulado, dentado
7 Apice de la hoja	Acuminado, caudado	Agudo
8 Glándulas	Ausentes	Presentes
9 Venación	Penninervadas	Palmatinervadas
10 Número de venas en la base	3 - 5	7
11 Tricomas foliares	Simple	Lepidotos
12 Receptáculo	Piloso	Glabro
13 Número de sépalos masculinos	2 - 3	5
14 Número de estambres	18 - 100	10 - 16
15 Filamento	Velloso	Glabro
16 Número de sépalos femeninos	2 - 3	5
17 Pétalos femeninos	Presentes	Ausentes
18 Margen pétalos femeninos	Entero	Lobulado
19 Ovario	Esférico	Oblongo
20 Carúncula	Ausente	Presente
21 Número de pétalos masculinos	8 - 13	5
22 Sépalos femeninos	Iguales	Desiguales o subiguales
23 Inflorescencia	Terminal	Axilar y terminal
24 Nivel de daño	Alto (9 - 16 % daño)	Bajo (1 - 8 % daño)
25 Pubescencia en la haz	Alta (22.6-45 tric./mm <sup>2</sup> )	Baja (1-22.5 tric./mm <sup>2</sup> )
26 Pubescencia en el envés	Alta (24.6-49 tric./mm <sup>2</sup> )	Baja (1-24.5 tric./mm <sup>2</sup> )

**Tabla 2.** Matriz de 23 caracteres morfológicos, utilizada para generar el árbol filogenético hipotético de 12 especies de *Croton*. El grupo externo es *Farenheitia*.

Especies	Características																						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
1 <i>C. alamosanus</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1
2 <i>C. chamelensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0
3 <i>C. conspurcatus</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0
4 <i>C. culiacanensis</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0
5 <i>C. cupulifera</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0
6 <i>C. flavescens</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0
7 <i>C. hirtus</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0
8 <i>C. lobatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0
9 <i>C. pseudoniveus</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1
10 <i>C. septemnervius</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1
11 <i>C. sphaerocarpus</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0
12 <i>C. suberosus</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0
13 <i>Farenheitia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

### Autocorrelación Filogenética

El método de autocorrelación filogenética divide la covarianza de un carácter fenotípico en dos componentes: i) el efecto filogenético (heredado por especies ancestrales), y ii) la fracción no filogenética del carácter (resultado de la evolución independiente). El objetivo de este tipo de estudios, ha sido remover dichos efectos filogenéticos, para observar las correlaciones entre las variables y la fracción de evolución independiente de un carácter. Así mismo, este método permite medir de forma cuantitativa el arrastre filogenético de los caracteres en términos de su valor adaptativo (Cheverud *et al.* 1985; Gittleman y Kot 1990; Miles y Dunham 1992; Edwards y Naeem 1993). El algoritmo de cómputo MRH03 (Cheverud y Dow 1985), fue utilizado para ejecutar el análisis de autocorrelación.

El modelo de autocorrelación filogenética utilizado en este estudio se realizó mediante la ecuación siguiente:

$$\mathbf{y} = \rho \mathbf{W}\mathbf{y} + \mathbf{e}$$

en donde  $\mathbf{y}$  es un vector que representa un carácter continuo de un grupo de especies,  $\rho$  es el coeficiente de autocorrelación filogenética,  $\mathbf{W}$  es la *matriz de conectividad filogenética*. El producto  $\rho \mathbf{W}\mathbf{y}$  representa un vector de la porción filogenética del cambio de los caracteres y  $\mathbf{e}$  resume el vector residual que no se debe a la filogenia. El vector  $\mathbf{y}$  representa los valores de caracteres (T), el vector  $\mathbf{W}\mathbf{y}$  estima el valor filogenético (F), y el vector residual  $\mathbf{e}$ , representa el valor específico (E). Para este análisis se utilizaron los valores de resistencia al daño por herbívoros en seis especies (*C. alamosanus*, *C. chamelensis*, *C. culiacanensis*, *C. sphaerocarpus*, *C. suberosus* y *C. pseudoniveus*), así como los valores promedio obtenidos de la pubescencia en la haz y el envés de la hoja, y se obtuvieron los valores filogenéticos y específicos por este método (Tabla 3) (Harvey y Pagel 1991).

**Tabla 3.** Matriz de conectividad  $W$  obtenida a partir de el número de nodos que separan entre sí a las especies del género *Croton* en el árbol de consenso estricto,  $y$  es el vector que contiene los valores promedio del daño (%). Matriz del producto  $\rho Wy$  que produce un valor de  $y$  para cada especie, y el vector  $e$ .

$$\begin{array}{c}
 \mathbf{y} \\
 \hline
 \begin{array}{|c|}
 \hline
 16.84 \\
 13.37 \\
 9.41 \\
 2.44 \\
 1.52 \\
 3.96 \\
 \hline
 \end{array}
 \end{array}
 =
 \begin{array}{c}
 \rho \\
 \hline
 0.02
 \end{array}
 \begin{array}{c}
 \mathbf{W} \\
 \hline
 \begin{array}{|c|c|c|c|c|c|}
 \hline
 0 & 2 & 4 & 3 & 2 & 3 \\
 2 & 0 & 5 & 4 & 3 & 4 \\
 4 & 5 & 0 & 2 & 3 & 4 \\
 3 & 4 & 2 & 0 & 2 & 3 \\
 2 & 3 & 3 & 2 & 0 & 2 \\
 3 & 4 & 4 & 3 & 2 & 0 \\
 \hline
 \end{array}
 \end{array}
 \begin{array}{c}
 \mathbf{y} \\
 \hline
 \begin{array}{|c|}
 \hline
 16.84 \\
 13.37 \\
 9.41 \\
 2.44 \\
 1.52 \\
 3.96 \\
 \hline
 \end{array}
 \end{array}
 +
 \begin{array}{c}
 \mathbf{e} \\
 \hline
 \begin{array}{|c|}
 \hline
 .6 \\
 1.28 \\
 -.58 \\
 -.53 \\
 -.27 \\
 -.58 \\
 \hline
 \end{array}
 \end{array}$$

$$\begin{array}{c}
 \mathbf{y} \\
 \hline
 \begin{array}{|c|}
 \hline
 16.84 \\
 13.37 \\
 9.41 \\
 2.44 \\
 1.52 \\
 3.96 \\
 \hline
 \end{array}
 \end{array}
 =
 \begin{array}{c}
 \rho \mathbf{W} \mathbf{y} \\
 \hline
 \begin{array}{|c|}
 \hline
 .86 \\
 -.34 \\
 .84 \\
 -.42 \\
 -.84 \\
 -.11 \\
 \hline
 \end{array}
 \end{array}
 +
 \begin{array}{c}
 \mathbf{e} \\
 \hline
 \begin{array}{|c|}
 \hline
 .6 \\
 1.28 \\
 -.58 \\
 -.53 \\
 -.27 \\
 -.58 \\
 \hline
 \end{array}
 \end{array}$$

## HIPOTESIS

Si la pubescencia es el carácter adaptativo presente en estas especies simpátricas, entonces los niveles de resistencia dependerán de la cantidad de pubescencia presente en las especies del género *Croton*.

