

311415



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

Variación Interespecífica en la Herbivoría
en Plantas de Fenología Contrastante
en la Selva Baja de Huautla

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

PATRICIA VALENTINA CARRASCO CARBALLIDO



DIRECTOR DE TESIS: RODOLFO DIRZO

2002



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

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

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:
Variación Interespecífica en la Herbivoría en Plantas de Fenología
Contrastante en la Selva Baja de Huautla.

realizado por Patricia Valentina Carrasco Carballido

con número de cuenta 9550396-3 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario	Dr. Rodolfo Dirzo Minjares	
Propietario	Dr. Oscar R. Dorado	
Propietario	Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán	
Suplente	Biol. Eduardo Mendoza Ramírez	
Suplente	Dra. María Graciela García Guzmán	

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología

M. EN C. JUAN MANUEL RODRIGUEZ CHAVEZ



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

CONTENIDO

Página

AGRADECIMIENTOS	<i>i</i>
RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	
La herbivoría como fenómeno ecológico	2
Antecedentes	3
Mecanismos de defensa ante una presión de selección como la Folivoría	6
Patrones de herbivoría en las selvas bajas caducifolias	8
Hipótesis sobre la herbivoría en especies caducifolias y perennifolias	12
OBJETIVOS Y PREGUNTAS	14
SITIO DE ESTUDIO	16
Fisiografía	18
Suelos	18
Hidrología	19
Clima	20
Vegetación	22
Flora	23
Fauna	24
MÉTODOS DE ESTUDIO	25
Herbivoría	27
Aceptabilidad del follaje	28
Dureza del follaje	30
Pubescencia	29

Metabolitos Secundarios	31
Análisis estadísticos	33
RESULTADOS	
Herbivoría	34
Aceptabilidad del follaje	39
Dureza del follaje	39
Pubescencia	47
Metabolitos secundarios	50
DISCUSIÓN	54
CONCLUSIÓN	64
BIBLIOGRAFÍA CITADA	66
APÉNDICE	72

A mis padres

Patricia Carballido Díaz

por el amor y la energía

Roberto Carrasco Licea

por su apoyo y cariño

“Una vez que una población local o una especie de planta o animal desaparece, es para siempre y nunca la volveremos a ver.”

(CONABIO-SEMARNAP 1995)

Sólo podemos proteger lo que amamos
y amamos sólo lo que conocemos
conocemos sólo que vemos
olemos o escuchamos,
lo que de alguna manera percibimos

Alertemos los sentidos
los propios y los ajenos
de otro modo
nos perderemos de la belleza
y ni siquiera nos enteraremos.

Valentina Carrasco Carballido

AGRADECIMIENTOS

A Dios por todo y en especial por las personas tan maravillosas que me ha permitido conocer en el camino.

A Rodolfo Dirzo, asesor de esta tesis, por su guía, paciencia, confianza y trabajo para lograr este proyecto. Gracias por el investigador y por la maravillosa persona que eres. En especial por tu escucha y experiencia. Por el apoyo financiero para la realización de mi tesis, que fue posible gracias al Instituto de Ecología, UNAM.

A mis sinodales Dr. Oscar Dorado, Dra. Judith Márquez Guzmán, Biol. Eduardo Mendoza Ramírez y Dra. Graciela García Guzmán por la riqueza que han aportado a este trabajo, su visión de la Biología y las personas tan gratas que son.

A mis papás, Patricia Carballido Díaz y Roberto Carrasco Licea por su apoyo, por haber inculcado y alimentado esta curiosidad por la naturaleza, por ayudar a crecer y florecer a la persona que ahora soy. Gracias por su amor, su fuerza y entrega.

A Enrique Provencio y Rosalba Carrasco por su orientación y apoyo en mis estudios.

Al Programa de Becas para Tesis de licenciatura (PROBETEL) por la beca otorgada para la realización de esta tesis.

Al Laboratorio de Interacción Planta-Animal del Instituto de Ecología, por dar todo lo necesario para la realización de este trabajo.

Al "Centro de Educación Ambiental Sierra de Huautla", de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos por permitir la realización de este proyecto dentro de la reserva, al Dr. Rolando Ramírez del herbario y al señor Reynaldo.

Al Dr. Ricardo Reyes Chilpa del Instituto de Química, por el apoyo en la evaluación de fenoles.

Al M. en C. Francisco González-Medrano por la verificación taxonómica de las plantas

Al Sr. Froylán Meraz, del Centro de Investigación para el Mejoramiento del Maíz y el Trigo, por la donación de larvas para las pruebas de aceptabilidad.

Al M. en C. Pedro Sánchez Peña y la Dra. Guadalupe Carrasco Licea por su apoyo en la revisión de los datos y cálculos de pubescencia.

Al personal del Herbario Nacional de la Universidad Autónoma de México.

A mi hermano Roberto, por el tornado de emociones que es.

A mis abuelos Luz María y Jorge, Consuelo y Roberto, por estar al pendiente, apoyar, motivar y esperar con ansia el momento de mi titulación, por disfrutar y sudar esta tesis junto conmigo. Gracias por su ejemplo y amor.

A mi bisabuela Hortensia, por impulsar mis estudios y participar de todos mis logros, siempre.

A Ale O., Ale H., Giselle, Inés y Liliana, porque con su amistad todo esto ha sido divertido.

Gracias a todos los que de una u otra manera participaron de esta etapa, ya sea con trabajo, apoyo o tal vez sin saberlo: Armando, Euler, Raúl Ivan, Guille Dirzo, Lucero, Laura, Gume, Raúl A., Nash, Néstor, Eli, Lalo, Karina, Betsa, Martha, Fernando, Luis, Paula, Jessica, Vero, Cecilia, Juan, Caro, Gaby, Pilar, Cailos, Liz, Eli, Manuel, Mayra, Rocío, Dr. Manuel, Pedro M., Rafaela, Fessa, Iván, Ma.Luisa C., Juan Pablo, Yola D., Leo, Betty, Ma.Inés, Montse, Rubén, Martha, Gustavo, Cesar, Alicia, Luis Arturo, Ricardo P., Carlos B., Aarón, Dulce, Mony, Mac, Rogelio, Yeyuno, Mau, Cristy Z., Lulú, Julieta, Gerardo B., Fabys, Angela W., toda mi familia, los de Shekina, los del Altillo, los del Éxodo, las del Basket, mis 20 tíos, mis tías abuelas, mis 15 primostros, los del baile, los presentes de espíritu, mis cuatro animales, los innombrables y a los sin querer olvidados, a todos gracias.

RESUMEN

Este trabajo surge del argumento de que la herbivoría es capaz de ejercer una presión de selección sobre los diversos atributos de las plantas, favoreciendo el desarrollo de mecanismos de defensa anti-herbívoro. Este argumento se aplica para evaluar si la heterogeneidad ambiental influye en las respuestas defensivas contrastantes conducentes a diferencias en las tasas de herbivoría, dependiendo del hábito fenológico (perennifolio, caducifolio) de las plantas. El trabajo se realizó en la selva baja caducifolia de Huautla, Morelos. En esta selva la presencia de vegetación riparia dentro de un ambiente caducifolio, permite la concurrencia de plantas caducifolias y perennifolias. Esto constituye una condición ideal para comparar la herbivoría y los mecanismos de defensa de ambos grupos fenológicos ya que las plantas caducifolias pierden su follaje durante la época de sequía, teniendo sus hojas expuestas al ataque de herbívoros durante un periodo restringido del año. Las plantas perennifolias, en contraste, mantienen una oferta foliar potencialmente disponible para los herbívoros durante todo el año. La hipótesis de trabajo se basa, por lo tanto, en la posibilidad de que a largo plazo las plantas perennifolias estuvieran mejor defendidas y mostrasen menos herbivoría que las plantas caducifolias. Para poner a prueba estas predicciones evalué la tasa de herbivoría, la aceptabilidad, la dureza, pubescencia y concentración de fenoles. Encontré que las tasas de herbivoría de las especies caducifolias son significativamente mayores que las de las especies perennifolias. Igualmente, la aceptabilidad del follaje de las especies caducifolias fue significativamente mayor que la de las perennifolias. Esta diferencia apoya la información obtenida en trabajos previos, donde se propone que las especies perennifolias han desarrollado mecanismos de defensa como resultado del largo periodo en el que se encuentran expuestas a la herbivoría, disminuyendo así el ataque por herbívoros. La dureza fue significativamente mayor en las especies perennifolias que en las caducifolias, lo cual es consistente con las pruebas de aceptabilidad foliar y las tasas de herbivoría, mientras que en la pubescencia la diferencia fue marginalmente significativa. No se obtuvieron diferencias significativas en la concentración de fenoles de ambos grupos de plantas. El análisis de la concentración de compuestos secundarios produjo resultados inconsistentes con el resto del estudio. Sin embargo, es necesario refinar las técnicas de cuantificación de los compuestos fenólicos, e incluir análisis de otro tipo de metabolitos secundarios. Los resultados de este estudio son compatibles, en gran medida, con las predicciones propuestas, pero requieren estudios subsecuentes, en particular en el aspecto de la fitoquímica defensiva de plantas de este tipo de selva.

INTRODUCCIÓN

LA HERBIVORÍA COMO FENÓMENO ECOLÓGICO

La herbivoría es una interacción antagónica entre plantas y animales, en la que generalmente, se produce un efecto positivo (+) para el animal y negativo (-) para la planta. Si bien este es el caso más común (Dirzo 1984, Grubb 1992, Bigger y Marvier 1998), algunos autores sostienen que los resultados de esta interacción pueden ubicarse a lo largo de un gradiente que va de +/-, a +/0, hasta +/+ (Whitham *et al.* 1991). Esto correspondería, desde la perspectiva de la planta, a efectos negativos, neutros (vía compensación por parte de la planta) y positivos (vía sobre-compensación), respectivamente. Los casos documentados de sobre-compensación son escasos y motivo de controversia (Crawley 1983), por lo que en el presente trabajo asumiré que, como es el caso más común, la herbivoría impacta negativamente el desempeño vegetativo y/o reproductivo de las plantas (Dirzo 1984). Numerosos autores han argumentado que la herbivoría puede operar como un factor ambiental de importantes repercusiones ecológicas y evolutivas para la planta (Rosenthal y Janzen 1979, Crawley 1983, Dirzo 1984, Coley *et al.* 1985, Frits y Simms 1992, Marquis 1992).

El análisis de las consecuencias ecológicas y evolutivas de la herbivoría en plantas tropicales ha sido desarrollado en gran medida con base en estudios de plantas de selvas húmedas (Coley y Barone 1996). Sin embargo el estudio de plantas de selvas tropicales secas es aún muy limitado y, aparte de los estudios puntuales de Janzen (1974, 1981, 1983, 1984), sólo se cuenta con un par de revisiones del campo (Janzen 1983, Dirzo y Domínguez 1995). En el presente trabajo intento cubrir parte de esa laguna del conocimiento, al abordar un análisis de la variación interespecífica de la herbivoría en la selva de Huautla donde tenemos vegetación riparia dentro de un ambiente caducifolio, bajo la perspectiva de que los herbívoros pueden actuar como una presión de selección diferenciada.

ANTECEDENTES

Se entiende por herbivoría el daño causado a las plantas por los insectos, moluscos (Dirzo 1980), mamíferos y por las infecciones patogénicas (Coley y Barone 1996). Este daño puede ser sobre cualquier componente de la planta ya sea el tejido foliar, el floema, las ramas, la corteza, o incluso las flores.

