

ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

El tamaño sí importa: los frutos grandes de *Juniperus deppeana* Steud. (sabino) son más susceptibles a depredación por insectos

**Size matters: the *Juniperus deppeana* Steud. (sabino)
big fruits are more sensitive to insect depredation**

Armando J. Martínez^{1,*}, Pilar Sainos¹, Ernesto Lezama Delgado¹
y Guillermo Angeles-Álvarez²

RESUMEN

El siguiente trabajo documenta la relación entre el tamaño de los frutos (gálbulos) de *Juniperus deppeana* Steud. y el daño ocasionado por insectos depredadores de semillas en un fragmento de bosque de sabinos, característico del estado de Tlaxcala, México. En el estudio se seleccionaron árboles femeninos del sabino para cuantificar la maduración de los gálbulos y se clasificó la disponibilidad de éstos en tres categorías de tamaño: pequeños (5 a 9 mm), medianos (10 a 12 mm) y grandes (13 a 15 mm), cuantificando al mismo tiempo el número y la densidad de gálbulos intactos y aquellos que habían sido dañados por insectos, comparaciones que se realizaron durante cinco muestreos. La producción de gálbulos en *J. deppeana* fue continua durante las cinco fechas de colecta. Entre 21 a 46 de los individuos presentaron frutos en 50-70% del árbol (por estimación visual). También, las categorías de 5 a 30% de abundancia de gálbulos en las copas la presentaron entre 19 a 31 de los individuos femeninos de sabinos durante las cinco fechas de cuantificaciones porcentuales. Los sabinos hembras produjeron frutos continuamente de agosto de 2004 a agosto de 2005. Aunque hubo siempre una amplia disponibilidad de gálbulos grandes, pequeños y medianos, fueron los de mayor tamaño los más dañados por insectos, ya que hasta 30% de los frutos grandes presentaban orificios de salida de insectos depredadores de semillas.

PALABRAS CLAVE:
Biología reproductiva, gálbulos, insectos semillívoros, *Juniperus deppeana*, sabino.

ABSTRACT

The relationship between fruit size of *Juniperus deppeana* and damage caused by seed predator insects, in a forest fragment of *Juniperus deppeana* (sabino), typical of the state of Tlaxcala, Mexico was analyzed. Female trees were selected to quantify fruit maturation. Their availability were classified into three categories: small (5 to 9 mm), medium (10-12 mm), and large (13 to 15 mm). At the same time, the amount and density of intact fruits and those presenting insect damage were quantified on five different samplings. Between 21-46 of the individuals presented fruits in 50 to 70% of the tree (by visual estimation). Also, categories of 5 to 30% of galbule abundance in the crowns were presented in 19 to 31 of the female individuals during the five different dates when the per cent quantifications were made. Female individuals produced fruits continuously from august 2004 to august 2005. Although there was always a wide availability of large, medium, and small fruits, the first ones

¹ Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana. Dr. Luis Castelazo s/n, Col. Industrial Ánimas, Km. 3.5 Carretera Federal Xalapa-Veracruz. Apartado Postal 320, Xalapa 91190 Veracruz, México.

² Instituto de Ecología, A.C. Departamento de Recursos Forestales, Km. 2.5 Antigua Carretera a Coatepec 351, Xalapa 91070 Veracruz, México.

* Autor por correspondencia. E-mail: armartinez@uv.mx

were the most damaged, since up to 30% of the fruits in that category presented exit holes caused by seed-predator insects.

KEY WORDS:

Reproductive biology, fruit productivity, seed-predator insects, *Juniperus deppeana*, sabino.

INTRODUCCIÓN

Los frutos son una fuente importante de alimento en diversos ambientes, para distintos grupos de animales. Entre los consumidores de frutos más evidentes se encuentran los que se alimentan del mesocarpo y son los que en su mayoría dispersan las semillas (Willson, 1992), pero en esta interacción también podrían estar actuando insectos depredadores (Janzen 1969, 1971a). Es así como muchas de las interacciones antagonistas, como la de los insectos hacia los frutos, tienen un fuerte impacto sobre el desarrollo de estos últimos (Herrera, 1982; Janzen, 1977) y sobre la dispersión de semillas. Procesos que han sido objeto de amplio interés ecológico porque pueden reducir la progenie de distintas especies vegetales (Sallabanks y Courtney, 1992). En este sentido, algunas poblaciones de insectos pueden llegar a tener un gran impacto como depredadores de la pulpa y semillas de los frutos, lo cual repercute en el desarrollo de interacciones mutualistas fruto-dispersor, debido a que un fruto, cuando está dañado, es menos atractivo para los vertebrados frugívoros (Mazur y Courtney, 1984; Sallabanks y Courtney, 1992; Valburg, 1992ab).

En este contexto, el nivel de la intensidad del daño en los frutos y el consumo de semillas predispersión están definidos como una interacción antagonista que tiene amplia importancia en los parámetros poblacionales, ya que reduce el reclutamiento de nuevos individuos

(Jordano *et al.*, 2004). Estos dos sistemas de interacción tienen un fuerte vínculo dentro del marco reproductivo de la planta. Es así como el efecto del balance entre el consumidor de frutos y semillas vs. la labor de los dispersores, es el resultado de una evidente dualidad que presentan los frutos como fuente de alimento para distintos taxa con papeles funcionales distintos. Además, evolutivamente, el fruto de las plantas es el punto de reunión de las presiones selectivas por parte de parásitos y dispersores, por lo que sus rasgos y características como estructura alimenticia representan costos y beneficios directos al sistema reproductivo de la planta (Herrera 1984, 1986).

El sabino es un claro ejemplo de planta del grupo de las gimnospermas que produce gábulos, los cuales funcionalmente se despliegan sobre las copas de las plantas como frutos carnosos, homologando a las angiospermas. Los frutos de algunas especies de *Juniperus* europeas y del sur de los Estados Unidos de América son consumidos por aves y mamíferos frugívoros (Livingston, 1972; Schupp *et al.*, 1997) aunque también son consumidos por insectos que dañan la pulpa o semillas antes de su dispersión (Traveset y Sans, 1994; García, 1998; Guido y Roques, 1996). Por ejemplo, en *J. communis* la tasa de daño causado a sus semillas por depredadores como *Megastigmus bipunctatus*, no se relacionó con características del fruto; en cambio, el mayor daño a los frutos causado por *Carulaspis juniperi*, se relacionó con gábulos pequeños, de peso ligero y baja proporción de pulpa:semillas (García, 1998).

El sabino es una especie dioica que ocupa el segundo lugar en distribución en México, pues habita desde ambientes templados hasta semiáridos (Martínez, 1963). El estado de Tlaxcala tiene una extensión aproximada de 16288 hectáreas de superficie forestal de bosques de *J.*

deppeana (SEMARNAP-UACH, 1999; CONAFORA, 2003). A pesar de esto, existe muy poca información acerca de los aspectos biológicos y ecológicos de esta especie (Reyes, 2003). Por lo tanto, los gálbulos frescos de *Juniperus* representan un sistema de estudio idóneo para escudriñar algunos aspectos básicos sobre interacción ecológica planta-insecto y para investigar el efecto del impacto de los insectos consumidores de semillas en relación al tamaño de los gálbulos.