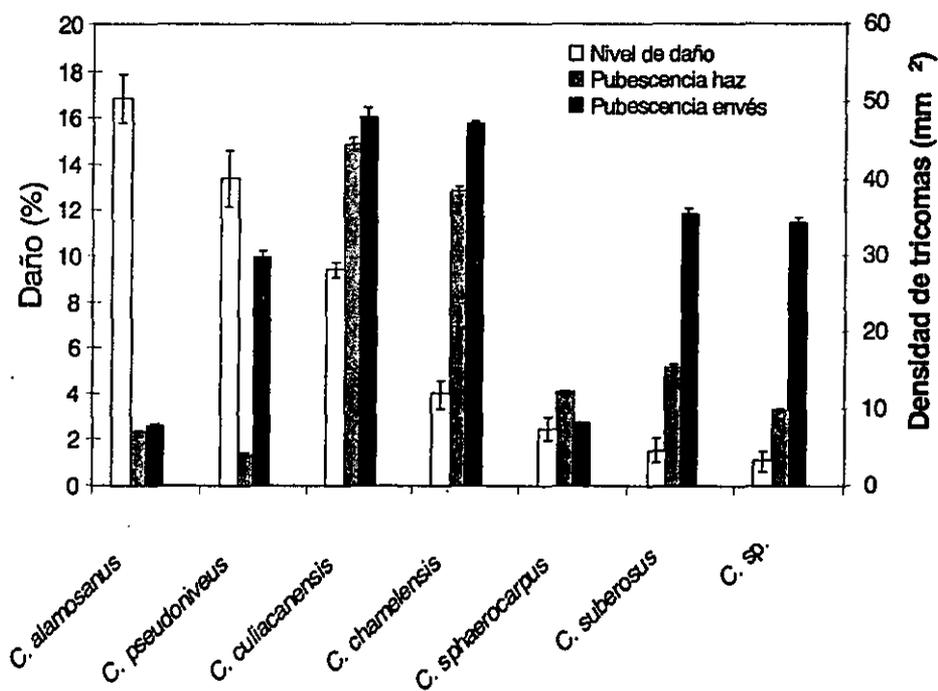
## RESULTADOS

### *Herbivoría y Resistencia*

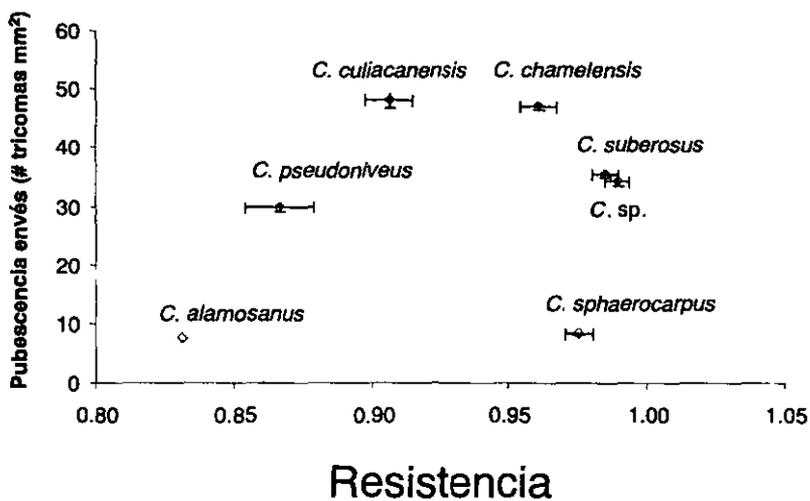
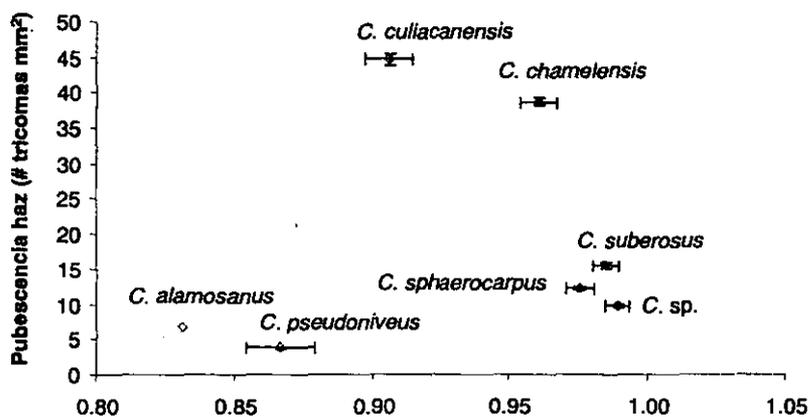
Se encontró variación intragenérica en el nivel de daño causado probablemente por insectos herbívoros, ya que las “huellas” encontradas en el follaje de las siete especies simpátricas del género *Croton*, son semejantes a las que producen los insectos con aparato bucal masticador (*i.e.* Lepidoptera Ortoptera y Coleoptera). El ámbito de la variación fue de 1.06 a 16.84% de *C. sp* y *C. alamosanus*, respectivamente (Tabla 4; Figs. 6 y 7). En segundo orden de importancia, *C. pseudoniveus* mostró el 13.37% de daño y *C. culiacanensis* es la especie medianamente dañada con 9.41%. También se pudo cuantificar que el resto de las especies tuvieron niveles de daño por abajo del 5%, y el promedio de daño en las siete especies fue 6.94% (*cf.* Tabla 4). El ANDEVA anidado individuo[especie] mostró diferencias significativas en el nivel de daño entre especies (Tabla 5) ( $F = 68.0244, P < 0.0001$ ). El 21% de la varianza es explicada por la especie, y le correspondió el 40% a los individuos y el 39% debido al error.