De los diferentes tipos de herbivoría, la folivoría es la más fácil de registrar pues generalmente queda evidenciada en la lámina foliar, mientras que otros tipos de daño, como el generado por herbívoros consumidores de floema, son difíciles de registrar (Coley y Barone 1996).

Existen estudios que afirman que la remoción de tejidos tiene un impacto negativo significativo en el desarrollo de las plantas provocando una disminución en su tasa fotosintética y de crecimiento (Dirzo 1984, Chapin 1991, Rockwood 1973, Marquis 1984). La magnitud del impacto es multifactorial y puede depender del valor del tejido consumido (hojas, estructuras de reproducción, meristemas), de la disponibilidad de recursos, de la intensidad y frecuencia del daño, del fenostado de la misma, así como de las fluctuaciones en la dinámica poblacional de plantas y herbívoros (Dirzo 1984).

Al realizar estudios de herbivoría en sitios con características ambientales contrastantes, se ha podido evidenciar la diferencia en las tasas de herbivoría. Por ejemplo, en las selvas perennifolias y caducifolias, la herbivoría es mayor que en bosques templados, siendo particularmente alta, en las selvas caducifolias (Coley y Barone 1996). Si bien la información sobre selvas secas es aún limitada (Dirzo y Domínguez 1995), se sabe que existen contrastes importantes con respecto a las selvas húmedas. En este tipo de selvas existe una fuerte estacionalidad que restringe temporalmente el crecimiento de las plantas (Opler *et al.* 1976). Esta restricción también afecta los ciclos de vida de los herbívoros y patógenos pues se encuentran fuertemente influenciado por la longitud del periodo de secas esto hace que su impacto varíe con la precipitación (Coley y Barone 1996). Dependiendo de la región, la época de lluvias tiene una duración de seis a ocho meses al año, siendo en la mayoría de los casos, el único periodo durante el cual se pueden obtener recursos para el crecimiento,

reproducción y sustento tanto para esa estación del año como para la seca, o incluso para años subsecuentes (Borchert 1983). Bajo estas condiciones climáticas la remoción de tejidos tiene consecuencias más severas para las plantas (Stanton 1975). Durante el periodo seco del año prácticamente todas las plantas pierden su follaje para evitar la desecación (Opler *et al.* 1976). A excepción del "Guayacán" (*Conzattia multiflora*) especie de la zona que resalta en el paisaje por la permanencia de hojas durante la época seca, aún en ambientes característicos de vegetación caducifolia (O. Dorado *dixit.*)

En contraste, en las selvas húmedas, donde no existe una fuerte estacionalidad, el follaje es perenne y la abundancia de recursos facilita que la planta restituya las hojas consumidas sin generar una situación de estrés ya que tiene una disposición de recursos en cualquier momento, siendo sus limitantes de otro tipo como la competencia por la luz (Stanton 1975). Mientras que en esas selvas la herbivoría es un fenómeno que dura potencialmente todo el año (Dirzo 1987, Domínguez y Dirzo 1994), en las selvas bajas caducifolias la herbivoría se restringe temporalmente, a pulsos de cuatro a ocho meses.

En las selvas bajas, las plantas desarrollan diferentes estrategias para sobrevivir bajo condiciones tan restrictivas (Coley y Barone 1996). Además de la permanencia del follaje únicamente durante la época de lluvias, se presenta el desarrollo rápido de las hojas, tasa alta de recambio foliar y un tiempo de vida foliar corto. En las plantas de selvas perennifolias, las especies demandantes de luz y de crecimiento rápido presentan características similares (Coley y Barone 1996).

Por el contrario, en las selvas perennifolias las plantas del bosque maduro presentan una tasa de recambio foliar baja y una longevidad típicamente mayor (Coley *et al.* 1985). Las especies con mayor tolerancia a la sombra y que son de crecimiento lento, tienden a invertir más en defensas que las que se encuentran adaptadas a vivir en sitios abiertos y tienen tasas de crecimiento rápido (Coley y Barone 1996). El patrón de crecimiento, la inversión en defensa y la longevidad/recambio foliar se encuentran correlacionados, tal como ha sido argumentado en el contexto de la hipótesis de la disponibilidad de

recursos (Coley *et al.* 1985). Existe una relación positiva entre el tiempo de vida de las hojas y la defensa química (Coley 1987), tal vez porque el valor de la misma y el riesgo de ser descubierta se incrementan con el tiempo (Rhoades 1979). El tiempo de vida de las hojas de las especies tolerantes a la sombra es mayor que la de especies no tolerantes, en un ámbito temporal que oscila de uno a 14 años. Además, se ha encontrado una relación negativa entre el tiempo de vida foliar y la herbivoría, y una correlación positiva con la defensa tanto por taninos como por fibras (Coley y Barone 1996). Todo lo anterior sugiere que el hábito fenológico de las plantas, perennifolio o caducifolio, podría tener consecuencias importantes para la interacción planta-herbívoro (Stanton 1975).

Otra consideración importante respecto del carácter caducifolio de las plantas de selvas bajas, surge del contraste observado con respecto al valor nutricional de las hojas de especies perennifolias. Por ejemplo, se ha encontrado que en las hojas de especies de plantas perennifolias la concentración de nutrientes es, por lo general, menor que en las hojas de especies caducifolias (Aerts 1995). Se cree que el valor energético de las hojas de especies caducifolias es mayor, aunque en realidad son pocos los estudios que sustentan esta diferencia en costos energéticos (Aerts 1995).

Si comparamos la presencia de lignina y el contenido proteínico en hojas de especies perennifolias y caducifolias, encontramos que las perennifolias tienen una mayor concentración de lignina y una baja concentración de proteínas, mientras que las hojas de especies caducifolias presentan bajas concentraciones de lignina y altas concentraciones de proteínas y taninos (Aerts 1995).

Lo anterior sugiere que los patrones espacio-temporales de la herbivoría en plantas de selvas bajas difícilmente podrían extrapolarse a partir de nuestro conocimiento de las selvas altas perennifolias, y que la interacción planta-herbívoro en selvas bajas requiere de estudios específicos que aborden el análisis de las consecuencias del carácter caducifolio o perennifolio de las plantas.

MECANISMOS DE DEFENSA ANTE UNA PRESIÓN DE SELECCIÓN COMO LA FOLIVORÍA

Stahl B. fue el primero en sugerir que algunas de las propiedades químicas de los metabolitos secundarios de las plantas, se encuentran relacionadas con sistemas de protección en contra de los herbívoros (Fritz y Simms 1992). Esto no necesariamente significa que la defensa sea la única función de tales metabolitos, pues forman parte de una compleja trama metabólica en donde en ocasiones desempeñan otras tareas. Numerosos estudios afirman que atributos como la presencia de metabolitos secundarios, el tiempo de vida foliar, la dureza, la textura foliar, la velocidad del desarrollo de las plantas y el acoplamiento de estas variables son consecuencia evolutiva del ataque por parte de los herbívoros (Jones 1962, Rosenthal y Janzen 1979, Dirzo 1980, Dirzo y Harper 1982, McKey 1984, Coley *et al* 1985, Coley 1988, Coley y Barone 1996).

Desde el punto de vista evolutivo se espera que los fitófagos tengan el potencial para afectar negativamente a los individuos de las poblaciones de plantas, y éstos a su vez, como respuesta al ataque, desarrollen estrategias adaptativas con base en la defensa química, mecánica y de otros tipos, para evitar o disminuir los daños provocados por los herbívoros (Weis 1992, Strauss y Zangerl 2002). No obstante, el hecho de que encontremos estudios específicos que demuestran el valor ecológico/funcional de este tipo de sustancias químicas ante una amplia gama de factores ambientales (Rhoades 1979), señala la importancia de interpretar con precaución el rol defensivo de los metabolitos secundarios en un contexto más amplio. Como ejemplo de estas funciones podemos mencionar la protección por flavonoides contra daños físicos del ambiente (Mc Clure 1975) y la protección a la radiación U-V que forman los carotenos y la desecación (Rosenthal y Janzen 1979). Por otra parte, también existen interacciones mutualistas con los herbívoros, en las que las plantas atraen a los polinizadores por medios de flavonoides y terpenos volátiles, favoreciendo el intercambio de polen con otros individuos y estos consumen el néctar. No obstante, una plétora de estudios sugieren que la

función principal, o al menos, la más difundida de los metabolitos secundarios es su papel anti-herbívoro o anti-patógeno (Rosenthal y Janzen 1979, Grubb 1992, Stauss y Zangerl 2002).

Se ha podido comprobar que no todas las plantas producen los mismos tipos o concentraciones de metabolitos secundarios como defensa química (Coley y Barone 1996). Esto invita a indagar sobre los mecanismos que determinan la gran variedad de metabolitos secundarios y el valor adaptativo de este tipo de defensa anti-herbívoro. Entre estos mecanismos podemos señalar la magnitud de la presión de selección que ejercen los herbívoros sobre las plantas (Dirzo y Harper 1982, Simms 1992), los costos ecofisiológicos de la producción de metabolitos secundarios, y el costo de su producción ante variaciones en la temperatura, la humedad, la exposición, el viento, así como la calidad del suelo (Bryant et al. 1987, Coley 1987, Hunter y Shultz 1995, Louda y Collinge 1992, McKey et al. 1978). Todos estos elementos intervienen en la determinación del tipo e intensidad de la defensa. En todos estos casos, sin embargo, la premisa subyacente es que la inversión energética que implica defenderse debe ser menor que los beneficios que la defensa puede ofrecer, para que el despliegue de estos mecanismos sea un recompensante para la planta (Simms 1992).

Los efectos provocados por los folívoros en las especies de las selvas bajas caducifolias han sido poco estudiados (Janzen 1981, Filip *et al.* 1995). Uno de los pocos estudios, realizado por Domínguez y Dirzo (1994), nos muestra que los folívoros pueden reducir de manera importante la abundancia de las plantas. El estudio mencionado se realizó en la selva baja caducifolia (Chamela, Jalisco), con *Erythroxylum havanense*, planta que presenta una floración proléptica (desarrollo discontinuo de la flor donde el inicio de la floración y la maduración se encuentran separados por la época seca). La floración se da durante la época de lluvias y no es sino hasta un año después, que se concluye con la maduración del fruto, manteniéndolo durante la época seca. Esta situación podría magnificar los efectos de la herbivoría y poner en riesgo la reproducción (Domínguez y Dirzo 1994). Para probar el impacto de la

herbivoría en esta especie los autores aplicaron tres tratamientos de defoliación artificial: 0%, 25% y 100%, y durante un año se dio seguimiento al desempeño de las plantas. Los autores encontraron que en los individuos con 100% de defoliación se obtuvo una marcada disminución en la producción de semillas, la masa de semillas, el crecimiento vegetativo y el tiempo de maduración fueron significativamente menores. Este ejemplo nos permite observar que el impacto de la defoliación intensa sobre las plantas de selvas bajas puede ser significativo (Domínguez y Dirzo 1994).

PATRONES DE HERBIVORÍA EN LAS SELVAS BAJAS CADUCIFOLIAS

En contraste con otros tipos de selvas tropicales, la herbivoría en las selvas bajas caducifolias es un evento que ocurre en pulsos más o menos intensos, que se pueden percibir a simple vista. A diferencia de las selvas húmedas, la defoliación total de las plantas de selvas bajas caducifolias no es un fenómeno raro (Dirzo y Domínguez 1995).