Existen algunas investigaciones en donde se menciona el efecto de los insectos sobre distintas estructuras del sabino, entre los que están el estudio de Vázquez-Yanes *et al.* (2002), quienes señalan que *J. deppeana* es resistente al ataque por termitas. En cambio Cibrián *et al.* (1995), registraron que *Frankliniella molesta* (Thripidae) daña los estróbilos tanto masculino como femenino. Salazar-Figueroa (2001), determinó recientemente que las larvas de un insecto de la familia Gelechiidae destruyen hasta un 50% de los conos de los sabinos.

OBJETIVO

Examinar la producción de gálbulos de *J. deppeana* durante un período anual, además de evaluar la relación entre categorías de tamaño y la cantidad de frutos intactos y dañados por insectos consumidores de semillas en una población de sabinos del estado de Tlaxcala.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de la especie

El género *Juniperus* se ubica dentro de la familia Cupressaceae. Son árboles perennes con hojas escuamiformes opuestas o verticiladas. Están reportadas aproximadamente 50 especies para América, Asia, Europa y África (Farjon *et*

al., 1993). *J. deppeana* es una especie dioica y su fruto es una gálbula de color rojizo-canela hasta rojizo-moreno con un diámetro de 8 a 15 mm, el cual no se abre aunque llegue a la madurez. Es posible que exista variación en el tamaño de los frutos entre poblaciones. Estas estructuras están colocadas sobre pedúnculos cortos, escamosos, macrocápicos, polispermos (Martínez, 1948). Tienen sabor agridulce y son de color violáceo o rojizo, con una capa de cera. El mesocarpio es fibroso y fuertemente adherido a las semillas, las cuales varían de una a cuatro por gálbula. Las hembras de los insectos consumidores de semillas ponen generalmente un huevo por semilla, después pupan las larvas y los adultos emergen abandonando los frutos a través de un agujero de salida típicamente circular, al igual que en otras especies de *Juniperus* (García, 1998; Vikberg, 1966). Las semillas son dispersadas por algunos mamíferos (Lezama, 2007) y supuestamente pasan por el tracto digestivo de esos mamíferos sin sufrir daño aparente (Sainos, 2007). El sabino florece de febrero a marzo (Vázquez-Yanes *et al.*, 2002) sus gálbulos maduran entre agosto y octubre del segundo año de desarrollo (Salazar-Figueroa, 2001) y una vez maduros, los gálbulos ya no aumentan de tamaño. En México hay registradas 14 especies de *Juniperus* (Oldfield *et al.*, 1998; Rzedowski, 1986), distribuidas en una amplia extensión territorial (Farjon *et al.*, 1993; Zanoni y Adams, 1979; Rzedowski, 1986) y donde *J. deppeana* destaca, puesto que crece en Durango, Chihuahua, Jalisco, Zacatecas, Veracruz, Hidalgo, Puebla y Tlaxcala, formando el bosque escuamifolio. Varía desde pequeños matorrales hasta rodales de 15 m de altura, establecidos en suelos pobres y calizos. Los bosques de sabinos en Tlaxcala son sistemas vegetales fuertemente perturbados y que han sido desplazados por la agricultura y plantíos de *Eucalyptus globulus*. Es común encon-

trar a *J. deppeana* asociada con especies vegetales del matorral xerófilo, bosques de encino y especies no nativas (INEGI, 1998; Ortega, 2000).

Área de estudio

El área de estudio fue la zona boscosa anexa a la Facultad de Biología de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, la cual se ubica a 19°19'76" de latitud norte y 98°16'76" de longitud oeste, a una altitud de 2300 m. El clima es templado subhúmedo con un régimen de lluvias de mayo a septiembre, donde la precipitación promedio anual es de 500 a 700 mm y con una incidencia máxima de lluvia entre junio y agosto, la cual está acompañada de fuertes ráfagas de viento. El periodo más seco corresponde a los meses de diciembre y enero, con un valor promedio de 7 mm de lluvia. El período más caluroso es de marzo a mayo y el más frío es de diciembre a enero, con una temperatura de 11 a 12°C. La temperatura promedio mínima anual registrada es de 6,1°C y la máxima de 24,6°C, en tanto que la temperatura anual promedio es de 13°C (SPP, 1987). Los bosques de sabinos en Tlaxcala son sistemas vegetales fuertemente perturbados y han sido desplazados por la agricultura y plantíos de *Eucalyptus globulus*. Es común encontrar a *J. deppeana* asociada a especies vegetales del matorral xerófilo, bosques de encino y especies no nativas (INEGI, 1998; Ortega, 2000).

Distribución y tamaño de los sabinos

En una hectárea se ubicaron, mediante coordenadas cartesianas (x, y), todos los árboles de sabino a los cuales se les midió la altura, diámetro basal y cobertura de la copa. Esta última variable fue estimada utilizando la longitud del eje mayor y menor de la proyección de la copa, utilizando la fórmula de la elipse ($C = 0.25$

$p.DM^* dm$). Los datos fueron analizados utilizando sólo los árboles seleccionados al azar para el seguimiento del estudio de producción de frutos mediante regresiones lineales (Zar, 1999), para comparar las relaciones de tamaño entre pares de variables de respuesta (diámetro basal vs. altura, por ejemplo).

Categorías de gálbulos

Después de marcar los árboles de *J. deppeana*, estos fueron categorizados funcionalmente como árboles machos, hembras y juveniles. Posteriormente, con sólo las plantas hembras y productoras de gálbulos en distinta etapa de desarrollo se realizaron estimaciones visuales de la producción de frutos, utilizando la siguiente escala: categoría 1 (de 5 a 30%), 2 (de 30 a 50%), 3 (de 50 a 70%) y 4 (de 70 a 100%), en septiembre de 2004, y marzo y septiembre de 2005. El criterio de la categorización fue a partir del volumen de la copa del árbol que contenía gálbulos. Posteriormente con estos datos se calcularon los porcentajes de árboles en dichas categorías y se compararon entre las tres fechas de registro para el mismo número de árboles en cada fecha ($n=117$).

Producción de gálbulos en ramas

Se realizó una selección aleatoria de 30 plantas de los 117 árboles hembras etiquetados, en los cuales se marcaron al azar dos ramas de una longitud de 30 cm de largo desde el área apical hacia la base del dosel inferior de la copa. Esto permitió homogeneizar el tipo de rama para tener menor variabilidad entre árboles y así realizar el seguimiento de la maduración de los gálbulos. Para esto, en cada rama se contó el número de frutos producidos, separándolos por su tamaño en tres categorías: pequeños (de 5 a 9 mm), medianos (10 a 12 mm) y grandes

(12 a 15 mm). Se efectuaron cinco registros de conteo durante un año. Esta variable de respuesta fue analizada utilizando análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVAM) con Modelos Lineales Generalizados (GLM, Statistica StatSoft, Inc., 6.1 1984-2003) empleando el siguiente modelo de factores fijos y anidados:

$$\text{número de frutos} = \text{tamaño} + \text{árbol}_{[\text{rama}]} + \text{Fecha}_{[\text{rama}]} * \text{árbol}_{[\text{rama}]} + \text{error},$$

donde: tamaño = categoría de gálculo y fecha la medida repetida con las respectivas interacciones, y entre corchetes se ubica el factor anidado aleatoriamente. Además, la variable de respuesta conteo de gálculos fue transformada a rangos para no violar el supuesto de normalidad y homogeneidad de varianzas (Conover e Iman, 1981).