**Tabla 4.** Niveles de daño (%) y pubescencia en la haz y el envés (Núm. de tricomas mm<sup>2</sup>) en siete especies de *Croton*

Especie	Nivel de Daño (%)	Pubescencia haz	Pubescencia envés
<i>C. alamosanus</i>	16.84	6.81	7.79
<i>C. pseudoniveus</i>	13.37	3.81	29.86
<i>C. culiacanensis</i>	9.41	44.60	48.05
<i>C. chamelensis</i>	3.96	38.53	47.13
<i>C. sphaerocarpus</i>	2.44	12.14	8.19
<i>C. suberosus</i>	1.52	15.39	35.50
<i>C. sp</i>	1.06	9.72	34.21



**Figura 6.** Niveles promedio de daño (% daño  $\pm$  e.e.) y pubescencia en haz y envés (tricomas/mm<sup>2</sup>) a finales de la época húmeda en siete especies de *Croton* de Chamela Jal. ANDEVA anidado individuo[especie] ( $F = 68.0244$ ,  $P < 0.0001$ )



**Figura 7.** Niveles de resistencia y densidad de tricomas (mm<sup>-2</sup>) (a) haz y (b) envés de siete especies de *Croton*.

**Tabla 5.** Análisis de varianza anidado del daño foliar en siete especies de *Croton*.

Fuente de variación	GL	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Componentes de $\sigma^2$ (%)	F	P
Especie	6	23.7849	3.96415	21.1	68.0244	< 0.0001
Individuo	133	7.72848	0.058109	40.8	1.9134	< 0.0001
Error	1260	38.3804	0.030461	38.0		
Total	1399	69.8938		99.9		

El ANDEVA anidado de la pubescencia en la haz (Tabla 6), señaló diferencias significativas a nivel de la especie y el componente de varianza explicada fue del 87.1% y nada entre los individuos, y del 12.8% debido al error.

**Tabla 6.** Análisis de varianza anidado de la pubescencia en la haz en siete especies de *Croton*.

Fuente de variación	GL	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Componentes de $\sigma^2$ (%)	F	P
Especie	6	312404	52067.3	87.1	1550.3	0.0001
Individuo	133	4466.99	33.5864	--	0.8	0.8418
Error	1260	48495.6	38.4886	12.8		
Total	1399	365367		99.9		

Finalmente, el ANDEVA anidado de la pubescencia en el envés (Tabla 7), marcó diferencias significativas a nivel de la especie, y el componente de varianza explica el 28.6% atribuido a la especie, y contrasta que el 71% se atribuye el error, lo cual sugiere, que es debido a una gran variación ambiental.

**Tabla 7.** Análisis de varianza del nivel de pubescencia en el envés en siete especies de *Croton*.

Fuente de variación	GL	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Componentes de $\sigma^2$ (%)	F	P
Especie	6	327268	54544.7	28.61	461.51	0.0001
Individuo	133	15719.0	118.118	-	1.0832	0.2543
Error	1260	137479	109.110	71.38		
Total	1399	480466		99.9		

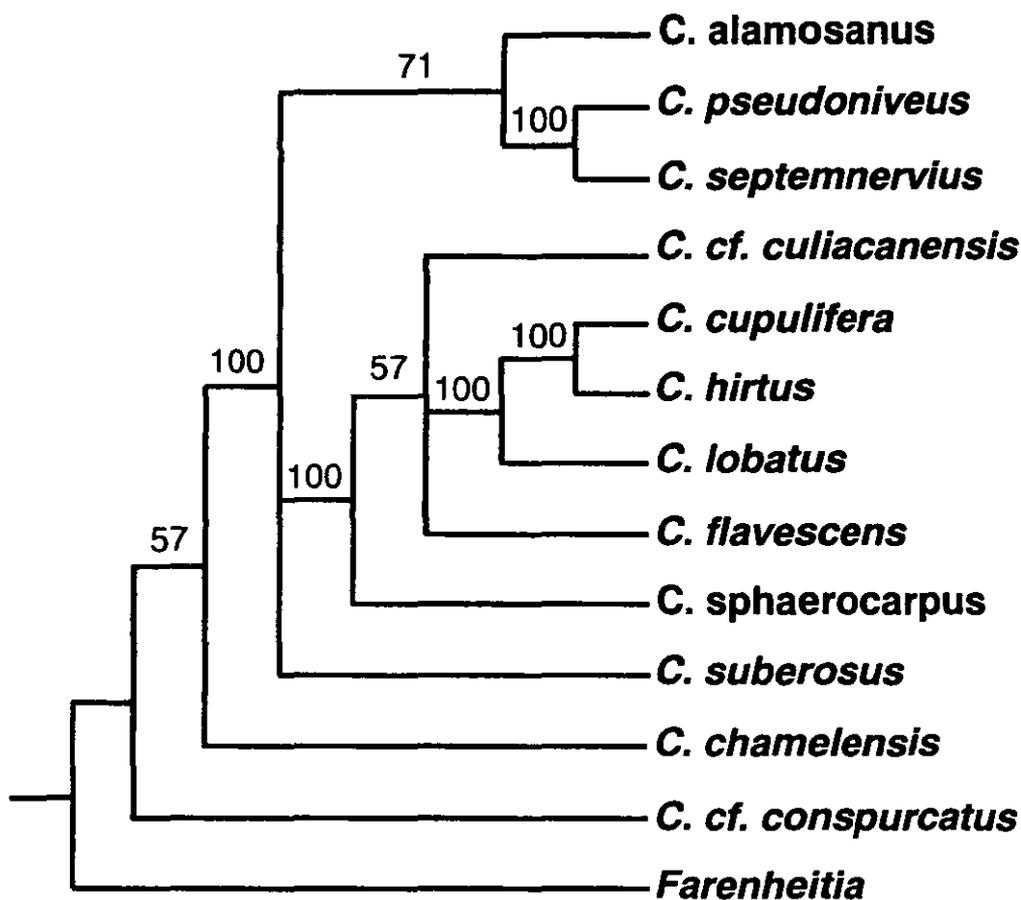
Los niveles de resistencia a los herbívoros y la pubescencia en la haz y en el envés (Figs. 6 y 7; Tabla 4), de las hojas de *C. alamosanus*, *C. pseudoniveus* y *C. culiacanensis* fueron menores que en el resto de las especies estudiadas; sin embargo, en *C. pseudoniveus* se registró que la pubescencia fue casi ocho veces mayor en el envés, comparativamente con la haz, y marcadamente contrastó con el resto de las especies. Sin embargo, *C. sp.* mostró el triple de pubescencia en el envés y *C. suberosus* mostró aproximadamente el doble. *C. culiacanensis* fue la especie con mayor pubescencia en la haz y envés ( $\bar{x}=45,48$  tricomas/mm<sup>2</sup>) de todas las especies, y tuvo el nivel de daño intermedio. Otro resultado contrastante fue que únicamente en *C. sphaerocarpus* la pubescencia fue ligeramente mayor en la haz (0.5) en proporción a los valores del envés.