En las selvas bajas caducifolias de Mesoamérica, es de esperarse una gran variación interespecifica en la herbivoría, ya que existe un contraste muy fuerte en la fenología de las plantas, dado por una orografía accidentada en donde existe la presencia de sitios con mayor disponibilidad de agua, entremezclados en una matriz de lomeríos y mesetas que experimentan un estrés hídrico estacional (Dirzo y Domínguez 1995). Dichos sitios méxicos, típicamente asociados a cañadas, conducen al desarrollo de franjas de vegetación de galería o riparia (Dirzo y Domínguez 1995). Así, mientras la mayoría de las plantas establecidas fuera de las zonas de cañadas pierden su follaje durante la época seca, en la vegetación de arroyos que se localiza en zonas inundables o en bosques de galería, es notable la presencia de vegetación perennifolia (por ejemplo en Costa Rica) o semiperennifolia (por ejemplo en algunas selvas de México) (Dirzo y Domínguez 1995). El hecho de que podamos encontrar dos tipos de vegetación contrastante, permite evaluar la hipótesis de la existencia de un nivel diferencial en la herbivoría con base en el

siguiente razonamiento: Las plantas de la vegetación riparia presentan un follaje permanente, con una tasa de recambio foliar lenta y las hojas son de gran longevidad. En principio, Se podría especular que en estas plantas la magnitud de la herbivoría podría ser mayor, debido a que están expuestas a los herbívoros durante todo el año. En contraste, las plantas de la vegetación caducifolia sólo presenta follaje durante la época de lluvias con una tasa de recambio foliar alta y tiempo de vida corto. En estas plantas se esperaría que la magnitud de la herbivoría sea estacional.

Los herbívoros también están sujetos a la estacionalidad. Durante la época seca se reducen las poblaciones, y en la de lluvias se presenta un pico conspicuo en la actividad de los insectos defoliadores durante la primera mitad, seguido por una pequeña segunda generación durante la última parte de la temporada de lluvias. Este pico temprano en la actividad puede traducirse en un pico temprano en la folivoría (Dirzo y Domínguez 1995).

La posible variación en los niveles de herbivoría asociada a las características fenológicas de las plantas, ha originado algunos estudios preliminares (Stanton 1975, Dirzo y Domínguez 1995). Tanto en Costa Rica como en México se han obtenido resultados semejantes en cuanto a la variación entre sitios (riparios vs. caducifolios) en los niveles de herbivoría. Los resultados, presentados en el estudio de Dirzo y Domínguez (1995) en Palo Verde, Costa Rica (Fig.1), permiten ver una distribución de daño contrastante en 100 muestras de hojas tomadas al azar, de diez especies características de vegetación riparia y selva caducifolia. Es notable la existencia de una heterogeneidad muy marcada, donde las hojas de las plantas riparias se distribuyen principalmente en las categorías de poco daño y de manera escasa en las categorías de daño intenso. En contraste, las hojas de las plantas caducifolias se encuentran en déficit en las categorías de poco daño y están sobre-representadas en los niveles de daño intenso (Dirzo y Domínguez 1995). Si bien esta diferencia resulta altamente significativa ($\chi^2=466.8$, $P=0.001$), desde el punto de vista estadístico, dichos resultados deben tomarse con precaución pues los datos se obtuvieron a partir de un censo "instantáneo" de la

herbivoría (Filip *et al.* 1995). Este tipo de censos subestiman la herbivoría calculada con respecto a la evaluada a largo plazo. El error es generado por las especies que son consumidas totalmente (*Plumeria rubra*), por lo tanto pasan desapercibidas en las mediciones instantáneas. Otra desventaja es que se pierde el registro del tiempo en el que ocurre el daño ya que para las especies perennifolias el daño foliar no sólo ocurre en la época de lluvias, en la cuál incluso puede variar, si no también en la época de secas (Filip *et al.* 1995).

Similarmente, el estudio de Stanton (1975) también se basa en una sola medición. Estos resultados, aunque sugerentes, merecen ser verificados con un estudio con mediciones de la herbivoría a largo plazo, ya que la variación existente en el daño de las hojas de la vegetación perennifolia y caducifolia nos invita al estudio más detallado de la herbivoría en este tipo de selvas (Filip *et al.* 1995).

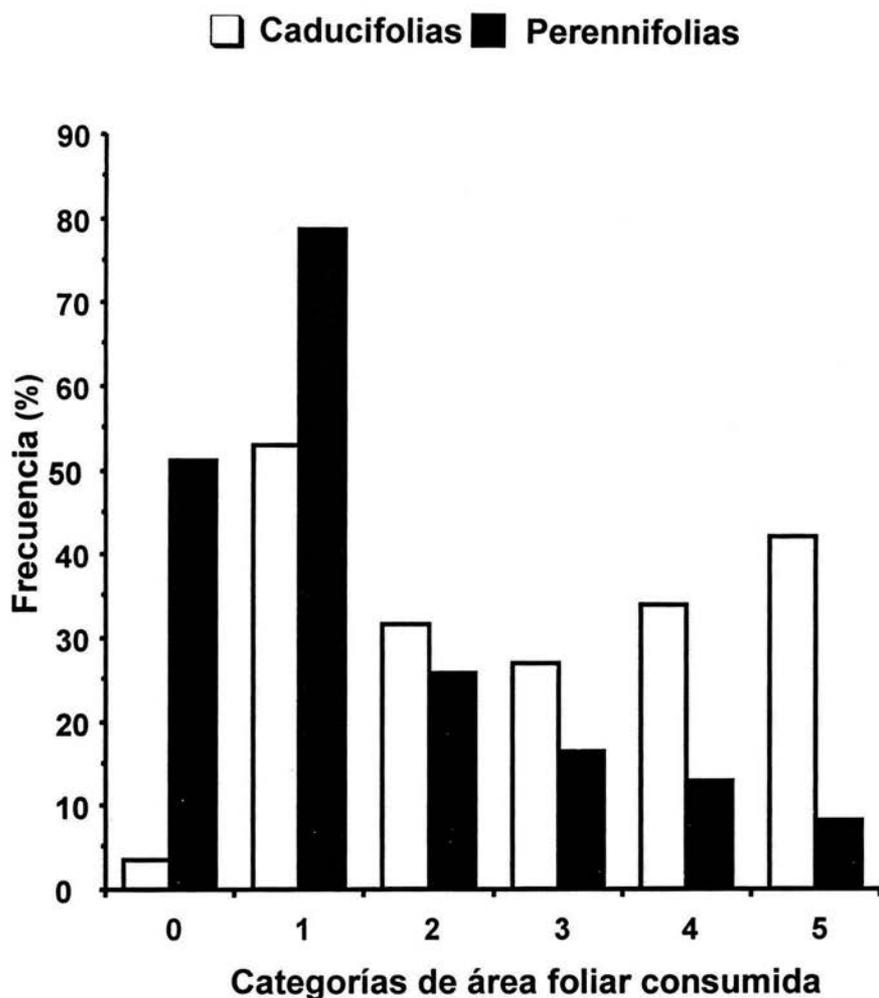


Fig.1. Distribución de frecuencias del daño en hojas de plantas perennifolias (vegetación riparia) y caducifolias colectadas en Palo Verde, Costa Rica, en 1989. Las categorías corresponden a los siguientes porcentajes de área foliar consumida: 0=0%; 1=1-6%; 2=6-12%; 3=12-25%; 4=25-50%; 5=50-100%. (Tomado de Dirzo y Domínguez 1995).

HIPÓTESIS SOBRE LA HERBIVORÍA EN ESPECIES CADUCIFOLIAS Y PERENNIFOLIAS

Estudios como los de Stanton (1975) y Dirzo y Domínguez (1995) sugieren que las plantas de los bosques caducifolios, al perder su follaje durante la época seca, están menos expuestas a largos periodos de herbivoría. Bajo estas circunstancias los insectos folívoros, a pesar de que sus poblaciones se ven reducidas en esta época (Coley 1988), podrían buscar alimento en los bosques riparios, en donde el follaje está presente todo el año, haciendo que el periodo de herbivoría sea más largo e intenso, generando así, posiblemente, una presión de selección muy fuerte para estas plantas siempre verdes, y menor para las plantas caducifolias. Por esta razón, y bajo el supuesto de que esto ha ocurrido durante mucho tiempo (*i.e.* generaciones de las plantas), se podría esperar que las plantas perennifolias, como respuesta adaptativa, desarrollen mecanismos de defensa que les confieran mayor resistencia a los herbívoros, inversión que al parecer no tendrían que hacer las plantas caducifolias, pues los niveles de herbivoría son mayores en éstas que en las perennifolias y tal vez las caducifolias estén invirtiendo en otro tipo de estrategias como la producción masiva de hojas.

En la medida en que la concentración de lignina sea un parámetro en el que se puede reflejar el nivel de inversión en defensa, se podría argumentar que la hipótesis tiene cierto nivel de consistencia interna, pues es mayor en las plantas perennifolias que en las caducifolias (Dirzo y Domínguez 1995, Karban y Baldwin 1997). Así mismo, se ha encontrado que la concentración de nutrientes (proteínas, azúcares, nitrógeno, contenido de agua) en las hojas maduras de las especies perennifolias es menor que en las caducifolias (Aerts 1995).

Tomando este tipo de estudios como punto de partida esperé encontrar que las tasas de herbivoría entre especies perennifolias y caducifolias difirieran y evaluar qué tan significativa era esta diferencia. Puse a prueba, de manera indirecta, la inferencia de que la presión de selección ejercida por el largo

periodo en el que las plantas perennifolias se encuentran expuestas a la herbivoría ha dado lugar a la evolución de mecanismos de defensa. Así mismo, esperé que el desarrollo de mecanismos de defensa se encontraran más representado en las plantas perennifolias que en las caducifolias. En la Tabla 1 se resumen las características generales de ambos tipos de vegetación y las hipótesis planteadas en este trabajo.

Tabla 1. Características generales de las plantas de selva caducifolia y selva riparia, y las hipótesis investigadas en este estudio.

CARACTERÍSTICAS	SELVA CADUCIFOLIA	SELVA RIPARIA
Follaje	Estacional	Permanente
Longevidad foliar	Corta	Larga
Tasa de recambio foliar	Rápida	Lenta
Exposición a la herbivoría	Corta	Larga
Disposición de recursos	En lluvias (6-8 meses al año)	Baja todo el año
Concentración de nutrientes en hojas maduras	Mayor	Menor
Valor nutricional de la hoja	Alto	Bajo
Concentración de Lignina	Baja	Alta
HIPÓTESIS		
Herbivoría	Alta	Baja
Respuesta defensiva	Menor	Mayor

OBJETIVOS Y PREGUNTAS

Tomando como antecedente la propuesta de Stanton (1995) sobre la heterogeneidad en la herbivoría en plantas con fenología contrastante, y su posible respuesta ante la presión de selección por este tipo de daño, el objetivo de este estudio fue explorar las relaciones entre el patrón fenológico y los patrones de herbivoría. Específicamente, esta investigación intenta contestar las siguientes preguntas.

1.- ¿Cuáles son las tasas de herbivoría en plantas perennifolias (típicas de la vegetación riparia) y en plantas caducifolias (típicas de la selva caducifolia) de una selva estacional?

Para responder a esta pregunta me propuse evaluar la tasa de herbivoría en plantas de especies representativas de cada una de los dos tipos de vegetación al principio y al final de la estación de lluvias.

2.- ¿Las diferencias en los niveles de herbivoría entre los dos grupos de especies de plantas estudiadas en el campo, se asocian de manera positiva con su aceptabilidad a herbívoros en condiciones de laboratorio?

Para responder a esta pregunta llevé a cabo experimentos de aceptabilidad del follaje usando herbívoros generalistas.

3.- ¿Existe una relación entre las tasas de herbivoría y la concentración de metabolitos secundarios en las hojas de las plantas estudiadas?