Densidad de gálculos

En la hectárea donde se realizó el censo, otras 30 plantas fueron seleccionadas al azar. En un punto al azar bajo el dosel de la copa de cada árbol hembra se colocó una red de malla de forma circular, cuya área abarcaba una superficie de 0,25 m², para colectar los frutos desprendidos de la planta madre y cuantificar la disponibilidad de gálculos intactos y los que presentaban daños por insectos. Estas dos variables de respuesta que fueron gálculos intactos y dañados, fueron analizadas utilizando análisis de varianza no paramétricos de medidas repetidas de Friedman (Zar, 1999).

Estimación de la producción de gálculos

Posteriormente, a partir de la estimación de la cobertura de la copa de los árboles hembras y con los datos de número de gálculos colectados en las trampas de cada

árbol se obtuvo la densidad total por árbol, cálculo que se realizó a partir de la densidad de frutos colectados en la redes de 0,25 m², extrapolándola para el área total de cobertura de la copa de cada árbol. Así, se obtuvo una medición aproximada de la producción de frutos intactos y dañados, variables de respuesta que usamos de manera independiente para un análisis de regresión lineal cuando los gálculos no tienen daño, y polinomial de segundo orden para frutos dañados (Zar, 1999).

RESULTADOS

La altura de los árboles de *J. deppeana* en los que se colocaron las redes para colectar los gálculos fue en promedio de 6 m ± 0,18 EE, los cuales tienen una cobertura promedio de 27 m² ± 2,26 EE y de diámetro de la base del tronco promedio de 30 cm ± 0,9 EE. Asimismo, a partir de las regresiones lineales se determinó que la altura de los árboles utilizados para el seguimiento fenológico no se relacionó con el diámetro de la base del tronco ($F_{1,28} = 4$, $r^2 = 0,08$, $P > 0,06$), ni tampoco fue significativa la relación entre el diámetro basal vs. cobertura de la copa ($F_{1,28} = 2$, $r^2 = 0,02$, $P = 0,2$), de igual forma tampoco hubo asociación entre la altura vs. cobertura ($F_{1,28} = 4,2$, $r^2 = 0,09$, $P > 0,05$). Esto sugiere por un lado que no hay relación entre variables de tamaño de los árboles seleccionados, además de ser homogéneos al menos en la cobertura de la copa.

Categorías de gálculos

De los 328 árboles de *J. deppeana* marcados dentro de la hectárea de estudio el 35,6% eran individuos femeninos y el 49,4% masculinos; el restante 15% de las plantas registradas eran juveniles. Estas proporciones se mantuvieron con cierta regularidad durante el año de monitoreo de la producción de frutos.

Durante septiembre de 2004 se registró que 45 de los árboles hembras se situaron dentro de la categoría de 50 a 70% de abundancia de gálbulos sobre la copa de los árboles, en tanto, que 35 de los sabinos registraron una presencia de frutos dentro de la categoría de 30 a 50%. En cambio, la categoría de 5 a 30% sólo se presentó en 19 de los árboles y los 18 árboles restantes de sabino hembras estuvieron en la categoría de 70 a 100%. Estos conteos de árboles con abundancia de gálbulos se mantuvieron muy similares durante la medición de marzo de 2005. Aunque el número de árboles en las diferentes categorías varió en relación a la reducción o aumento de plantas en las escalas porcentuales con respecto al 2004. En cambio durante septiembre del mismo año, la categoría de 30 a 50% fue la que presentó el mayor número de árboles ($n=39$), seguida de la categoría de 5 a 30% en la cual se registraron ($n=31$). Empero, la categoría 50 a 70% presentó una sustancial reducción de árboles hembras con tan

sólo 21 plantas y el resto de los sabinos ($n=26$) correspondió a la categoría de 70 a 100% (Fig. 1).

Producción de gálbulos en ramas

La comparación del número de gálbulos producidos en ramas de *J. deppeana* en tres diferentes categorías de tamaño, indica que hay diferencias significativas entre los diferentes tamaños de gálbulos ($F_{2,120} = 155$, $P < 0,0001$), además de haber un efecto significativo de la interacción tamaño x fecha ($F_{8,234} = 23,7$, $P < 0,0001$). Asimismo, el número de gálbulos chicos fue poco abundante durante las cinco fechas de registro. Al contrario, los frutos medianos fueron los más abundantes en agosto de 2004 con respecto a la categoría de frutos grandes. No obstante, en diciembre del mismo año el promedio fue mayor para los gálbulos de la categoría grande, aunque en marzo y junio de 2005 nuevamente el número promedio de gálbulos fue mayor para la

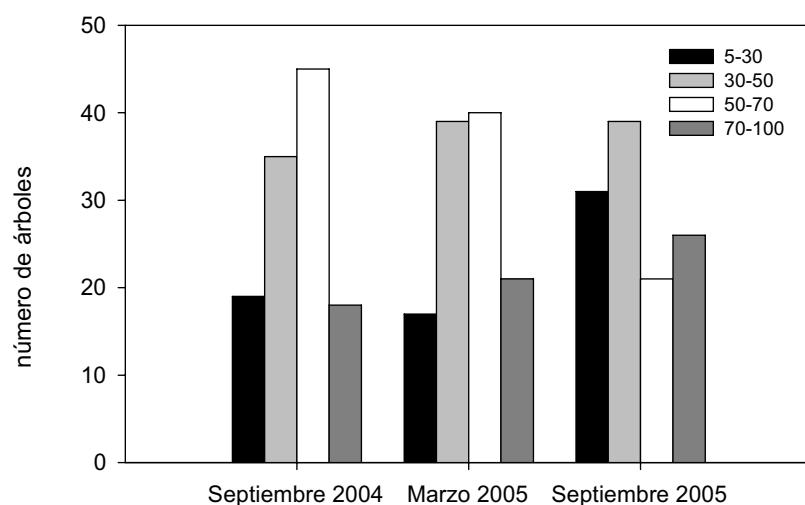


Figura. 1. Número de árboles correspondiente a cuatro diferentes estimaciones de producción de gálbulos en valor porcentual, en tres distintas fechas, donde el número total de plantas hembras fue de 117.

categoría de tamaño mediano. Esto se debe a que en marzo, junio y agosto del 2005 los frutos grandes se desprendieron de las ramas por el nivel de madurez. Aunque, durante la última fecha no hubo diferencias significativas entre estas dos categorías de tamaño, pero sí difirieron de los frutos pequeños (Fig. 2). Esto indica que el desarrollo posiblemente sea por pulsos entre categorías de tamaño hasta el momento en que se desprenden de la planta madre.