No se encontró una correlación robusta entre el nivel de resistencia y la pubescencia. En todos los casos la proporción de la variación en la resistencia a nivel intraespecífico explicada por la pubescencia fue menor a 2% ( $P>0.2$ ).

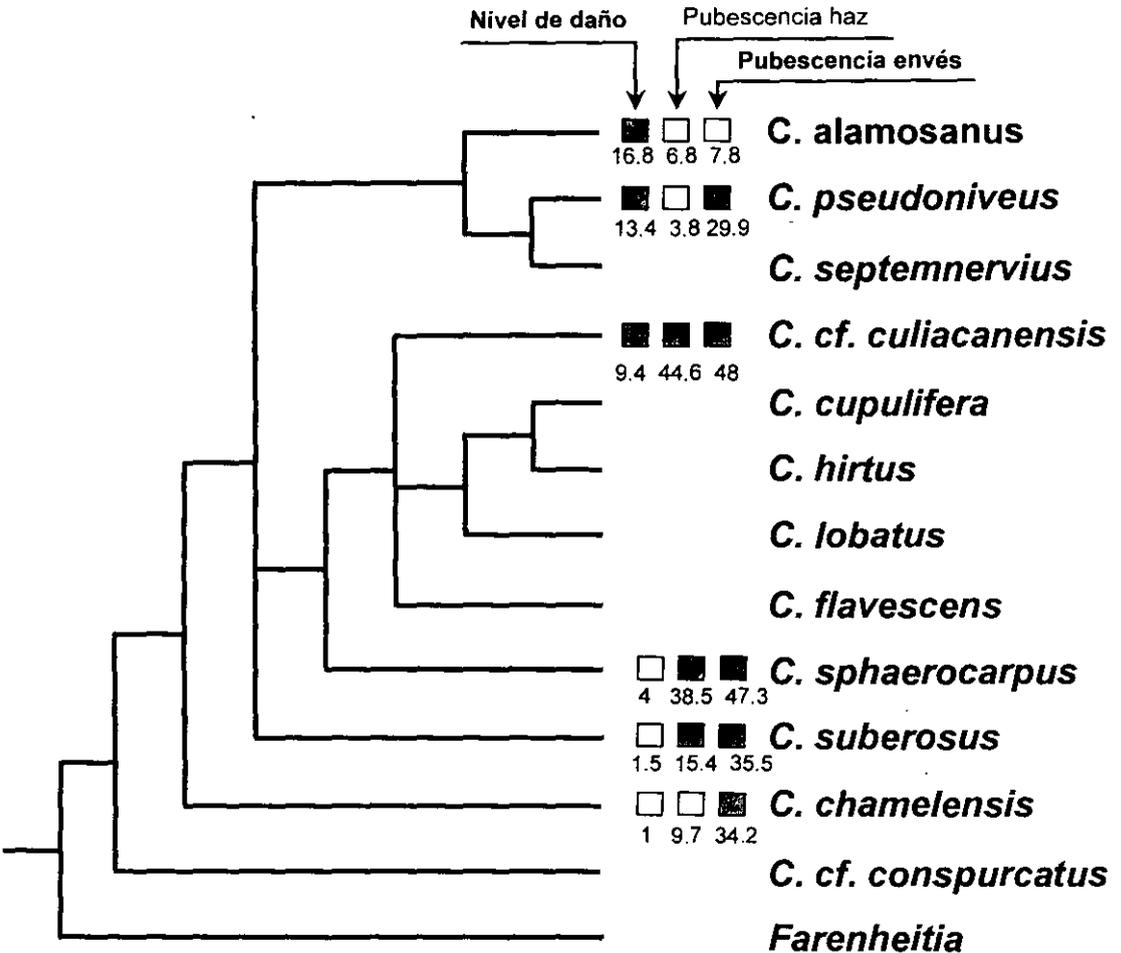
### *Filogenia y método comparativo*

Se obtuvo un árbol de consenso estricto de 120 árboles alternativos por medio del método de parsimonia con el programa PAUP (Fig. 8), con base a 23 caracteres morfológicos (Tablas 1 y 2), y el número mayor de pasos (substituciones) para establecer la topología fue de 100 y el índice de consistencia del árbol fue 0.53 lo cual indicó que el 53% de todos los caracteres soportan el árbol. Esto quiere decir que las especies quedaron agrupadas con base en caracteres tales como la forma de vida: *C. cupulifera*, *C. hirtus* y *C. lobatus* (herbáceas) en las cuales no se pudieron registrar sus niveles de resistencia, debido a que ya no contaban con follaje en el periodo de estudio. Otro carácter distintivo fue el indumento (recubrimiento de las hojas por tricomas o escamas), ya que las únicas especies con hojas glabras (*C. septemnerivius* y *C. pseudoniveus*) quedaron agrupadas como especies hermanas. Aparte se ubica por separado con 71 pasos (substituciones) a la única especie dioica *C. alamosanus*.