Para evaluar esto me propuse llevar a cabo estudios químicos cuantitativos sobre la concentración de metabolitos secundarios, en concreto el grupo de los fenoles, utilizando el follaje de las mismas especies.

Dado que se ha encontrado que algunos atributos físicos del follaje pueden operar como mecanismos de defensa (al menos al nivel próximo), incluí estas dos preguntas adicionales:

4.- ¿Existe variación en la dureza foliar de cada una de las especies y está relacionada con las tasas de herbivoría?

Para esta evaluación medí la dureza del follaje de las especies seleccionadas y la comparé con los obtenidos en el estudio de herbivoría.

5.-¿Existe diferencia en la pubescencia foliar entre las especies y tiene relación con las tasas de herbivoría?

Abordé este punto cuantificando la densidad de tricomas en muestras de follaje de las especies de estudio.

SITIO DE ESTUDIO

RESERVA DE LA BIOSFERA SIERRA DE HUAUTLA, MORELOS

Este estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (REBIOSH), la cual se localiza al sur del estado de Morelos. La reserva está limitada al norte por la carretera Chinameca-Tepalcingo, al sur por el Río Amacuzac y el estado de Guerrero, al este por el estado de Puebla y al oeste por el Río Cuautla. Abarca los municipios de Tlaquiltenango y Tepalcingo (Fig.2).

Con base en la clasificación de Miranda y Hernández-X (1963), la vegetación del área corresponde a una selva baja caducifolia, tomando en cuenta la fisonomía del sitio, el biotipo (forma de vida) de sus especies dominantes y los factores climáticos y edáficos. En el sistema de clasificación utilizado por Rzedowski (1978) la vegetación corresponde al bosque tropical caducifolio.

En 1993 la zona fue decretada como Zona Sujeta a Conservación Ecológica y el 10 de julio de 1999 fue declarada como Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, abarcando más de 59 mil hectáreas de selva baja caducifolia, la cual se encuentra pobremente representada en el Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas (INE 1998). Con ello, se ubica como una de las dos reservas con extensión significativa de esta clase de selva, ya que la estación de biología Chamela (que incluye 1600 ha), logrando mayor extensión con la zona adyacente de Cuixmala (13 142 ha) es de las pocas superficies extensas de Selva baja caducifolia protegida en el país y particularmente en la cuenca del río balsas (INE 1998). La reserva se encuentra a cargo del Centro de Educación Ambiental e Investigación de la Sierra de Huautla (CEAMISH), de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos.

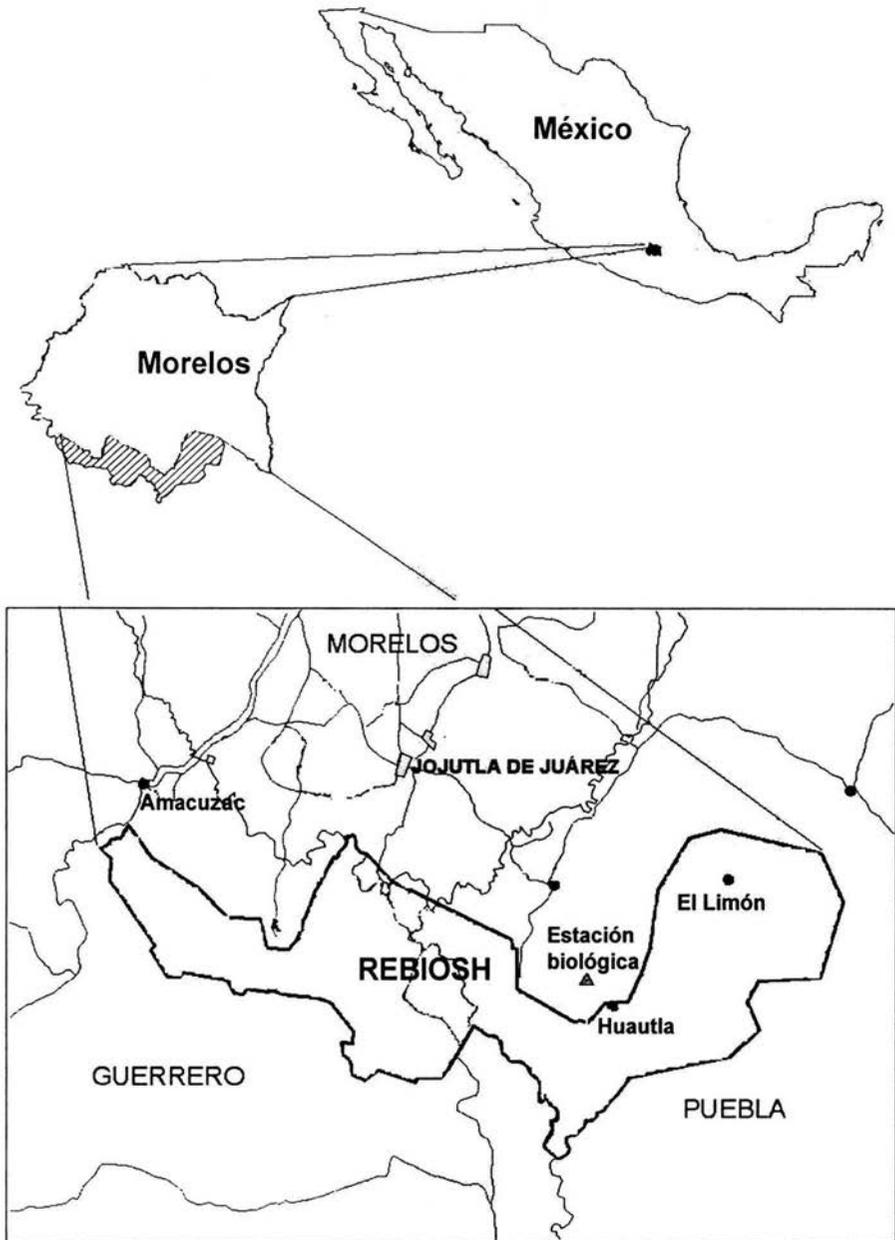


Fig. 2. Ubicación geográfica del sitio de estudio en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla (REBIOSH) en el estado de Morelos, México.

En diversos trabajos acerca del estado de Morelos se incluye información sobre el área que comprende la reserva (Chávez y Ocampo 1979, Bajonero 1982, Dorado 1983, Hernández 1983, Gómez y Chong 1985, Dorado 1987, Maldonado y Monroy 1987, 1988, Cedillo 1990, INEGI 1990, Maldonado y Heras 1990, Monroy y Maldonado 1990, 1993, Maldonado y Castillo 1992, Aguilar 1993, Castro-Franco y Bustos-Zagal 1994, Dorado 1997). Dentro de los estudios que se han realizado en la reserva de Huautla (ver Pérez 1982, Pérez *et al.* 1992), encontramos la tesis de Maldonado (1997), en la que se señala la existencia de 742 especies de plantas, 421 de las cuales tienen algún uso (56.73%). En el estado de Morelos encontramos una riqueza biótica considerable, que se expresa en sus tipos de vegetación contrastantes (bosque templado y selva tropical), de los cuales la selva baja caducifolia originalmente presentaba una amplia distribución (70% de la reserva) (Maldonado 1997). Actualmente la selva baja caducifolia del estado de Morelos se encuentra seriamente amenazada por la deforestación (Trejo y Dirzo 2000).

FISIOGRAFÍA

Esta reserva se ubica dentro de dos provincias fisiográficas, la primera que incluye la porción oriente y casi todo el sur es la del Eje Neovolcánico, con altitudes que aumentan de la periferia hacia el centro, de 800 hasta 1,650 m s.n.m. La segunda zona, al occidente, pertenece a la Sierra Madre del Sur, con lomeríos intrincados y mesetas pequeñas con altitudes de los 900 a los 1,400 m s.n.m. Hidrológicamente pertenece a la Cuenca del Río Balsas, ocupando el extremo austral de la subcuenca del Río Amacuzac (Maldonado 1997).

SUELOS

El mosaico edáfico de esta zona es poco variado, encontrándose cuatro tipos de suelo, entre los que domina el Feozem háplico, que se caracteriza por tener una capa superficial oscura, suave y rica en materia orgánica y nutrientes, y en el subsuelo una capa de acumulación de arcilla. Además se encuentra el

Feozem calcárico que contiene cal en todos sus horizontes y es el más fértil para las actividades agropecuarias. En las sierras y sus laderas el Litosol es el más abundante, con profundidad menor a 10 cm, delimitado por roca, tepetate o caliche cementado, con relieve accidentado, lecho rocoso y puede tener más de 20 cm de profundidad. Esta unidad es sumamente susceptible a la erosión. En menor proporción se encuentra el Regosol eútrico y Vertisol pélico (Maldonado 1997).

HIDROLOGÍA

El área se encuentra en la región hidrológica RH18 (Maldonado 1997), de la cuenca del Río Balsas, en la subcuenca del río Amacuzac, con tres divisiones. Al oriente, en la subregión de Huautla, se localiza la subcuenca del arroyo Quilamula; hacia el norte, cerca de Nexapa, se localiza la del Río Cuautla; y hacia la región de Cerro Frío se ubica la subcuenca del Río Salado, drenando todos hacia el río Amacuzac. Los ríos permanentes son el Amacuzac y el Cuautla. Existen algunos escurrimientos temporales de las barrancas de Teolinca, El Limón, Ajuchitlán y Quilamula.

La actividad agropecuaria y los asentamientos humanos han promovido el desarrollo de numerosas presas y represas de la región. Las presas de mayor importancia son: Ajuchitlán, Lorenzo Vázquez, Mariano Matamoros, Quilamula, El Limón y la del Valle de Vázquez, con utilidad para riego, abrevaderos, y para el cultivo de mojarra y carpa. Estas presas fueron construidas entre los años de 1985-1986 (Maldonado 1997).

CLIMA

En la parte sur del estado en general se presenta el clima cálido subhúmedo, el más seco de los subhúmedos ($Awo''(w)(i)g$), con un cociente P/T menor de 43, con régimen de lluvias en verano y canícula; con un porcentaje de lluvia invernal menor de 5, isotermal y con oscilación de las temperaturas medias mensuales entre 7 y 14°C. La temperatura más alta es en el mes de mayo y oscila entre 26°C y 27°C. La marcha de la temperatura es tipo Ganges, es decir que el mes más caliente del año es anterior a junio (García 1981) (Fig.3).

En las laderas medias de la Sierra de Huitzucó, en la unidad de Cerro Frío, se presentan islas de clima cálido subhúmedo ($Aw_1''(w)(i)g$), con un índice de humedad superior al clima dominante y con un cociente P/T comprendido entre 43.2 y 55.3".

Entre los 1,600 y 2,400 m s.n.m. se presenta un clima semicálido subhúmedo ($A(C)w_1''(w)ig'$) con lluvias en el verano, intermedio, por su humedad, entre w_1 y w_2 ; con canícula o sequía de medio verano, porcentaje de lluvia invernal menor al 5 de la anual (w), isotermal, y con oscilación menor de 5°C (Rzedowski 1978).

La precipitación del área es 900 mm anuales y se restringe al verano, entre junio y principios de octubre (Fig. 3). Los máximos picos de precipitación son en julio y septiembre, con una canícula en el mes de agosto.