Fenología de gálbulos

El número de gálbulos obtenidos en las redes colocadas bajo la copa de los árboles hembras de *J. deppeana* varía a lo largo de las cinco fechas de registro. Así, los frutos sin daño (viables) de la categoría de tamaño pequeño no difieren significativamente entre las tres primeras

fechas de registro de agosto 2004 a marzo de 2005. Donde las dos últimas fechas tuvieron un mayor número de gálbulos al realizarse las comparaciones múltiples de Tukey (Fig. 3a). En contraste, la cantidad de frutos con daño para la misma categoría de tamaño mostró menor abundancia en las trampas durante todo el periodo de registro y fueron los dos últimos registros los que presentaron la mayor cantidad de gálbulos perforados (Fig. 3b). La categoría de tamaño de gálbulos medianos con y sin daño muestra el mismo patrón en la abundancia entre las fechas de registro (Fig. 3cd). Asimismo, el número de frutos dañados por insectos en la categoría de tamaño mediano fue significativamente menor en relación con la categoría mediana de junio y agosto (Fig. 3d). Este patrón se repite para la categoría de frutos grandes (Fig. 3ef). No obstante, los valores de

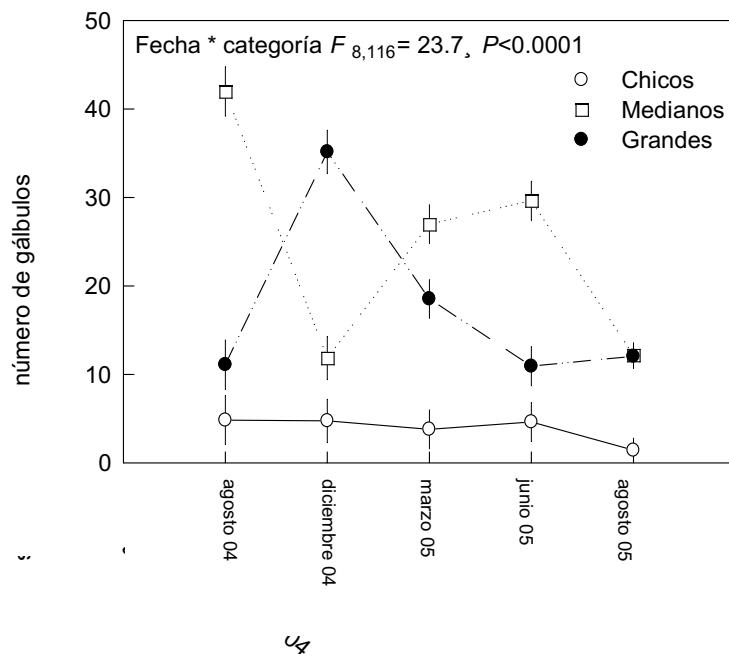


Figura 2. Promedio de gálbulos para las tres categorías de tamaño de frutos, durante los cinco periodos de muestreo de agosto de 04 a agosto de 05. Las líneas verticales indican errores estándar.

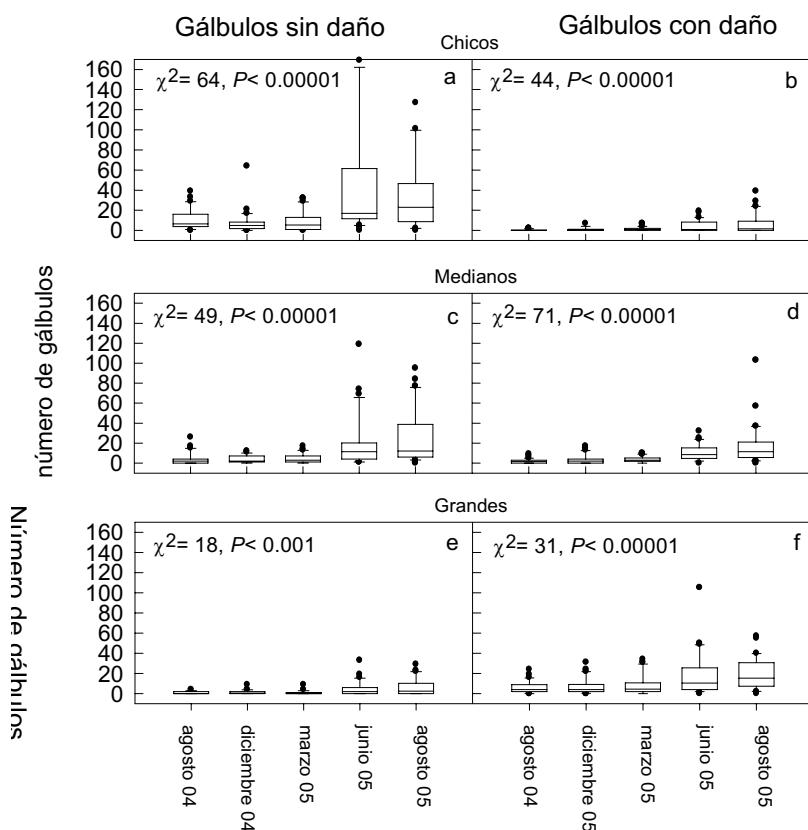


Figura 3. Número de gálbulos con daño y sin daño durante las cinco fechas de registro dentro del fragmento de bosque de sabinos anexo a la Facultad de Biología Agropecuaria. ab) frutos de la categoría chicos, cd) medianos y ef) grandes. Las líneas horizontales, cajas y líneas verticales indican la mediana, cuartil e intervalos de valores y los círculos oscuros muestran los valores extremos.

medianas para gálbulos dañados dentro de esta categoría fueron más altos en relación con la categoría de tamaño de frutos medianos y chicos (Fig. 3bd).

Las densidades de gálbulos viables en las categorías de tamaño chico y mediano fueron las que presentaron los valores de medianas más altas durante

junio y agosto de 2005. Además dentro de cada categoría de tamaño, hay diferencias significativas entre fechas (Fig. 4) y el comportamiento de las medianas obtenidas en la categoría de frutos grandes también presenta diferencias significativas entre las medidas repetidas (Fig. 4e). No obstante, esta misma categoría de tamaño para la densidad