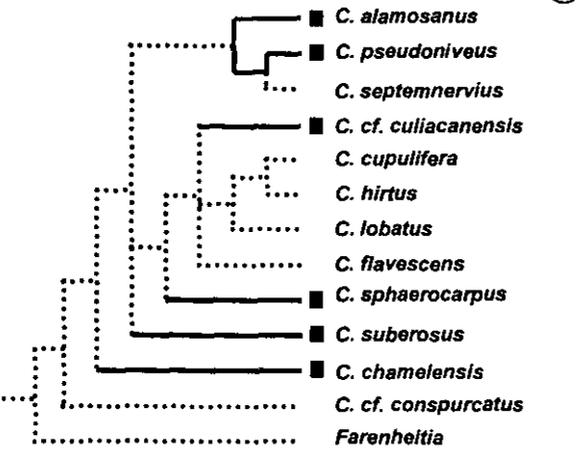
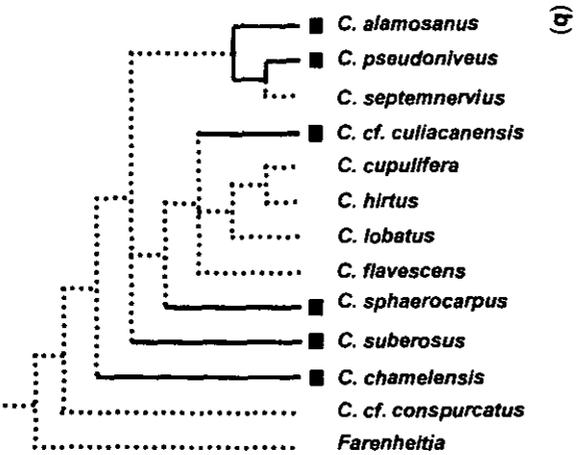
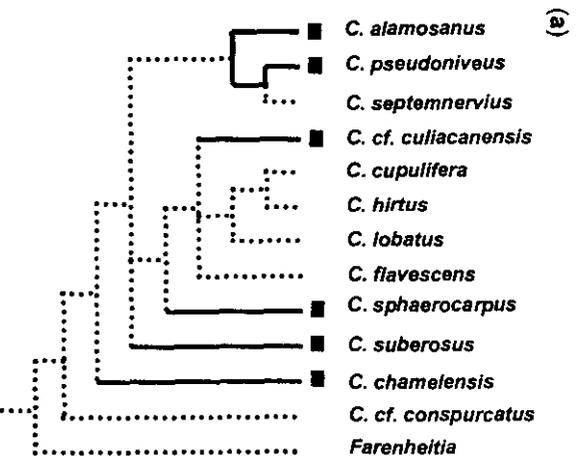
En el árbol hipotético fueron mapeados los tres caracteres continuos [niveles de daño y pubescencia en haz y envés (Fig. 10)], donde se muestra que las especies con mayor daño fueron *C. alamosanus*, *C. pseudoniveus* y *C. culiacanensis*. Aunque la pubescencia fue similar en ambas regiones de la hoja, en *C. alamosanus* y *C. culiacanensis*, contrastó con *C. pseudoniveus* debido a que mostró la mayor variación haz, envés [ $\bar{x} = 4,30$  tricomas/mm<sup>2</sup>] (Fig. 9). Un resultado interesante fue el obtenido para la especie *C. culiacanensis*, ya que tuvo un daño intermedio y además los niveles de pubescencia fueron los mayores de todas las especies estudiadas [ $\bar{x} = 45,48$  tricomas/mm<sup>2</sup>].



**Figura 8.** Arbol filogenético de consenso estricto hipotético para 12 especies del género *Croton* (Euphorbiaceae) obtenido a partir de 23 caracteres morfológicos, con el programa PAUP v. 3.0 (Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Swofford 1989) Índice de consistencia (IC) = 0.53. Los números indican el número de pasos (substituciones)



**Figura 9.** Niveles de daño y pubescencia en haz y envés y distribución de tres caracteres continuos del cladograma morfológico de *Croton*. El daño y el grado de pubescencia se separó además en  Alto y  Bajo.



**Figura 10.** Mapeo filogenético de los niveles de resistencia y de la pubescencia en la haz y el envés en seis especies de *Croton*. (a) nivel de resistencia, (b) pubescencia en la haz y (c) pubescencia en el envés ■ Alto    .. Bajo    ..... Equívoco.

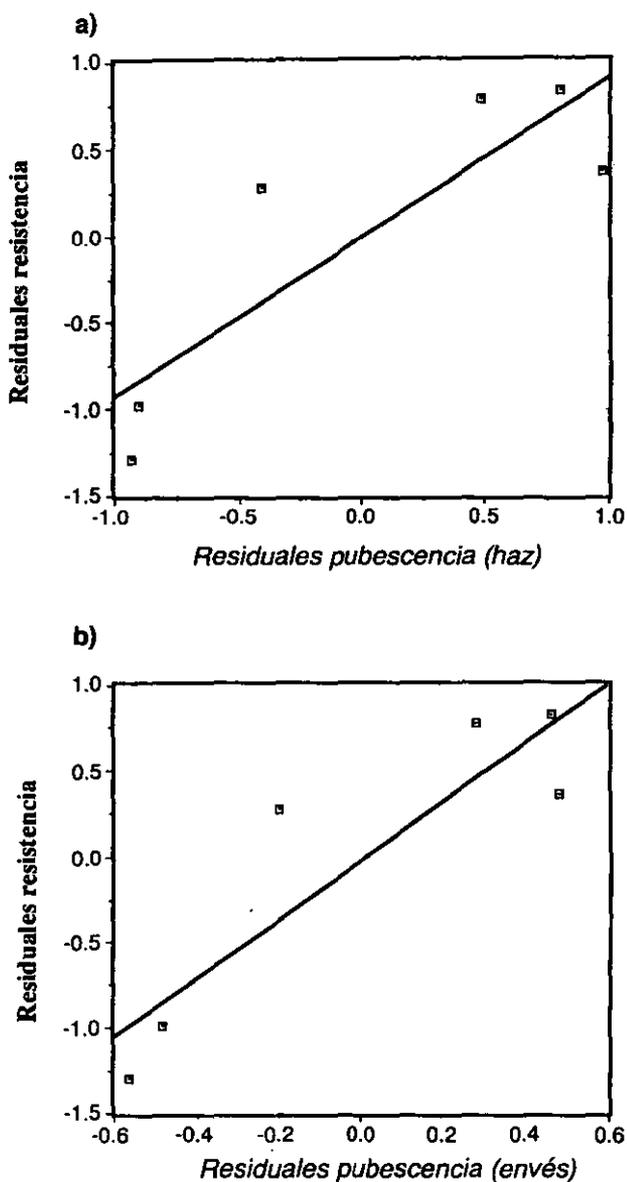
**Tabla 8.** Resultados del análisis de autocorrelación filogenética derivados de la matriz de conectividad **W**. Los valores son: coeficientes de autocorrelación filogenética ( $\rho$ ), error estándar (e.e.) y  $r^2$  de  $\rho$ , nivel de significancia **P**.