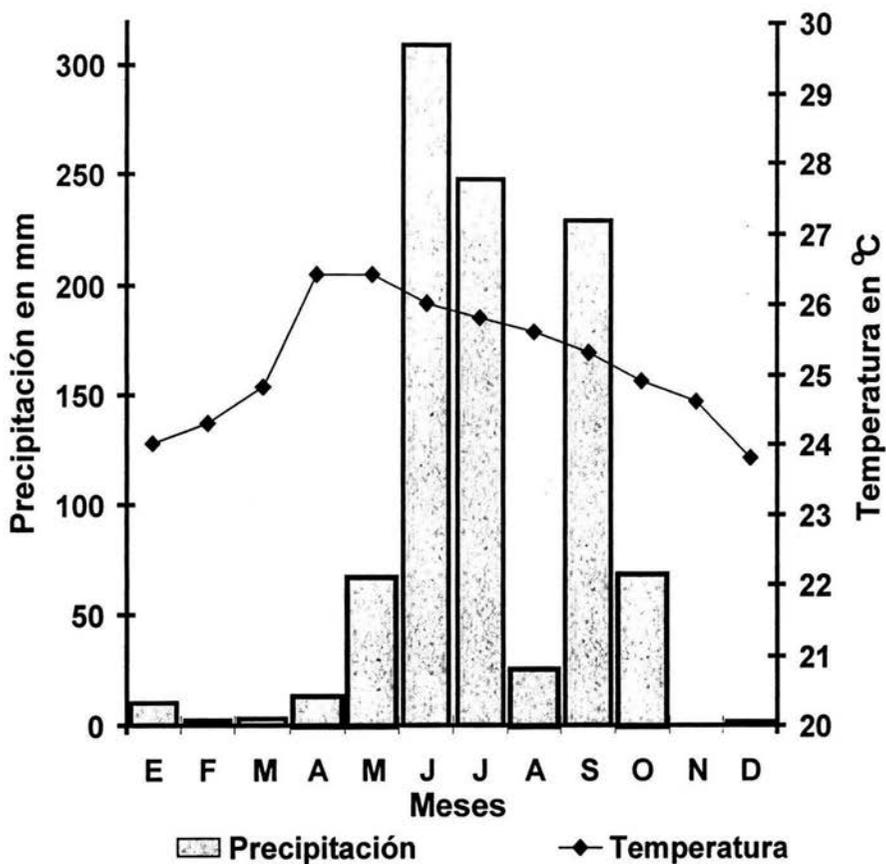


Fig. 3. Diagrama ombrotérmico de la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla. Datos de la estación metereológica de Huautla, Morelos 1999.

VEGETACIÓN

Como apunté anteriormente, en las lomas de la zona el tipo de vegetación que caracteriza a la Sierra de Huautla, corresponde a selva baja caducifolia (SBC) (Miranda y Hernández X. 1963) o bosque tropical caducifolio (Rzedowski 1978).

La SBC se presenta en general desde el nivel del mar hasta los 1,800 m s.n.m. y en el estado de Morelos se distribuye entre los 800 y los 1,800 m s.n.m.

El patrón de precipitación explicado anteriormente produce una fenología contrastante. Casi todas las especies pierden sus hojas durante el periodo de secas, que puede durar de 6-8 meses al año, provocando un contraste en la fisonomía de la vegetación entre la época de lluvias y la de secas. El contraste climático es tan drástico que es posible encontrar poblaciones de cactáceas, siendo más abundantes las de tipo columnar (Miranda y Hernández-X, 1963).

Entre las características fisonómicas distintivas de esta selva destaca la presencia de un solo estrato arbóreo, que oscila entre los 4 y 10 m de alto, ocasionalmente llegando a 15 m; de ahí el nombre de selva baja. El estrato arbustivo varía y en situaciones de poca perturbación el estrato herbáceo está poco desarrollado y puede ser ausente. La presencia de líquenes y bromeliáceas es abundante (Miranda y Hernández X. 1963, Rzedowski 1978).

Dominan las hojas compuestas y/o cubiertas por pubescencia, y el tamaño predominante de las hojas es nanófilo. Por lo general los troncos de los árboles son cortos, robustos, torcidos y ramificados cerca de la base. El estrato herbáceo sólo puede apreciarse en la época de lluvias.

En las cañadas se desarrolla una vegetación de galería o riparia, con árboles perennifolios que alcanzan una mayor altura (incluso de 15 a 20m). Ésta mantiene un contingente florístico distinto, con especies de árboles de gran porte, incluyendo varios géneros de la selva húmeda o subhúmeda. Sin embargo, algunas especies del bosque caducifolio se pueden presentar en las cañadas (R. Dirzo, *dixit*).

FLORA

En el área de Sierra de Huautla existe un total de 979 especies de plantas vasculares, dentro de 219 géneros y 83 familias. De estas últimas las más ricas en especies son: Fabaceae, Poaceae, Asteraceae y Burseraceae. La familia Burseraceae sólo está representada por un género (*Bursera*), con 13 especies, de gran importancia económica, debido en parte a su contenido de resinas y aceites (Dorado 1997).

Dorado (1989,1997) reporta como especie endémica a *Brongniartia vazquezii*: (Fabaceae), pero como ya se había mencionado en la introducción, este tipo de selvas han sido poco estudiadas, por lo que podemos considerar nuestro conocimiento como incompleto al respecto.

Las especies más características son *Bursera longipes*, *B. morelensis*, *B. aptera*, *B. fagaroides*, *B. lancifolia*, especies llamadas cuajotes y que tienen corteza papirácea. Otro grupo de especies de *Bursera*, cuya corteza no se desprende en escamas papiráceas, conocidas como copales, son: *B. copallifera*, *B. submoniliformis*, *B. bipinnata*, *B. bicolor*, *B. glabrifolia*, *B. aloexylon*. Otras especies conspicuas son *Ceiba parvifolia*, *Amphipterygium adstringens*, *Lysiloma divaricata*, *Ipomoea murucoides*, *I. intrapilosa*, *I. wolcottiana*, *I. Arborescens*, *Acacia* spp. *Conzattia multiflora*.

Las asociaciones típicas de los arroyos y cañadas, compuestas por árboles de talla más grande que el promedio de la selva tienen como especies representativas a: *Licania arborea*, *Sapindus saponaria*, *Ficus petiolaris*, *F. tecolutensis*, *Daphnopsis americans*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Pithecellobium dulce*, *Astianthus viminalis*, *Bursera grandifolia*, *Euphorbia fulva*, *Salix humboltiana*, *Leucaena esculenta*, entre otros. Muchas de estas especies son perennifolias, aunque algunas caducifolias de las lomas se pueden encontrar entremezcladas aquí. Otra de las asociaciones representativa es la compuesta por cactáceas columnares y candelabrifformes. Ejemplo de ellas son: *Stenocereus stellatus*, *S. weberi*, *S. beneckeii*, *S. dumortieri*, *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *Myrtillocactus geometrizans*. En las zonas alteradas encontramos asociaciones secundarias formadas principalmente por arbustos

espinosos de la familia Fabaceae como son: *Acacia farnesiana*, *A. pennatula*, *A. cochliacantha*, *A. bilimeckii*, *Pithecellobium acatlense*, *Mimosa polyantha*, *M. benthamii*, *Prosopis laevigata*.

FAUNA

Según la división hecha por Darlington (1957), la zona de estudio se encuentra dentro de la región Neotropical, la cual abarca las tierras bajas tropicales mexicanas hasta Sudamérica.

A continuación menciono sólo algunas de las especies silvestres conocidas para la zona (Castro-Franco y Bustos-Zagal 1994; Gaviño 1992 y Vargas y Santillán 1990, Zaragoza 1996):

Insectos: encontramos odonatos, abejas, avispas sociales y cerambícidos. Las luciérnagas son el grupo biológico con el mayor número incluyendo

Cratomorphus, *Plateros*, *Photinus*, y *Pyropygodes huautlae*. De hecho, existe un grupo taxonómico de luciérnagas del género *Plateros*, que se denomina *Huautlaensis*. De Lepidópteros, se han registrado un total de 325 y 44 especies relictuales de mariposas

Peces: mojarra (*Cichlasoma istlanum*), carpa (*Ciprinus carpio*) y el bagre (*Istlariius balsanus*).

Anfibios: rana (*Rana spectabilis*), y sapo (*Bufo marmoreus*).

Reptiles: víbora de cascabel (*Crotalus durissus culminatus*), iguana (*Ctenosaura pectinata*), tilcuete (*Drymarchon rubidus*), jaquimilla (*Agkistrodon bilineatus bilineatus*), y falso coralillo (*Lampropeltis triangulum*).

Aves: colibríes (*Cynanthus sordidus*), chachalacas (*Ortalis poliocephala*), tortolita (*Columbina inca*), codorniz (*Colinus virginianus*), huilota (*Zenaida macroura*), quebrantahueso (*Polyborus cheriwal*), gavilán (*Accipiter striatus*), aguililla (*Buteo nitidus*), zopilote (*Coragyps atratus*) y aura (*Catarthes aura*).

Mamíferos: venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), tigrillo, *Puma*, yaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*), conejo (*Sylvilagus floridanus*), zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*), coyote (*Canis latrans*), mapache

(*Procyon lotor*), tlacuache (*Didelphis virginiana*), cacomixtle (*Bassariscus astutus*), zorrillos de los géneros *Conepatus*, *Mephitis* y *Spilogale*, así como murciélagos de los géneros *Artibeus*, *Leptonicterix*, *Pteronotus*, *Mormoops*, *Myotis*, *Lasirus*, *Balantiopteryx* y el vampiro *Desmodus rotundus*.

MÉTODO DE ESTUDIO

Para la realización de este estudio elegí especies con fenologías contrastantes (perennifolias y caducifolias) y que representan componentes específicos del bosque caducifolio y de bosque ripario (Tabla 2). En total, utilicé 22 especies, catorce de las cuales son caducifolias y ocho son perennifolias. El contraste en el número de especies seleccionadas refleja en parte diferencias en la riqueza de especies de ambos grupos; la flora del hábitat ripario es considerablemente más pobre que la del hábitat no ripario (Lott *et al.* 1987, Pérez *et al.* 1992).

Para las mediciones de herbivoría, todas las especies seleccionadas estuvieron representadas por tres individuos independientes. Procuré que todos los individuos de las especies elegidas representativas de cada uno de los hábitos fenológicos estuvieran lo más cercanos posible. Es decir, los individuos de las especies caducifolias se ubicaron en la selva baja adyacente, a lo largo de la cañada en la que se encontraron las de las especies perennifolias.

Las especies elegidas incluyen a 20 familias. Sólo dos especies caducifolias pertenecen a la misma familia (Apocynaceae: *Stemmadenia bella* y *Plummeria rubra*). Igualmente sólo dos especies perennifolias pertenecen a una sola familia (Moraceae: *Ficus obtusifolia* y *Ficus cotinifolia*).

En todas las especies cuantifiqué las siguientes variables: tasa de herbivoría, aceptabilidad del follaje, dureza de las hojas, pubescencia y concentración de metabolitos secundarios (fenoles), según se describe enseguida.

Tabla 2. Especies caducifolias y perennifolias elegidas para el presente estudio.