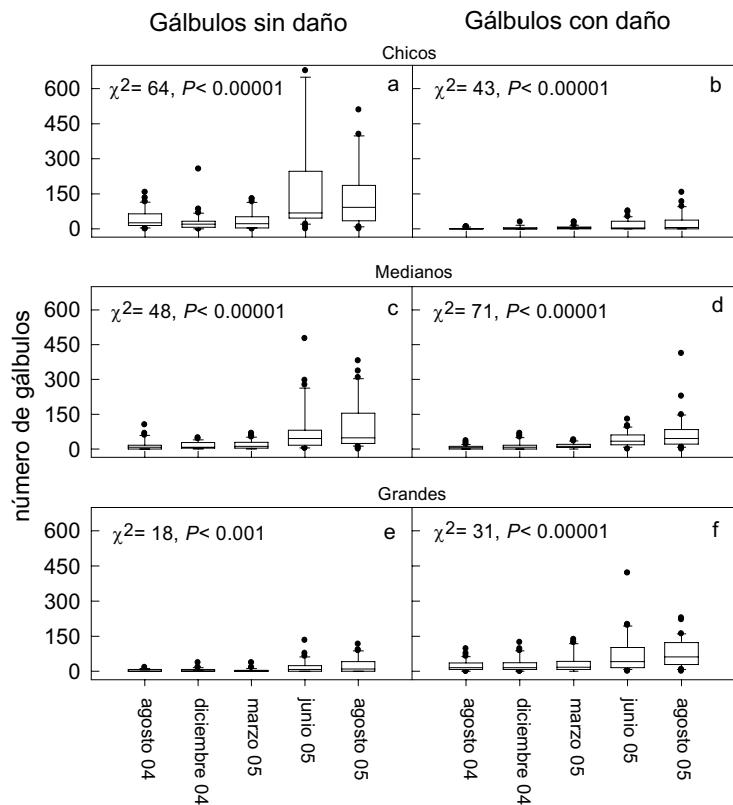


Figura 4. Densidad de gálbulos por (m^2) con y sin daño durante cinco fechas de registro. ab) frutos de la categoría chicos, cd) medianos y cf) grandes. Las líneas horizontales, cajas y líneas verticales indican la mediana, cuartil e intervalos de valores y los círculos oscuros son valores extremos.

de gálbulos dañados por insectos fue la que presentó mayor densidad al compararla con las categorías de tamaño de gálbulos chicos y medianos (Fig. 4bd).

Estimación de número de gálbulos

La estimación de la producción de gálbulos de *J. deppeana* es mayor para el caso de frutos viables, en donde la relación alométrica entre la cobertura de copa de los árboles está positivamente relacio-

nada y el ajuste lineal muestra una alta densidad de gálbulos por metro cuadrado ($y = -1,14e^4 + 3285,8x$, $F_{1,28} = 15$, $P < 0,0006$, $r^2 = 0,35$). Asimismo, con el mismo valor de cobertura de las plantas, se relacionó la densidad de gálbulos perforados por insectos y en este caso el modelo fue un ajuste polinomial de segundo grado ($y = -3,59e^4 + 4872,8 - 57,1x$, $F_{1,28} = 6$, $P = 0,007$, $r^2 = 0,30$). Por lo tanto, se obtuvieron diferencias en la estimación de la densidad de gálbulos en las dos condiciones de frutos (viables vs.

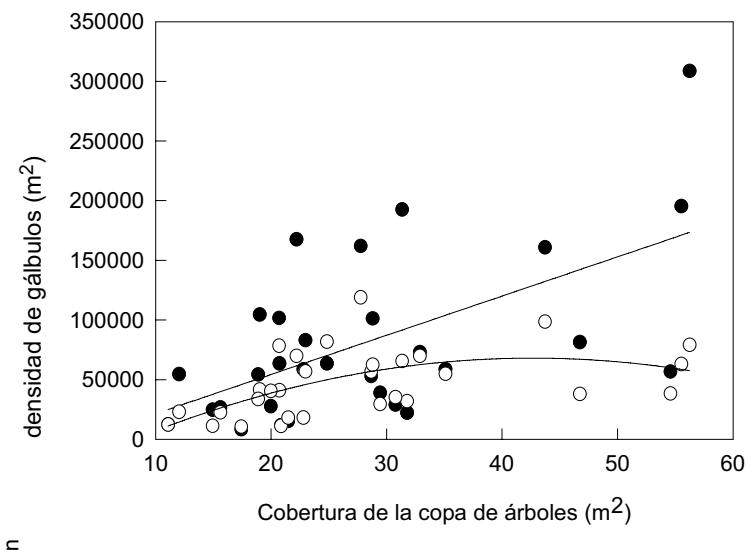


Figura 5. Densidad estimada de gálbulos por (m^2) y su relación con la cobertura de copa de los árboles de sabino *Juniperus deppeana*. Los círculos oscuros representan gálbulos sin daño y los vacíos los gálbulos dañados.

dañados, Fig. 5). Además, utilizando una prueba de *t* para datos no independientes se obtuvieron diferencias significativas ($t_{1,29} = 3,4$, $P < 0,001$), donde los gálbulos perforados tienen en promedio $47213 \pm 5053,6$ EE y los intactos $80493,8 \pm 12659,8$ EE. Esto en general se representa como distintos valores porcentuales, ya que el 63% correspondió a los gálbulos sin daño, mientras que los perforados por insectos presentan un 37%.

DISCUSIÓN

Los sabinos presentaron producción de gálbulos todo el año, aunque de forma variada y con distintas cantidades en las categorías de tamaño de los frutos, siendo proporcionalmente la categoría de abundancia de 30 a 70% la más frecuente de observar en los árboles de *J. deppeana*. Por lo que, todos los árboles hembras en forma continua están produ-

ciendo frutos de distintas categorías de maduración a lo largo del año.

Además, durante los muestreos no se registraron plantas sin gálbulos en la copa y no determinó una cierta época en donde los gálbulos maduros fueran más abundantes. Esto difiere en parte de la idea de que esta especie sólo madura los frutos durante los meses de agosto a octubre (Salazar-Figueroa, 2001; Vázquez-Yanes *et al.*, 2002). No obstante, se requieren más estudios a largo plazo sobre la fenología del sabino, ya que la producción de conos puede estar relacionada con las condiciones ambientales en donde crecen las plantas (García *et al.*, 2002). Esto lo han demostrado Ortiz *et al.* (2002) con *J. communis* en seis localidades del sureste de España en donde la producción de conos decrece conforme aumenta la altitud. Asimismo, para el sabino *J. deppeana*, al igual que para

muchas gimnospermas, la producción de frutos puede variar de un año a otro (Powell, 1977; Jordano 1991; Arista *et al.*, 1997) y ello puede maximizar o reducir el esfuerzo reproductivo de las plantas para producir nuevamente frutos (Stephenson, 1981). En este sentido, Ortiz *et al.* (2002) obtuvieron datos de los valores promedio de producción de conos en ramas de plantas hembras y determinaron que había diferencias entre años y dentro de un gradiente de altitud, registrando, en promedio, de 14 hasta 268 conos por rama.

Con nuestros resultados, a pesar de no ser comparables con los de *J. communis*, se determinó que las ramas revisadas produjeron en promedio de cinco hasta 40 gálbulos. Diferencias que pueden deberse a un efecto del tamaño de la rama, dato omitido por Ortiz *et al.* (2002), ya que no mencionan la longitud de las ramas utilizadas en *J. communis*.

Por otro lado, la gran cantidad de gálbulos colectados en las redes para los dos últimos registros fue sobresaliente. Esto puede deberse, por un lado, al efecto de las fuertes lluvias torrenciales acompañadas con ráfagas de viento durante junio y agosto, por lo que la acción climática puede facilitar el desprendimiento de los frutos en cierta forma, aún cuando no hayan completado su desarrollo, pues es frecuente el desprendimiento de gálbulos que no han completado su madurez, como son los frutos pequeños.