Carácter	$\rho$	e.e.	$r^2$	<b>P</b>
Resistencia	-0.64	0.27	0.47	
Pubescencia haz	-0.74	0.14	0.61	0.05
Pubescencia envés	-0.92	1.34	0.88	0.002

#### *Autocorrelación Filogenética*

Los resultados del análisis de autocorrelación filogenética derivados de la matriz de conectividad obtenida **W** (Tabla 3), mostraron valores de  $\rho$  generalmente negativos y grandes para los caracteres continuos [resistencia, pubescencia (haz y envés)] (Tabla 8), lo cual quiere decir que estos caracteres entre las especies estudiadas tienen valores diferentes. Si se hubieran obtenido valores cercanos a 0, indicaría que los caracteres no tienen asociación con la estructura del árbol filogenético. Valores altos y positivos indicarían que las especies en la filogenia, frecuentemente reflejan valores similares en los caracteres.

El grado en el cual la resistencia y la pubescencia se correlacionan después de que los efectos de la filogenia son removidos de los datos, se determina al calcular la correlación entre los valores residuales específicos para cada carácter (Fig. 11; Tabla 8). Los resultados de estos valores fluctuaron de -0.64 a -0.92. Correlaciones entre la resistencia y los caracteres continuos de la pubescencia, son significativos estadísticamente (Tabla 8). Eliminando los efectos filogenéticos,



**Figura 11.** Resultados de la autocorrelación filogenética de dos caracteres continuos (pubescencia) correlacionados con la resistencia. Los valores residuales de la resistencia están graficados contra:

- a) residuales de la pubescencia (haz) ( $y = 0.92x - 0.0032$ ,  $r^2 = 0.75$ ),  $P < 0.05$   
 b) residuales de la pubescencia (envés) ( $y = 1.73x + 0.004$ ,  $r^2 = 0.80$ )  $P < 0.002$ .

se encontró que los valores específicos (residuales) de la pubescencia y la resistencia se correlacionan positivamente (Fig. 11). Los coeficientes de autocorrelación fueron estadísticamente significativos (Tabla 8).

## DISCUSION

Los resultados del presente estudio son novedosos en el sentido de que, haciendo uso de la reconstrucción filogenética y el método comparativo, se ha intentado encontrar evidencia de que un carácter hipotéticamente defensivo contra los herbívoros (tricomas), constituye una adaptación con evolución independiente entre especies del género *Croton* en Chamela Jalisco. De hecho se encontró que el componente filogenético explica el 40% de la varianza en la distribución del rasgo entre especies cercanas. No obstante, también se encontraron relaciones estadísticas significativas entre los valores específicos (*i e.*, residuales) de la pubescencia y la resistencia a los herbívoros. Este patrón apoya la hipótesis de que los tricomas constituyen adaptaciones antiherbívoros.

El componente filogenético explica el 40% de la varianza en la distribución de los rasgos defensivos (*i e.*, tricomas) entre especies cercanas y esto indica que existe un efecto filogenético que explica los niveles de resistencia al daño entre las especies de *Croton*. No obstante, se encontró una relación significativa y positiva entre los valores específicos de la pubescencia y la resistencia a los herbívoros.

El algoritmo de autocorrelación de Cheverud y Dow (1985) produce un coeficiente de autocorrelación  $\rho$  que caracteriza el patrón de cambio en un solo

carácter a través de la filogenia. Estudios previos de autocorrelación interespecífica encontraron coeficientes mayores a cero. Por ejemplo, Cheverud *et al.* (1985) encontraron valores de  $\rho$  cercanos a 0.5 para la mayoría de los caracteres examinados en primates, y en otros estudios que evaluaron de tres a cuatro caracteres de historia de vida en reptiles iguánidos, se obtuvieron altos coeficientes cercanos a 0.7 (Miles y Dunham 1992). El estudio de Jordano (1995) encontró que la mayoría de los caracteres de los frutos carnosos de un grupo de angiospermas, tienen valores de  $\rho$  que variaron de 0.01 a 0.44. En el trabajo de Blumstein y Armitage (1997) realizado en un grupo de sciúridos, se encontró que los coeficientes fluctuaron de 0.21 a 0.67. En el trabajo realizado por Westneat (1995) se comparó la dieta y el tipo de alimentación correlacionada con los tamaños de los huesos bucales en peces de arrecife, encontrando coeficientes mayores de cero. Los coeficientes positivos de  $\rho$  mencionados anteriormente, indican que los clados relacionados tienden a presentar valores similares para un determinado carácter a través del árbol. Sin embargo, son relativamente escasos los estudios que reportan coeficientes negativos. Edwards y Kot (1995) estudiaron a un grupo de aves australianas, y encontraron correlaciones negativas entre el tamaño del grupo y los valores totales para el peso corporal y el tamaño de las alas. Asimismo, el trabajo de Cheverud y Dow (1985) reporta que la variación morfológica en macacos rhesus (*Macaca mulatta*) se correlaciona negativamente al incrementar la proximidad genealógica, debido también a que diferentes grupos sociales de una población pudieran divergir rápidamente entre ellos por haberse formado de manera reciente. Cabe mencionar otro trabajo comparativo de

conducta en hembras de un grupo de grillos (Carrière *et al.* 1997), en el cual se obtuvieron tanto coeficientes positivos en mediciones del tamaño de la cabeza y el órgano ovipositor, lo cual reflejó efectos filogenéticos substanciales de estos caracteres, como negativos en la estrategia de diapausa y el tipo de suelo, claramente no determinados por la filogenia. Es importante mencionar que en el presente estudio los valores de autocorrelación filogenética fueron negativos y alejados de 0, lo cual indicó que son los caracteres continuos de resistencia y pubescencia diferentes y claramente no estuvieron determinados por la filogenia.

Comparar coeficientes de autocorrelación y determinar el incremento de la covarianza del carácter debido a la filogenia y, evaluar las correlaciones “libres de filogenia”, han sido útiles en varios estudios (*e.g.* Miles y Dunham, 1992; Edwards y Naeem, 1993). Sin embargo, se ha argumentado que el método de autocorrelación filogenética está diseñado para quitar los efectos filogenéticos de un grupo de datos (Gittleman y Kot 1990). Si esto es cierto, entonces la autocorrelación debiera permitir sólo análisis limitados de asociación de caracteres por clado, porque la covarianza debida a la filogenia a un nivel del árbol puede interpretarse como adaptativo o no filogenético a otro nivel cladístico. De hecho, el componente filogenético de un carácter (covarianza) potencialmente es de gran utilidad. Investigando ambos componentes (covarianzas filogenéticas y residuales) en caracteres múltiples puede ser una forma productiva de determinar las asociaciones entre clados.