ESPECIES CADUCIFOLIAS	FAMILIA	CLAVE
<i>Bunchosia cannesens</i>	Malphigiaceae	BUCA
<i>Annona squamosa</i>	Annonaceae	ANSQ
<i>Gliricidia sepium</i>	Fabaceae	GLSE
<i>Hamelia patens</i>	Rubiaceae	HAPA
<i>Swietenia humilis</i>	Meliaceae	SWHU
<i>Stemmadenia bella</i>	Apocynaceae	STEBE
<i>Ruprechtia fusca</i>	Polygonaceae	RUFU
<i>Bursera grandifolia</i>	Burseraceae	BUGR
<i>Ziziphus amole</i>	Rhamnaceae	ZIAM
<i>Jacaratia mexicana</i>	Caricaceae	JAME
<i>Gyrocarpus jathrophifolius</i>	Hernandiaceae	GYJA
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	Bombacaceae	PSEL
<i>Comocladia engleriana</i>	Anacardiaceae	COEN
<i>Plumeria rubra</i>	Apocynaceae	PLRU
PERENNIFOLIAS		
<i>Licania arborea</i>	Chrysobalanaceae	LIAR
<i>Ficus insipida</i>	Moraceae	FIIN
<i>Syderoxylon capiri</i>	Sapotaceae	SYCA
<i>Sapium macrocarpum</i>	Euphorbiaceae	SAMA
<i>Ficus cotinifolia</i>	Moraceae	FICO
<i>Vitex mollis</i>	Verbenaceae	VIMO
<i>Piper leucophyllum</i>	Piperaceae	PILE
<i>Astianthus viminalis</i>	Bignoniaceae	ASVI

HERBIVORÍA

Para evaluar la tasa de herbivoría utilicé diez hojas al azar de cada uno de los tres individuos de cada especie. Las hojas se seleccionaron de tal forma que al inicio del estudio (2-4 de agosto 1999), tuvieran cero daño. Indicando que eran jóvenes. Ya que se ha encontrado que la mayoría del daño por herbivoría corresponde a esta fase (Coley y Barone 1996, Dirzo y Domínguez 1995), el método usado permite observar el daño acumulado en las hojas.

Todas las hojas fueron marcadas individualmente mediante anillos de alambre de colores diferentes. En cada hoja medí el daño foliar en dos fechas, que corresponden al daño inicial (2-4 agosto de 1999) (correspondiente a cero, en este caso) y al daño final (10-12 septiembre de 1999). De este modo obtuve datos que representan el daño acumulado en las hojas y se evita el error provocado por las mediciones puntuales (Filip *et al.* 1995).

En total, utilicé 240 hojas de plantas perennifolias (10 por individuo X 3 individuos X 8 especies) y 420 hojas de plantas caducifolias (10 por individuo X 3 individuos X 14 especies).

Para medir el daño final filmé cada una de las hojas marcadas con una cámara Handycam, lo cual me permitió obtener imágenes congeladas de las mismas. Dichas imágenes se digitalizaron en el Laboratorio de Interacción Planta-Animal (Instituto de Ecología, UNAM) mediante el programa MORPHOSYS v1.26 (1990). Este programa nos permite calcular el porcentaje de área foliar consumida mediante el trazo del contorno de una hoja intacta, lo cual estima el área foliar total. El trazo de las áreas dañadas (o la sumatoria de ellas) define el área foliar consumida. Finalmente, el cociente del área consumida sobre el área total (X100) estima el porcentaje de área foliar consumida (%AFC).

Con las mediciones de área foliar consumida en las dos fechas, AFC_1 (área foliar inicial) y AFC_2 (área foliar final), y el tiempo transcurrido entre ellas, se calcularon las tasas de herbivoría (TH) mediante la siguiente fórmula:

$$TH = \frac{\% AFC_2 - \% AFC_1}{\text{Número de días}}$$

Dado que, por lo general, el daño inicial fue cero, el numerador de la fórmula se simplifica al $\%AFC_2$ al final. En los casos en los que las hojas no estuvieran intactas al inicio, se siguió el procedimiento descrito para el daño final (digitalizando el daño inicial para tomar el dato como AFC_1).

ACEPTABILIDAD DEL FOLLAJE

La aceptabilidad del tejido foliar puede estar relacionada con la eficiencia de los mecanismos de defensa que las plantas han desarrollado en contra de los herbívoros. Por esta razón, realicé pruebas de aceptabilidad de follaje de tipo cafetería (Dirzo 1980). Esta prueba consistió en ofrecer simultáneamente a un herbívoro generalista follaje de ambos grupos fenológicos.

Este experimento se realizó con larvas de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera, Noctuidae) de tercer estadio. Estas larvas generalistas fueron donadas por el Centro de Investigación para el Mejoramiento del Maíz y el Trigo (CIMMYT). Usé larvas de la misma edad para homogeneizar lo más posible a los individuos. Previo al montaje del experimento las alimenté abundantemente con la misma dieta artificial que se utiliza en el CIMMYT (maíz, frijol, soya y sorgo molidos; F. Meraz com. pers.), durante 12 hrs. Posteriormente, 5 hrs. antes del experimento, les retiré el alimento, lo que aseguró un periodo de ayuno, el cual también controlé.

El material foliar utilizado en estas pruebas fue colectado en agosto del 2000. Para montar el experimento se formaron parejas al azar de una especie caducifolia y una perennifolia, como se indica en la Tabla 3.

El follaje ofrecido consistió en cuadros de 1.5 X1.5 cm que fueron colocados en un recipiente plástico de 6 cm de diámetro por 4 cm de alto, cubierto con una tapa. Al centro del recipiente se colocó la larva sobre un algodón humedecido.

Las larvas se dejaron durante 12 horas (de las 11 PM a las 11 AM) en condiciones de laboratorio. Posteriormente obtuve la medición de área foliar consumida (mm²) con un medidor de áreas foliares (LICOR, Δ T Area meter, devices, Ltd. Cambridge, England) en el Laboratorio de Interacción Planta-Animal del Instituto de Ecología de la UNAM.

Tabla 3. Parejas de especies perennifolias y caducifolias utilizadas en los experimentos de aceptabilidad.

Pares	Caducifolias	Perennifolias
1	<i>Hamelia patens</i>	<i>Licania arborea</i>
2	<i>Ziziphus amole</i>	<i>Sapium macrocarpum</i>
3	<i>Plumeria rubra</i>	<i>Piper leucophyllum</i>
4	<i>Comocladia engleriana</i>	<i>Piper leucophyllum</i>
5	<i>Gliricidia sepium</i>	<i>Sapium macrocarpum</i>
6	<i>Pseudobombax ellipticum</i>	<i>Vitex mollis</i>
7	<i>Jacaratia mexicana</i>	<i>Ficus cotinifolia</i>
8	<i>Stemmadenia bella</i>	<i>Astianthus viminalis</i>
9	<i>Swietenia humilis</i>	<i>Ficus insipida</i>
10	<i>Bursera grandifolia</i>	<i>Syderoxylon capiri</i>

DUREZA DEL FOLLAJE

La dureza del follaje resulta ser un indicador útil, si bien indirecto, de las características defensivas de las hojas, ya que puede representar una defensa mecánica, o bien ser indicador de la concentración de taninos defensivos (Feeny 1970, Dirzo 1982, Coley 1987, Coley y Barone 1996). Para evaluar la dureza de las hojas colecté 20 hojas por individuo, de tres individuos de cada especie, de las ocho especies perennifolias y las catorce caducifolias. Realicé cinco mediciones por hoja con un penetrómetro manual (Chatillon N.Y. USA 0-500 g.). El penetrómetro estima la fuerza (g) que se necesita para perforar las hojas.

PUBESCENCIA

Para calcular la densidad de tricomas por unidad de área (pubescencia) tomé 5 hojas de cada especie previamente prensadas y secadas en un horno de las cuáles obtuve cinco impresiones de la haz y cinco del envés, colocando una capa delgada de pegamento blanco sobre el tejido. Esperé a que se secase para separar la película de adhesivo con la impresión foliar. Realicé las cuantificaciones de tricomas en el Laboratorio de Interacción Planta-Animal con un microscopio Olympus BH-2 seleccionando al azar tres campos (área=1.86 mm²) de cada hoja, por la haz y por el envés, dando un total de 15 campos por especie para cada uno de los lados de la hoja. Considerando que catorce especies eran caducifolias, el número de campos observados en estas especies fue 210. El número correspondiente a las ocho especies perennifolias fue de 120 campos.

METABOLITOS SECUNDARIOS

Para evaluar la producción de defensas químicas, y después de los censos de herbivoría en el campo, tomé muestras de follaje de las plantas evaluadas para detectar la presencia y concentración de polifenoles por medio de pruebas de espectrofotometría. Realicé estas pruebas en el Laboratorio 2-10 del Instituto de Química de la UNAM, bajo la asesoría del Dr. Ricardo Reyes Chilpa.

Para la detección de fenoles utilicé el método propuesto por Price y Buttler 1977 (Waterman y Mole 1994). Este método se basa en reacciones REDOX, en las que los iones fenolatos son oxidados y los iones férricos son reducidos a un estado en el que pueden ser detectados por la formación del compuesto azul de Prusia ($\text{Fe}_4(\text{Fe}(\text{CN})_6)_3$) con un reactivo que contenga Ferrocianina. Este compuesto es detectable en el espectrofotómetro (Pharmacia Ultrospec 3000 biotec uv /visible Spectrophotometer) a 720 nm (Waterman y Mole 1994).

Calculé la concentración de fenoles en cada muestra a partir de una curva patrón, que se construye con concentraciones conocidas de ácido tánico y con ésta se comparan los datos obtenidos de la medición de los extractos de las plantas, por lo tanto los resultados de absorbancia se encuentran dados en equivalentes de ácido tánico. Los extractos fueron preparados con el material colectado en septiembre de 1999.

Para elegir el tanino con el que construí la curva patrón verifiqué, en el "Dictionary of Natural Products" del Instituto de Química de la UNAM (base de datos donde se concentra la información recabada por la comunidad de investigadores que trabajan con plantas), si existían trabajos previos de las plantas con las que trabajé. Como sólo encontré información sobre *Hammelia patens* (presencia de alcaloides) decidí usar el ácido tánico, ya que es uno de los taninos más utilizados en pruebas biológicas y es sugerido para obtener un panorama general (Price y Buttler 1977). El blanco de la curva patrón debe cumplir ciertos requisitos (Waterman y Mole 1994): el volumen de la muestra debe ser de tan sólo el 1% del volumen total con todo y disolventes y reactivos, esto con el afán de que la coloración propia de la muestra no interfiera con la

lectura obtenida por la reacción. Las muestras y las diluciones en las concentraciones de 10, 8, 6, 4, 2, 1 y 0 mg/l, para la construcción de la curva patrón, deberá tener el mismo volumen con los disolventes y reactivos en las mismas concentraciones. Para la preparación de la solución stock, tomé 14 mg de ácido tánico y aforé con agua destilada a 50 ml. Llegando a un volumen final de 31 ml, que incluye los disolventes, agua destilada y reactivos. Realicé nueve repeticiones para cada concentración. Así, en el momento de la lectura en el espectrofotómetro, toda sustancia oxidable con el reactivo es apreciada como fenol.

Para la extracción de los fenoles molí la lámina foliar seca, con 30 mg (peso seco), y realicé la extracción con 1.5 ml de metanol-acuoso 9:1 (Waterman y Mole 1994). Después la coloqué en el vortex por 3 min., filtré y enjuagué el matraz con 1.5 ml de metanol acuoso, y llevé a un volumen de 28 ml con agua destilada. (Es muy importante tener listo el espectrofotómetro a 720 nm antes de añadir los reactivos, ya que los tiempos de reacción son muy importantes y la lectura de absorbancia cambia cada 30 segundos.)

Posteriormente agregué 1.5 ml de cloruro férrico, y después de tres minutos, el ferrocianuro de potasio, y se dejaron pasar diez minutos para la lectura. (Es importante que todas las muestras se lean en este intervalo de tiempo para disminuir las variaciones.) De cada especie se realizaron seis mediciones.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

La mayoría de los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el paquete estadístico Statistica 6.0. Sólo la prueba exacta de Fisher se realizó con el paquete estadístico JMP (3.2.1).