En el caso de efecto materno, éste se puede deber también a un aborto selectivo de los embriones, como ocurre en muchas gimnospermas (Owens *et al.*, 1991), lo cual está relacionado con la disponibilidad y origen del polen cuando la densidad de individuos es baja. De ahí que la producción de frutos sea menor para *Abies pinsapo* (Arista y Talavera,

1996). Además del efecto materno, el daño que causan los depredadores de frutos y semillas puede mermar a la población.

En este último sentido, el destino y características de los gálbulos varían en cuanto a la cantidad y tamaño, ya que son los frutos de categoría chicos y medianos los menos depredados por insectos consumidores de semillas entre las distintas fechas de registro. Aunque, sería necesario realizar el seguimiento de frutos pequeños, medianos y grandes para determinar el momento del daño. A pesar de ello, esta información concuerda con lo reportado para algunas especies de insectos hembras de *Megastigmus spermotrophus* que parasitan óvulos fértiles y los cuales prefieren usar frutos de tamaño grande para ovipositar, de tal forma que garantizan las suficientes reservas alimenticias para las larvas (von Aderkas *et al.*, 2005).

Así, en otras especies de gimnospermas el daño por insectos del género *Megastigmus* está más asociado a tamaños de cono más pequeños (Rappaport y Roques, 1991; Rappaport *et al.*, 1993). Lo contrario ocurre en *J. deppeana* en donde son los gálbulos grandes los que tuvieron agujeros de salida de insectos consumidores de semillas. Esto se relaciona en cierto modo con las características de tamaño de los frutos (Göttsche, 1977) pues en su estudio experimental, documentó que cuando ofrecía gálbulos de enebro a hembras de *M. bipunctatus*, éstas visitaban frutos de tres a cuatro años de desarrollo, mientras que las de dos años de edad pasaban inadvertidas. Posiblemente esto se debía a que eran de menor tamaño. Siendo así los gálbulos de tres años los más seleccionados para la oviposición, quizás porque esta etapa de desarrollo es la más adecuada para el crecimiento larval. Sin embargo, este patrón de daño por

insectos no es similar al de otras gimnospermas, ya que por ejemplo, los conos de *Cupressus sempervirens* que son atacados por *M. wachtli* no difieren en cuanto a su tamaño con relación a los conos que no sufren daño (Guido *et al.*, 1995).

En este sentido, los gálbulos de tamaño pequeño durante las cinco fechas de colecta fueron los que tuvieron menos orificios de salidas de insectos. Esto indica la preferencia por oviposición de los insectos en frutos que garanticen la supervivencia de las larvas hasta la fase de adultos. Sin embargo, la densidad de huevos por fruto no necesariamente está relacionada con el tamaño del fruto, tal y como se ha reportado en el caso de *Acrocomia aculeata*, debido a que el insecto *Speciomerus revoili* no selecciona los frutos grandes para ovipositar (Ramos, 2001).

En *J. deppeana* aún no se ha identificado a la especie de insecto que daña las semillas. Pero la abundancia de este tipo de gálbulos no es baja, ya que de acuerdo con nuestras estimaciones, puede llegar a superar el 30%. Proporción que varía al compararla con otras especies de gimnospermas, como es el caso de conos de pino, a los que *Eupithecia spermaphaga* puede llegar a infestar hasta un 20% de los conos, aunque sólo destruye un máximo de 10% de las semillas en los conos infestados (Hedlin *et al.*, 1980).

Lo mismo ha sido reportado para *Tsuga canadensis*, la cual sufre daño en sus conos por *E. mutana* y *M. hoffmeyeri* de hasta un 21% por la primera especie y de 9 a 40% por la segunda, además de que también demuestran que los porcentajes de conos dañados son mayores que el de las semillas que son depredadas (Turgeon *et al.*, 2004). En este caso, a pesar de no haber hecho estas estima-

ciones, los gálbulos que tienen orificio de salida de insecto poseen dos de tres semillas que han sufrido el daño, por lo que el porcentaje de semillas dañadas también puede variar en este sentido (Sainos y Martínez, datos no pub.).

En el caso de *J. communis*, García (1998) determinó una alta correlación entre la tasa de frutos depredados por avispas de *Megastigmus* y el total de semillas dañadas por planta. En este sentido, el orificio de salida del insecto en los gálbulos también significa muy posiblemente que la selección de las hembras al ovipositar sobre los frutos depende de las características y viabilidad de las semillas, tal como lo reportan Herrera (1984) y Knight (1987). En el caso contrario, si la oviposición se realiza sobre gálbulos con semillas inviables, las larvas potencialmente mueren. Pero en *J. monosperma* las larvas de insectos que se encuentran en frutos que sufrieron abscisión tienen más alta probabilidad de morir que aquellas que se encuentran en los gálbulos que aún están unidos al árbol. Este proceso de desprendimiento de frutos lo interpretan Fernández y Whitham (1989) como una estrategia de la planta para reducir los costos hacia gálbulos dañados y destinados a morir y además de que la abscisión puede reducir el número de depredadores de las frutas y semillas.

Bajo este contexto, una estrategia de evasión a la depredación, tanto de frutos como de semillas, la describen Fuentes y Shupp (1998), quienes documentan que *J. osteosperma* produce frutos sin semillas como consecuencia del fenómeno de partenocarpi y esto reduce el efecto del ave depredadora de frutos y semillas *Parus inornatus*, proceso que también se observa en *J. communis* al reducir la depredación por *Apodemus sylvaticus* (García *et al.*, 2000). En este sentido, la saciación es otra vía por la

cual puede reducirse el consumo de semillas y daño de frutos. Era de esperar que a más cobertura de copa de árbol, fuera mayor la producción de frutos sanos.

Sin embargo, la densidad de gálbulos dañados no sobrepasó los 100,000 frutos, aún cuando la cobertura de la copa aumentó y en cierta forma se esperaba un patrón parecido al de los frutos no dañados. Por lo tanto, estos resultados sugieren un posible efecto de saciedad, ya que a mayor número de gálbulos los depredadores se sacian y así el resto de los frutos escapan al potencial daño.

Se desconoce si los frutos que permanecen sujetos a las plantas tienen o no perforaciones de salida de insectos, por lo cual no se tiene el punto de comparación. Aunque estos datos sugieren que si los gálbulos que se colectaron en las trampas son los que sufren abscisión a consecuencia del daño por depredadores de semillas, entonces la categoría de frutos chicos con daño deberían ser más abundantes que los de tamaño mediano y grande, hecho que no ocurre en *J. deppeana*.

Esto contrasta con lo que sugieren Janzen (1969, 1971b) y Queller (1985), en el sentido de que la depredación de semillas por insectos conlleva a una abscisión selectiva de frutos jóvenes. Para este caso, los datos demuestran que la abscisión de gálbulos es más intensa en los frutos de tamaño chico que no presentaban orificio de salida de insectos, lo cual contrasta con lo documentado por los anteriores trabajos.

Es así como el desprendimiento de gálbulos bajo la copa de *J. deppeana* contribuye a que los frutos estén disponibles para mamíferos que consumen e integran estas estructuras en su dieta.