Los valores específicos de cada especie se interpretan como adaptaciones independientes, más aún si se correlaciona con otros caracteres involucrados en una adaptación particular.

### *Herbivoría y Resistencia*

La cantidad de herbivoría en la comunidad de la selva de Chamela (Filip *et al.* 1995), evaluados en un grupo de 22 especies, por medio de mediciones instantáneas (*i.e.* con base en un censo discreto, no a largo plazo) se encontró que el valor promedio de herbivoría en un grupo de 16 especies pertenecientes a 14 géneros y 11 familias, fue 6.73% en 1983, (ámbito 3.26 -11.9%) del área foliar dañada. Por otra parte, este análisis comparativo de siete especies del género *Croton* mostró un promedio de 6.94%, (ámbito 1.06 - 16.84%). Analizando el total de especies en forma colectiva de este trabajo y el de Filip *et al.* (1995), el número de especies que tuvieron niveles bajos de herbivoría (1-5% del área foliar dañada) corresponde al 32%, las de daño intermedio (5.01-10%) corresponde al 45%, y sólo el 23% de las especies presentan daño relativamente alto ( $\geq 10\%$  del área foliar dañada). De estas mediciones se infiere que la comunidad al parecer presenta una distribución cercanamente normal de niveles de daño recibidos, ya que: predominan las especies con daño intermedio y las especies de daño relativamente bajo y alto son menos frecuentes. Esta tendencia es consistente con los datos obtenidos en las selvas de Guanacaste, Costa Rica (Dirzo y Domínguez 1995, Janzen 1981). Sin embargo, es necesario resaltar que las mediciones puntuales, son útiles por la rapidez con que se pueden efectuar, pero subestiman generalmente los niveles de daño que se obtienen con base en mediciones a largo plazo. En el mismo estudio de Filip *et al.* compararon las mediciones discretas y a largo plazo en 12 especies y encontraron que en promedio las mediciones discretas subestiman los niveles reales de herbivoría por un factor de dos. No

obstante, la correlación entre ambos tipos de medición es significativa ( $r=0.95$   $P < 0.001$ ) y, los valores instantáneos son los más típicamente reportados en la mayoría de estudios de selvas tropicales (Coley y Barone 1996, Dirzo 1987). Estos estudios permiten confirmar que los valores promedio para la comunidad encontrados en Chamela, con mediciones instantáneas son similares a los encontrados en otras selvas húmedas (Dirzo 1987).

Por último, se ha encontrado variación consistente de los niveles de herbivoría a lo largo de la estación lluviosa. Específicamente, en diez especies analizadas, la tasa de herbivoría (% de área foliar dañada/día) al inicio de la estación es tres veces más alta que hacia finales del mismo período (Filip *et al.* 1995). La variación temporal mostró una relación muy baja con la variación en características importantes para la herbivoría en el follaje (contenido de agua, contenido de nitrógeno y pubescencia). Asimismo, este estudio no detectó una relación significativa entre la variación en la pubescencia y los niveles de herbivoría en siete especies de *Croton*. No obstante, no existe un estudio detallado de los metabolitos secundarios del follaje de las plantas de Chamela que permitan evaluar en qué medida la variación en tales atributos determina la variación temporal (así como interespecífica) en la herbivoría que se ha encontrado en las plantas de esta selva. Otro factor importante que se ha encontrado que determina la variación en los niveles de herbivoría es la abundancia de enemigos naturales de los insectos fitófagos (Coley y Barone 1996). En la selva de Chamela aún no se reportan estudios detallados que permitan evaluar el papel de los enemigos naturales sobre los patrones de herbivoría, sin embargo, algunos datos preliminares (R. Martínez, datos no publicados) sugieren que la abundancia de enemigos naturales se

incrementa a lo largo de la estación lluviosa. El análisis de la importancia de los metabolitos secundarios y de los enemigos naturales a la planta, constituye un aspecto que merece ser estudiado en el futuro.

### LITERATURA CITADA

- Blumstein, D. T., and Armitage, K. B. 1997. Life history consequences of social complexity: a comparative study of ground-dwelling sciurids. *Behavioral Ecology* **9**: 8-19
- Brooks, D. R. y McLennan D. A. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior. A Research Program in Comparative Biology*. Univ. of Chicago Press
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela Jalisco and Trends in the South Coastal Region of Mexico. *Arc. Met. Geoph. Brod. Ser. B.* **36**:297-316
- Carrière, Y., Masaki, S. and Roff, D. A. 1997. The coadaptation of female morphology and offspring size: a comparative analysis in crickets. *Oecologia* **110**: 197-204
- Cheverud, J. M., M. M. Dow, and W. Leutenegger. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* **39**:1335-51
- Cheverud, J. M., and M. M. Dow. 1985. An autocorrelation analysis of genetic variation due to lineal fission in social groups of rhesus monkeys. *Am. Jour. Phys. Anth.* **67**: 113-121
- Coddington, J. A. 1988. Cladistics test of adaptational hypotheses. *Cladistics* **4**:3-22
- Coley, P. D. & J. A. Barone 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics.* **27**:305-335
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific, Oxford
- Darwin, C. R. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. John Murray

- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. In: *Perspectives on plant population ecology*. In Dirzo, R. & Sarukhán, J. (Eds.). Sinauer Assoc. Pub., Sunderland. pp. 141-165
- \_\_\_\_\_. 1987. "Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en Los Tuxtlas, Ver." *Revista de Biología Tropical* 36: 119-132
- \_\_\_\_\_. y Domínguez, C.A. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. In: *Seasonally dry tropical Forests*. S.H. Bullock, E. Medina y H.A. Mooney (eds.). Cambridge University Press. pp. 304-325
- Domínguez, C. A., R. Dirzo, and S. H. Bullock. 1989 On the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae). *Oikos* 56:109-114
- \_\_\_\_\_. y Bullock, S. H. 1989. La reproducción de *Croton suberosus* (Euphorbiaceae) en luz y sombra. *Revista de Biología Tropical* 37:1-10
- Edwards, S. V., and S. Naeem. 1993. The phylogenetic component of cooperative breeding in perching birds. *Amer. Nat.* 141:754-789
- \_\_\_\_\_. and Kot, M. 1995. Comparative methods at the species level: geographic variation in morphology and group size in grey-crowned babblers (*Pmatostomus temporalis*). *Evolution* 49: 1134-1146
- Eggleton P, and Vane-Wright R. I. 1994. *Some principles of phylogenetics and their implications for comparative biology*. In: Eggleton P, and Vane-Wright R. I. *Phylogenetics and Ecology*. Academic Press. London 345-366
- Eguiarte, L. E. 1995. Hutchinson (Agavales) vs. Huber y Dhlgren (Aspargales): análisis moleculares sobre la filogenia y evoilución de la familia Agavaceae sensu Hutchinson dentro de las monocotiledóneas. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 56:45-56
- Eguiarte, L. E., Souza, V., Núñez-Farfán, J., y Hernández-Baños B. 1997. El análisis filogenético: métodos, problemas y perspectivas. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 60:169-181
- Ehrlich, P. R., and P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18:586-608
- Eldredge, N. and J. Cracraft. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia Univ. Press. New York
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Amer. Nat.* 125:1-15