Se realizaron análisis de regresión para estudiar la relación entre las tasas de herbivoría (% área foliar consumida/día) como variable de respuesta y las siguientes variables explicativas: dureza foliar (g), pubescencia (trichomas/mm²), concentración de fenoles (eq. Ác. Tánico) con dos extracciones, metanol acuoso y con agua.

Comparé las tasas de herbivoría, dureza, pubescencia, y extracciones con metanol acuoso y agua de ambos grupos fenológicos con la prueba de la mediana (Zar 1974).

Realicé una correlación no paramétrica entre la tasa de herbivoría y la dureza, las concentraciones de metabolitos secundarios, y los tricomas.

La regresión de dureza contra la tasa de herbivoría fue logarítmica y en todos los casos llevé a cabo un análisis de varianza para evaluar la significancia estadística de las regresiones.

En el caso de la aceptabilidad (mm²) realicé un análisis adicional mediante tablas de contingencia de 2 X 2, aplicando la prueba exacta de Fisher, para determinar si existía una preferencia significativa por alguno de los dos grupos estudiados de plantas (perennifolias y caducifolias) y una *t* pareada.

RESULTADOS

HERBIVORÍA

De las ocho especies perennifolias que incluí en este estudio, no me fue posible evaluar el daño de *Astiantus viminalis* en la segunda visita al campo, porque la temporada de lluvias de 1999 originó una crecida del río que arrastró a los tres individuos de esta especie. Esto imposibilitó el calcular las tasas de herbivoría, por lo que en este caso el análisis incluye sólo siete especies perennifolias.

La especie *Plumeria rubra*, del grupo de las caducifolias, presentó una herbivoría muy alta y la mayoría de los alambres que utilicé para marcar las hojas los encontré en la base de los individuos. En otros trabajos se hace referencia a la fuerte herbivoría que sufre esta especie (Filip *et al.* 1995; R. Dirzo, *dixit.*) y por eso consideré a las hojas faltantes (de las que sólo encontré el alambre) con un 100% de herbivoría.

Independientemente de la identidad de las especies, se puede observar que la herbivoría muestra una variación considerable, con un ámbito de variación en las tasas de herbivoría de 0.005 (*Sapium macrocarpum*) a 0.604% (*Plumeria rubra*) por día. La Figura 4 muestra que la distribución de frecuencias de las tasas de herbivoría tiene una tendencia bimodal, con una predominancia de especies de poco daño, y una minoría de las especies con tasas relativamente altas. Como se observa, el 48% de las especies tienen tasas \leq 0.090% de área foliar consumida/día, y las dos primeras clases (con valores de daño de hasta 0.176%) abarcan el 86% de las especies. La clase de especies con daño relativamente alto sólo incluye a dos especies, con tasas de 0.435 a 0.664%/día (*Ziziphus amole* y *Plumeria rubra*).

La Figura 5 muestra la variación en el daño en todas las especies estudiadas y su fenología. La variación interespecífica observada no parece ser totalmente independiente de la fenología de las especies. Por ejemplo, las siete especies perennifolias tuvieron tasas de daño menores que la mediana, mientras que nueve de las catorce especies caducifolias tuvieron tasas que sobrepasan el valor de la mediana (Fig.5).

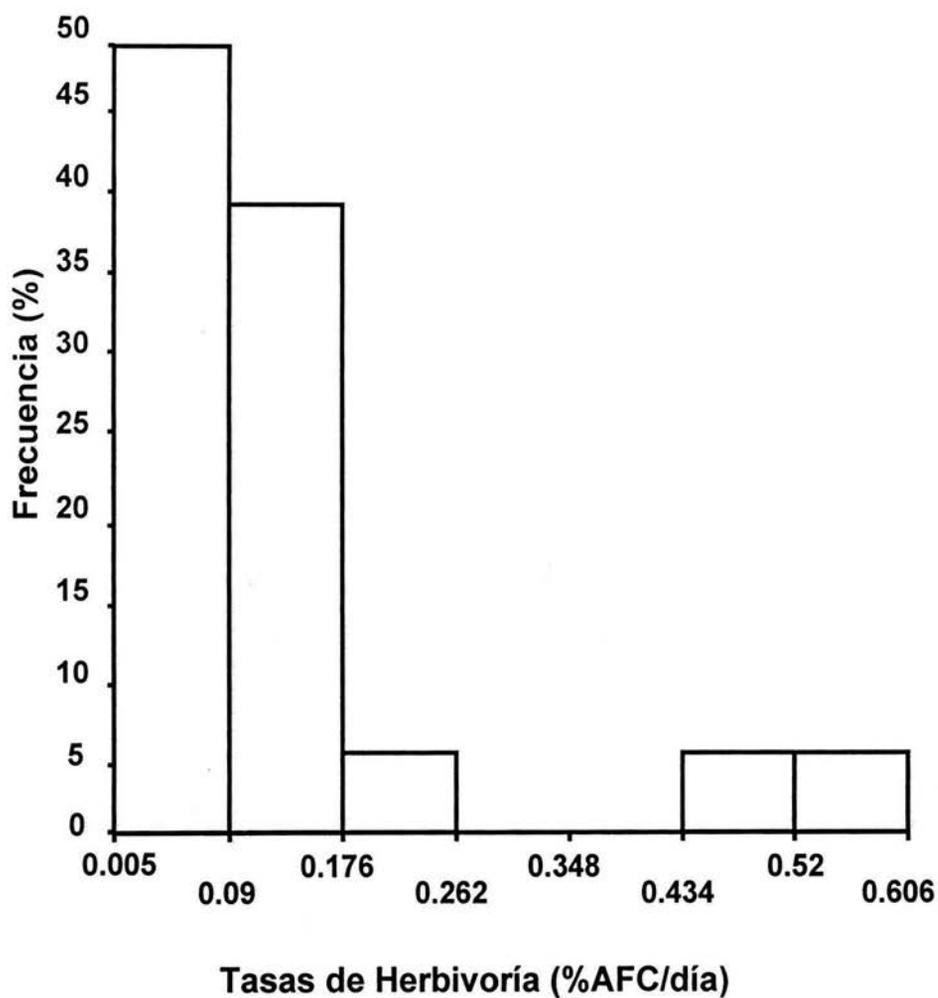


Fig. 4. Histograma de la distribución de frecuencias de las tasas de herbivoría de las 21 especies analizadas en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla.

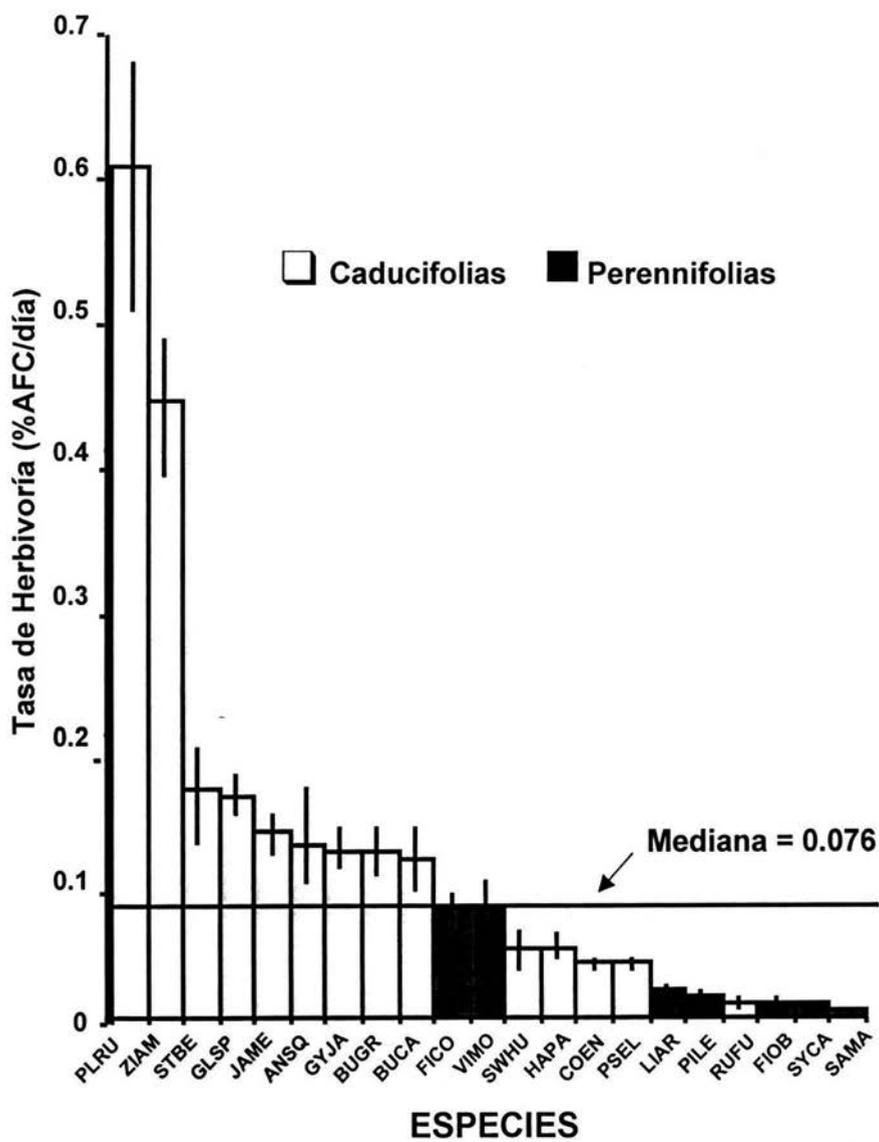


Fig. 5. Tasa de herbivoría de las 21 especies analizadas en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla.

La aplicación de una prueba de la mediana, que compara la distribución de especies perennifolias y caducifolias con valores de tasas de herbivoría por arriba o por debajo de la mediana resultó altamente significativa ($\chi^2= 4.67$; $P=0.0306$). Esto confirma que las especies caducifolias están sobre-representadas en el grupo de mayor herbivoría, mientras que las especies perennifolias se encuentran sobre-representadas entre los de menor nivel de herbivoría.