Por ejemplo, en el trabajo de Lezama (2007), se documenta que el conejo montés *Sylvilagus cunicularius* consume gálbulos debido a que en sus excretas están presentes hasta en un 10% las semillas de *J. deppeana*. Asimismo, Sainos (2007) también documenta que el cacomixtle *Bassarisiscus astutus* también consume los frutos. Por lo tanto, el hecho de que los frutos se desprendan de la planta madre promueve que estos dos mamíferos integren en su dieta a los gálbulos, pues durante los muestreos en el sitio de estudio no se observaron aves frugívoras sobre el sabino, como se reporta para otras especies de *Juniperus* de Europa (Fuentes y Schupp, 1998). Por ello, el desprendimiento de frutos facilita que estén disponibles bajo la copa de los árboles, aunque una suposición es que conejos y cacomixtles consumen sólo aquellos gálbulos que no presentan perforaciones de salida de los insectos (Sainos, 2007).

En conclusión, la producción de gálbulos en *J. deppeana* fue continua durante las cinco fechas de colecta y el número de árboles de sabino con categorías porcentuales de mayor abundancia de frutos (70 a 100%) se mantuvo entre 18 a 26 plantas. Sin embargo, las categorías de 30 a 50% y de 50 a 70% de frutos fueron las que presentaron el mayor número de plantas con gálbulos. Además, las categorías de 5 a 30% de frutos gálbulos no fue menor de 17 árboles, por lo que los *Juniperus* hembras siempre mantuvieron producción de frutos. Asimismo, hay una amplia distinción entre la cantidad de gálbulos con y sin daño por insectos, lo cual está asociado con el tamaño o estado de desarrollo de los frutos. Finalmente, se requieren más investigaciones sobre el sistema reproductivo de *J. deppeana* relacionadas con aspectos de esfuerzo reproductivo y su asociación con procesos ecológicos como dispersión de semillas y depredación.

AGRADECIMIENTOS

Un agradecimiento a Zelene Durán Barradas y a dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios al manuscrito. El presente estudio se realizó bajo el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) proyecto SEP CONACYT 2003-CO-43838 otorgado a Armando J. Martínez y con el proyecto 200110666 del Instituto de Ecología, A.C., otorgado a Guillermo Ángeles. A las autoridades de la Facultad de Biología Agropecuaria de la Universidad Autónoma de Tlaxcala por las facilidades otorgadas para trabajar en la zona de estudio que está bajo su resguardo.

REFERENCIAS

- Arista, M. y S. Talavera. 1996. Density effect on the fruit-set, seed crop viability and seedling vigour of *Abies pinsapo*. Annals of Botany 77: 187-192.
- Arista, M., P.L. Ortiz y S. Talavera. 1997. Reproductive isolation of two sympatric subspecies of *Juniperus phoenicea* (Cupressaceae) in southern Spain. Plant Systematics and Evolution 208: 225-237.
- Cibrián-Tovar, D., J.T. Méndez Montiel, R. Campos Bolaños, H.O. Yates y J. Flores Lara. 1995. Insectos forestales de México. Universidad Autónoma Chapingo, Subsecretaría Forestal y Fauna Silvestre. United States Department of Agriculture. Comisión Forestal de América del Norte. Publicación No. 6 Chapingo México. 453 p.
- CONAFORA. 2003. Programa estratégico de desarrollo forestal del estado de Tlaxcala. 2025. Estudio básico de vegetación y usos del suelo. CONAFORA, Sociedad Anónima de Capital Variable.
- Conover, W.J. y R.L. Iman. 1981. Rank transformations as a bridge between parametric and nonparametric statistics. The American Statistician 35: 124-129.
- Farjon, A., C.N. Page y N. Schellevis. 1993. A preliminary world list of threatened conifer taxa. Biodiversity and Conservation 2: 304-326.
- Fernández, G.W. y T.G. Whitham. 1989. Selective fruit abscission by *Juniperus monosperma* as an induced defense against predators. American Midland Naturalist 121(2): 389-392.
- Fuentes, M. y E.W. Shupp. 1998. Empty seeds reduce seed predation by birds in *Juniperus osteosperma*. Evolutionary Ecology 12: 823-827.
- García, D., J.M. Gómez, R. Zamora y J.A. Hódar. 2000. Do empty *Juniperus communis* seeds defend filled seeds against predation by *Apodemus sylvaticus*? Ecoscience 7: 214-221.
- García, D. 1998. Interaction between juniper *Juniperus communis* L. and its fruit pest insects: pest abundance, fruit characteristics and seed viability. Acta Oecologica 19 (6): 517-525.
- García, D., A.R. Zamora, J.M. Gómez y J.A. Hódar. 2002. Annual variability in reproduction of *Juniperus communis* L. in a Mediterranean mountain: Relationship to seed predation and weather. Ecoscience 9(2): 251-255.
- Göttsche, A.B. 1977. Verhalten von *Megastigmus bipunctatus* (Hymenoptera, Chalcididae) bei der Wirts- und Nahrungssuche. Entomologia Experimentalis et Aplicata 22: 90-106.

- Guido, M. y A. Roques. 1996. Impact of the phytophagous insect and mite complex associated with cones of Junipers (*Juniperus phoenicea* L. and *J. cedrus* Webb and Berth.) in the Canary Islands. Ecología Mediterránea 22: I-10.
- Guido, M., A. Battisti y A.A. Roques. 1995. Contribution to the study of cone and seed pest of the evergreen cypress (*Cupressus sempervirens* L.) in Italy. Redia 78: 211-227.
- Hedlin, A.F., H.O. Yates, III., D. Cibrián-Tovar, B.H. Ebel, T.W. Koerber y E.P. Merkel. 1980. Cone and seed insects of North American conifers. Environment Canada, Canadian Forest Service, Ottawa; USDA Forest Service, Washington; Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México.
- Herrera, C.M. 1982. Defense of ripe fruit from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. American Naturalist 120: 219-241.
- Herrera, C.M. 1984. Selective pressures on fruit seediness: differential predation of fly larvae on the fruits of *Berberis hispanica*. Oikos 42: 166-176.
- Herrera, C.M. 1986. Vertebrate-dispersed plants: why they don't behave the way they should. In: A. Estrada y T.H. Fleming, eds. Frugivores and seed dispersal. Junk Publishers, Dordrecht. pp: 5-18.
- INEGI. 1998. Los municipios de Tlaxcala. Monografía de Ixtacuixtla de Mariano Matamoros, Tlaxcala, México.
- Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. Evolution 23: 1-27.
- Janzen, D. H. 1971a. Seed predation by animals. Annual Review Ecology and Systematics 2: 465-492.
- Janzen, D. H. 1971b. Scape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space. Ecology 52: 964-979.
- Janzen, D.H. 1977. Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. American Naturalist 111:691-713.
- Jordano, P. 1991. Gender variation and expression of monoecy in *Juniperus phoenicea* (L.) (Cupressaceae). Botanical Gazette 152: 476-485.
- Jordano, P., F. Pulido, J. Arroyo, J.L. García-Castaño y P. García-Fayos. 2004. Procesos de limitación demográfica. In: F. Valladares, ed. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A. Madrid. p: 229-248.
- Knight, R.S. 1987. Doping with seed parasitism: a possible response by *Protasparagus aethiopicus*. Oikos 48: 15-22.
- Lezama, D.E. 2007. Dispersión espaciotemporal de semillas de *Juniperus deppeana* por el conejo montés *Sylvilagus cunicularius* en un fragmento de bosque de sabinos en Ixtacuixtla, Tlaxcala. Tesis Profesional. Universidad Autónoma de Tlaxcala, Facultad de Biología Agropecuaria, Tlaxcala, México.
- Livingston, R.B. 1972. Influence of birds, stones and soil on the establishment of pasture juniper *Juniperus communis*, and red cedar, *J. virginiana* in New England pastures. Ecology 53: 1141-1147.
- Manzur, M.I y S.P. Courtney. 1984. Influence of insect damage in fruits