- Feeny, P. P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Rec. Adv. in Phytochem.* **10**:1-40
- Filip, V., R. Dirzo, J.M. Maass, and J. Sarukhán,. 1995. Within-and Among-year Variation in the Levels of Herbivory on the Foliage of Trees from a Mexican Tropical Deciduous Forest. *Biotropica* **27**:78-86
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM México
- Gittleman, J. L., and M. Kot. 1990. Adaptation: Statistics and a null model for estimating phylogenetic effects. *Syst. Zool.* **39**:227-241
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press. 501 pp
- Gould, S. J. and E. S. Vrba. 1982. Exaptation-A missing term in the science of form. *Paleobiology* **8**: 4-15
- Gould, S. J. 1992. Heterochrony. Pp. 158-165. in: *Keywords in evolutionary biology*. E. F. Keller and E. A. Lloyd eds. Harvard University Press
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*, 2 vols. Georg Reimer, Berlin 574 pp., 462 pp
- \_\_\_\_\_ 1899. *Die Welträtsel* (E. Strauss, Bonn), 473 pp
- Harvey, P. H., and M. D. Pagel. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Univ. Illinois Press, Urbana
- Hull, D. L. 1988. *Science as a process*. University of Chicago press, Chicago
- Janzen D. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* **13**:271-82
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *Am Nat.* **145**: 163-191
- Léandri, J. 1971. Évolution morphologique récente des *Croton* Malgaches. *Adansonia* **11**:41-46
- Losos, J. B., 1990. A phylogenetic analysis of character displacement in caribbean *Anolis* lizards. *Evolution* **44**:558-569

- Lott, E. 1985. Listados florísticos de México III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología UNAM México
- Lott, E. 1993. Annotated Checklist of the vascular flora of the chamela region, Jalisco, México. *Occ. Pap. Calif. Acad. of Sci.* **148**:1-60
- Lowman, M. D. 1984. An assessment of techniques for measuring herbivory: is rainforest defoliation more intense than we thought? *Biotropica* **16**: 264-268
- Maddison, W. P. 1990. A method for testing the correlated evolution of two binary characters: Are gains and losses concentrated on certain branches of a phylogenetic tree? *Evolution* **44**:539-557
- Marquis, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* **226**:537-539
- Marquis, R. 1992. Selective impact of herbivores. Pp. 301-325 in R. S. Fritz and E. L. Simms, eds. *Plant resistance to herbivores. Ecology, evolution, and genetics*. University of Chicago Press, Chicago
- Martínez, M. J. 1988. Contribución al conocimiento del género *Croton* (Euphorbiaceae) en el estado de Guerrero. Tesis Licenciatura Facultad de Ciencias UNAM
- Miles, D. B. and A. E. Dunham. 1992. Comparative analyses of phylogenetic effects in the life-history patterns of iguanid reptiles. *Amer. Nat.* **139**:848-869
- Miles, D. B. and A. E. Dunham. 1993. Historical Perspectives in Ecology and Evolutionary Biology: The use of Phylogenetic Comparative Analyses. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **24**: 587-619
- Miranda, F., y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Mex.* **28**: 29-179
- Morales, E. 1993. *Filogenia e historias de vida en plantas*. En: Núñez-Farfán, J y Cordero, C. 1993. *Tópicos de Biología Evolutiva*. Centro de Ecología UNAM 61-82
- Núñez-Farfán, J. 1991. Biología evolutiva de *Datura stramonium* L., en el Centro de México: selección natural de la resistencia a los herbívoros, sistema de cruzamiento y variación genética intra e interpoblacional. Tesis Doctoral. Centro de Ecología. UNAM
- Núñez-Farfán, J. and R. Dirzo. 1994. Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in central México: Natural selection for resistance to herbivorous insects. *Evolution* **48**:423-436

- Pagel, M. D., and P. H. Harvey. 1988. Recent developments in the analysis of comparative data. *Q. Rev. Biol.* **63**:413-440
- Rhoades, D. F., and R. G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Rec. Adv. in Phytochem.* **10**:168-213
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México
- Sneath, P. H. A. and Sokal, R. 1973. *Numerical Taxonomy*. W.H. Freeman, San Francisco
- Stearns, S. C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *Amer. Nat.* **123**:56-72
- Sober, E. 1988. *Reconstructing the past*. The MIT Press. Cambridge
- Sokal, R., and Michener, C. D. 1958. A statistical method for evaluation systematic relationships. *University of Kansas Scientific Bulletin* **28**: 1409-1438
- Sokal, R., and F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*, 2<sup>nd</sup> Ed. W. H. Freeman, New York
- Webster, G. L. 1992. Realignment in American *Croton* (*Euphorbiaceae*). *Novon* **2**:269-273
- \_\_\_\_\_ 1993. A provisional synopsis of the section of the genus *Croton* (*Euphorbiaceae*). *Taxon* **42**:793-823
- Webster, G. L., Del-Arco-Aguilar, M. J., and Smith, B. A. 1996. Systematic distribution of foliar trichome types in *Croton* (*Euphorbiaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society* **121**: 41-57
- Westneat, M. W. 1995. Feeding, function, and phylogeny: Analysis of historical biomechanics in labrid fishes using comparative methods. *Syst Biol.* **44**:361-383
- Williams, M. R., and Y. Abbott. 1991. Quantifying average defoliation using leaf-level measurements. *Ecology* **72**:1510-1511

### Aclaración

El presente trabajo debería llamarse ¡Perdón!

“Filogenia y herbivorismo en *Croton* de Chamela Jal. México”