- of hawthorn on bird foraging and seed dispersal. *Oikos* 43: 265-270.
- Martínez, M. 1963. Las Pináceas Mexicanas. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 323 p.
- Martínez, M. 1948. Las Pináceas de México. Anales del Instituto de Biología. No. 1. Tomo XIX. Instituto de Biología, México. 107 p.
- Oldfield, S., C. Lusty y A. Mackinven. 1998. The World List of Threatened Trees. World Conservation Press, Cambridge, Reino Unido. 650 p.
- Ortega, M.J. 2000. Detección de hongos saprotrofos del bosque de *Juniperus* del municipio de Ixtacuixtla Tlaxcala. Inhibidores de crecimiento de hongos fitopatógenos. Tesis Profesional. Universidad Autónoma de Tlaxcala. Facultad de Biología Agropecuaria, Tlaxcala, México.
- Ortiz, P.L., M. Arista y S. Talavera. 2002. Sex ratio and reproductive effort in the dioecious *Juniperus comunes* subsp. *alpina* (suter) Èelak. (Cupressaceae) along a altitudinal gradient. *Annals of Botany* 89: 2005-211.
- Owens, J.N., A.M. Colangeli y S.J. Morris. 1991. Factors affecting seed set in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Canadian Journal of Botany* 69: 229-238.
- Powell, G.R. 1977. Initiation and development of subterminal buds in *Abies balsamea*. *Canadian Journal of Forest Research* 7: 258-262.
- Queller, D. C. 1985. Proximate and ultimate causes of low fruit production in *Asclepias exaltata*. *Oikos* 44: 373-381.
- Ramos, F.A., I. Martins, J.M. Farias, I.C.S. Silva, D.C. Costa y A.P. Miranda. 2001. Oviposition and predation by *Speciomerus revoili* (Coleoptera, Bruchidae) on seeds of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in Brasilia, DF, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 3: 449-454.
- Rappaport, N. y A. Roques. 1991. Resource use and clonal differences in attack rate by the Douglas-fir seed chalcid, *Megastigmus spermotrophus* Wachtl (Hymenoptera: Torymidae), in France. *The Canadian Entomologist* 123: 1219-1228.
- Rappaport, N., S. Mori y A. Roques. 1993. Estimating effect of *Megastigmus spermotrophus* (Hymenoptera: Torymidae) on Douglas-fir seed production: the new paradigm. *Journal of Economic Entomology* 86: 845-849.
- Reyes, F.H. 2003. Estado del conocimiento de *Juniperus deppeana* Steud. Universidad Autónoma Chapingo. Tesis Profesional. 612 p.
- Rzedowski, J. 1986. Vegetación de México, Limusa, México.
- Sainos PP. 2007. Endozoocoría por el conejo montés *Sylvilagus cunicularius* y el cacomixtle *Bassariscus astutus*: atributos de gálbulos y semilla de *Juniperus deppeana* en Ixtacuixtla, Tlaxcala. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Tlaxcala, Facultad de Biología Agropecuaria, Tlaxcala, México.
- Salazar-Figueroa, R. 2001. Manejo de semillas de 75 especies forestales de América Latina. CATIE Volumen 2, Serie 48. p: 23-24.
- Sallabanks, R. y S.P. Courtney. 1992. Frugivory, seed predations, and insect-vertebrate interactions.

- Annual Review of Entomology 37: 377-400.
- Schupp, E.W., J.M. Gómez, J.E. Jiménez y M. Fuentes. 1997. Dispersal of *Juniperus occidentalis* (Western juniper) seeds by frugivorous mammals on Juniper Mountain, Southeastern Oregon. Great Basin Naturalist 57: 74-78.
- Secretaría de Programación y Presupuesto. 1987. Clima. Carta del estado de Tlaxcala. Dirección General del Territorio Nacional. México.
- SEMARNAP-UACH. 1999. Atlas Forestal de México. Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP). Universidad Autónoma Chapingo. México, DF.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Annual Review of Ecology and Systematics 12: 253-279.
- Traveset, A. y A. Sans. 1994. Insect frugivory in *Juniperus phoenicea* (L.) (Cupressaceae) in Cabrera island (Balearic Archipelago) Bulletin of Society History Natural Balears 37: 143-150.
- Turgeon, J.J., C. Jones y M.I. Bellocq. 2004. Seed cone traits and insect damage in *Tsuga canadensis* (Pinaceae). Canadian Journal of Forest Research 34: 261-265.
- Valburg, L.K. 1992a. Feeding preferences of common bush-tanagers for insect-infested fruits: avoidance or attraction? Oikos 65: 29-33.
- Valburg, L.K. 1992b. Eating infested fruits: interactions in a plant disperser-pest triad. Oikos 65: 25-28.
- Vázquez-Yanes, C., A.I. Batis Muñoz, M.I. Alcocer Silva, M. Gual Díaz y C. Sánchez Dirzo. 2002. Árboles y arbustos nativos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Vikberg, V. 1966. Observations on some finnish species of *Megastigmus dalman* (Hym., Torymidae), including the biology of *Megastigmus bipunctatus* (Swederus). Annual Entomology Fennicia 32: 309-315.
- von Aderkas, P., G. Rouault, R. Wagner, R. Rohr y A. Roques. 2005. Seed parasitism redirects ovule development in Douglas fir. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 272: 1491-1496.
- Willson, M.F. 1992. The ecology of seed dispersal. In: M. Fenner (ed.) Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. C.A.B. International, Londres. p: 61-86.
- Zanoni, T.A. y P.R. Adams. 1979. The genus *Juniperus* (Cupressaceae) in Mexico and Guatemala: Synonymy key and distributions of the taxa. Boletín de la Sociedad Botánica de México 38: 83-121.
- Zar, J. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Engelwood Cliffs.

Manuscrito recibido el 31 de agosto de 2006
Aceptado para su publicación el 17 de enero de 2007

Este documento se debe citar como:

Martínez A. J., E. Lezama-Delgado, P. Sainos-Paredes y G. Ángeles Álvarez. 2007. El tamaño sí importa: los frutos grandes de *Juniperus deppeana* Steud. (sabino) son más susceptibles a depredación por insectos. Madera y Bosques 13(2):65-81