La Figura 5 hace evidente que las tasas de herbivoría por especie no siguen una distribución normal. Por lo tanto, la medida de tendencia central que mejor representa la tendencia de la herbivoría es la mediana. La mediana de la tasa de herbivoría de los dos tipos de especies contrastó por un factor de 10 (Fig.6). La mediana de la tasa de daño de las especies perennifolias es de 0.014%/día, mientras que la de las caducifolias es de 0.117%/día. Si bien, se observa que la variación interespecífica es considerable, en particular en el caso de las especies caducifolias (desde 0.010 en *Rupechtia fusca*, hasta 0.603%/día en *Plumeria rubra*), la comparación no paramétrica de la diferencia entre los dos grupos de plantas resultó altamente significativa. ($U=12$, $P=0.005$; cf. Fig. 6)

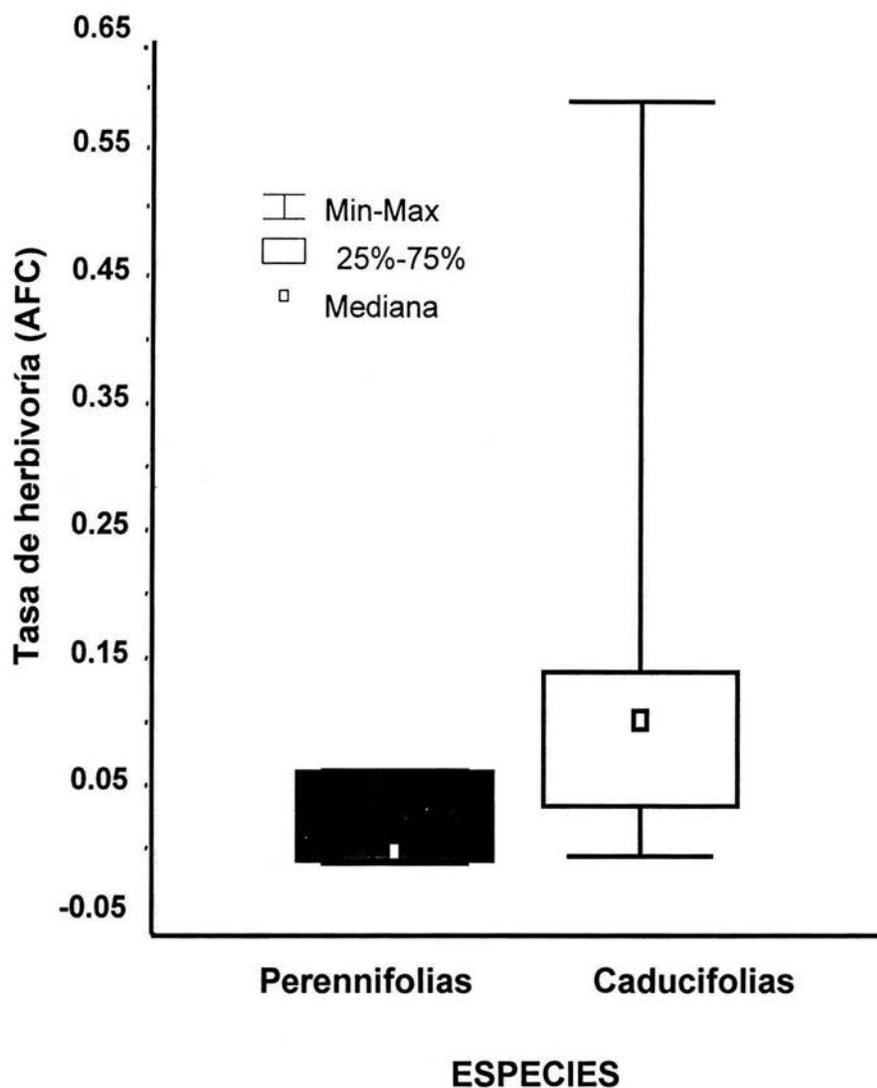


Fig. 6. Medianas, cuartiles 25-75% y máximos y mínimos de las tasas de herbivoría de las 21 especies analizadas en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla.

ACEPTABILIDAD

El experimento de aceptabilidad del follaje utilizando a *Spodoptera frugiperda* como bioensayo, sugiere que las especies caducifolias tienden a tener un follaje más aceptable a un herbívoro generalista. Del total de pares analizados (10), en el 70% de los casos observé una preferencia absoluta por el follaje de las especies caducifolias. Una prueba exacta de Fisher (hipótesis nula de preferencia de caducifolias \approx preferencia de perennifolias) demostró, a este nivel, una preferencia significativa por el follaje de las plantas caducifolias ($\chi^2=0.25$, $P=0.028$).

Además de la proporción de casos de preferencia por las especies caducifolias, la magnitud de la preferencia también fue muy contrastante (Fig.7). En los siete casos de preferencia por follaje de plantas caducifolias, el consumo promedio de estas plantas, en comparación con las perennifolias, fue un 23% mayor. En contraste, en los dos casos en los que el consumo de follaje de plantas perennifolias fue mayor, la diferencia fue, en promedio, tan sólo 12.2%. Una prueba de t pareada demostró que, en global, la aceptabilidad de las plantas caducifolias es significativamente mayor que la de las perennifolias ($t=2.151$, $P=0.056$).

DUREZA

Los datos obtenidos corresponden a un total de 2400 mediciones representativas de las especies perennifolias y 4200 de las caducifolias.

La distribución de frecuencias de la dureza foliar por especie muestra una distribución lejana a una normal (Fig.8), ya que, si bien muchas especies (el 47%) acusan una dureza intermedia, una gran proporción muestra valores de dureza bajos (el 38%, Fig.8).

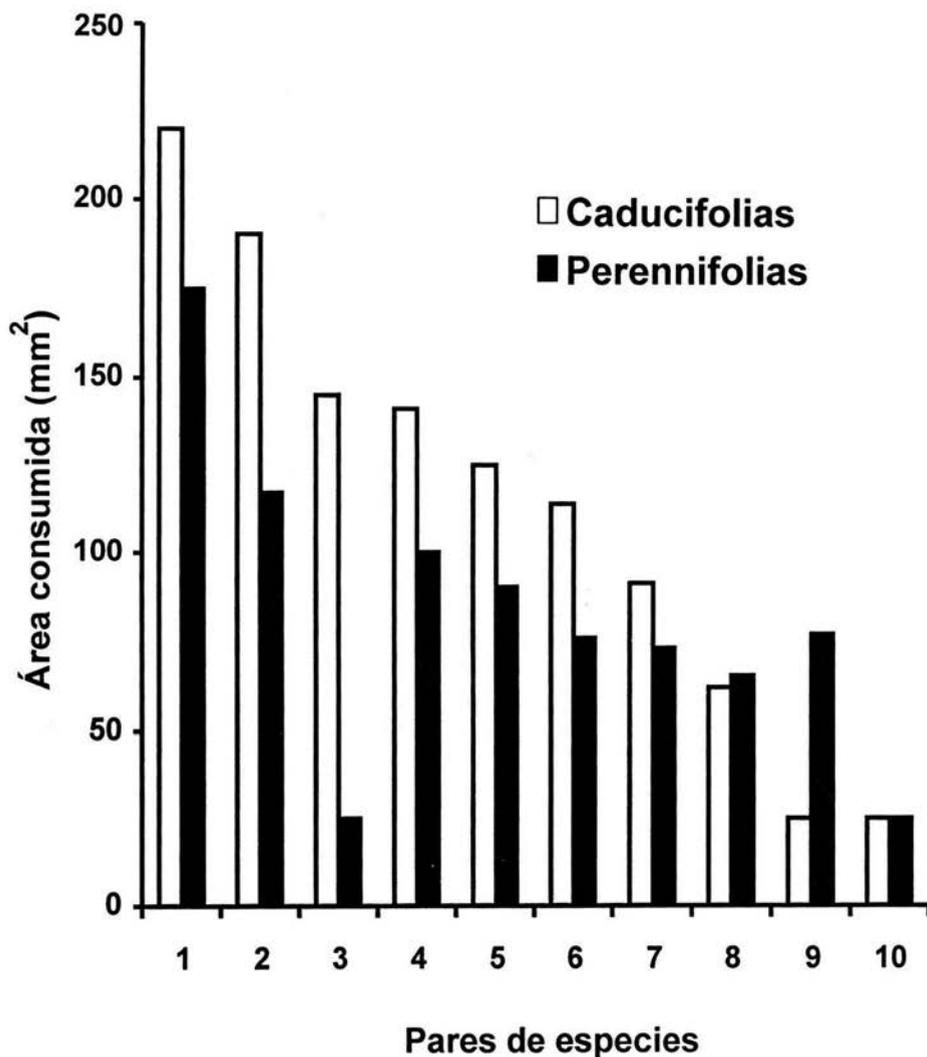
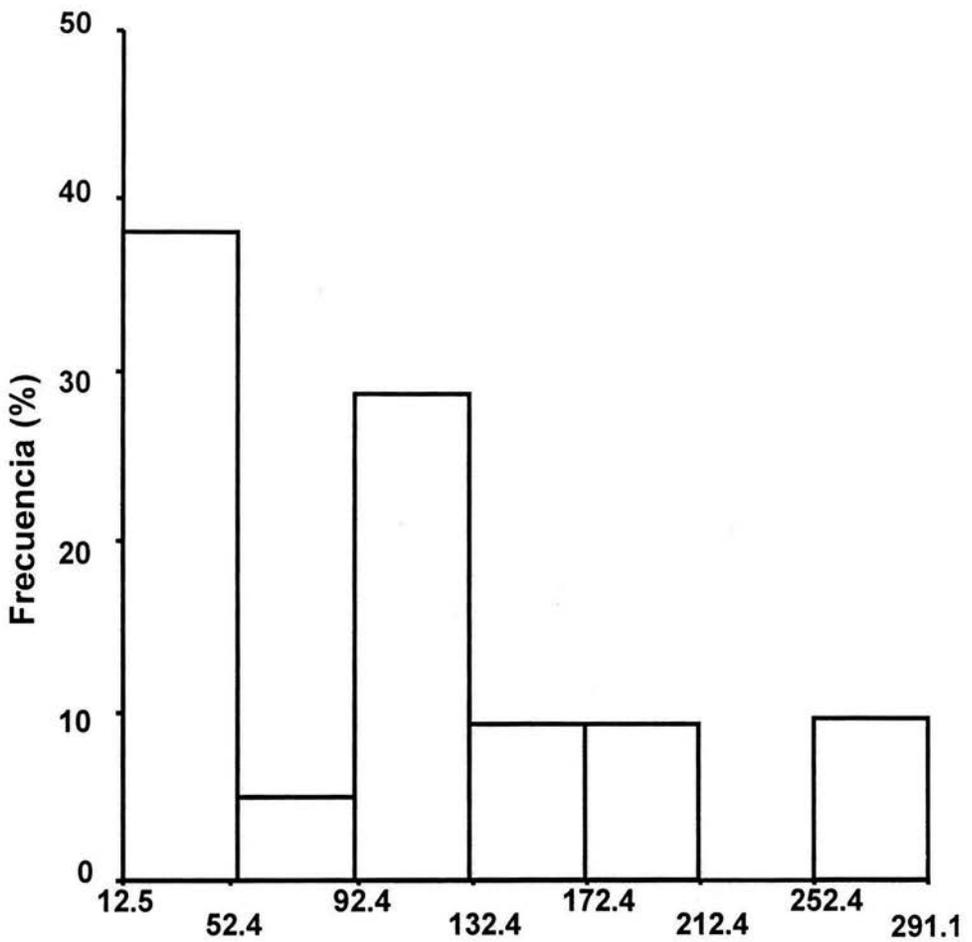


Fig. 7. Área foliar consumida en el experimento de la aceptabilidad del follaje (pruebas pareadas) de las especies analizadas en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla.



Categorías de dureza foliar

Fig. 8. Histograma de frecuencia de las clases de dureza de las 22 especies analizadas en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla.

Dos especies (el 9.5% del total) mostraron los valores más altos de dureza. El ámbito de variación de la dureza foliar es considerable, desde 12.5 g (*Hamelia patens*), hasta 275.7 g (*Licania arborea*).

Tales valores extremos corresponden a una especie caducifolia y una perennifolia, respectivamente.

La Figura 9 muestra la variación en la dureza entre todas las especies estudiadas y su fenología correspondiente. La dureza promedio considerando a todas las especies fue 107.33 g con un ámbito de 12 g (*Hamelia patens*, caducifolia) a 275 g (*Licania arborea*, perennifolia) lo cuál nos habla de un rango muy amplio.

A primera vista es evidente que la variación interespecífica observada no es independiente de la fenología de las especies. Por ejemplo, siete (31% del total) de las ocho especies perennifolias tuvieron mediciones de dureza elevadas, mayores que la mediana (116 g) mientras que diez (45% del total) de las 14 especies caducifolias tuvieron valores menores que la mediana (Fig.9). La aplicación de una prueba de la mediana resultó altamente significativa ($\chi^2=7.07$; $P=0.0078$). Esto indica que las especies perennifolias están sobre-representadas en las categorías de mayor dureza, mientras que las especies caducifolias se encuentran sobre-representadas entre los de menor de dureza.

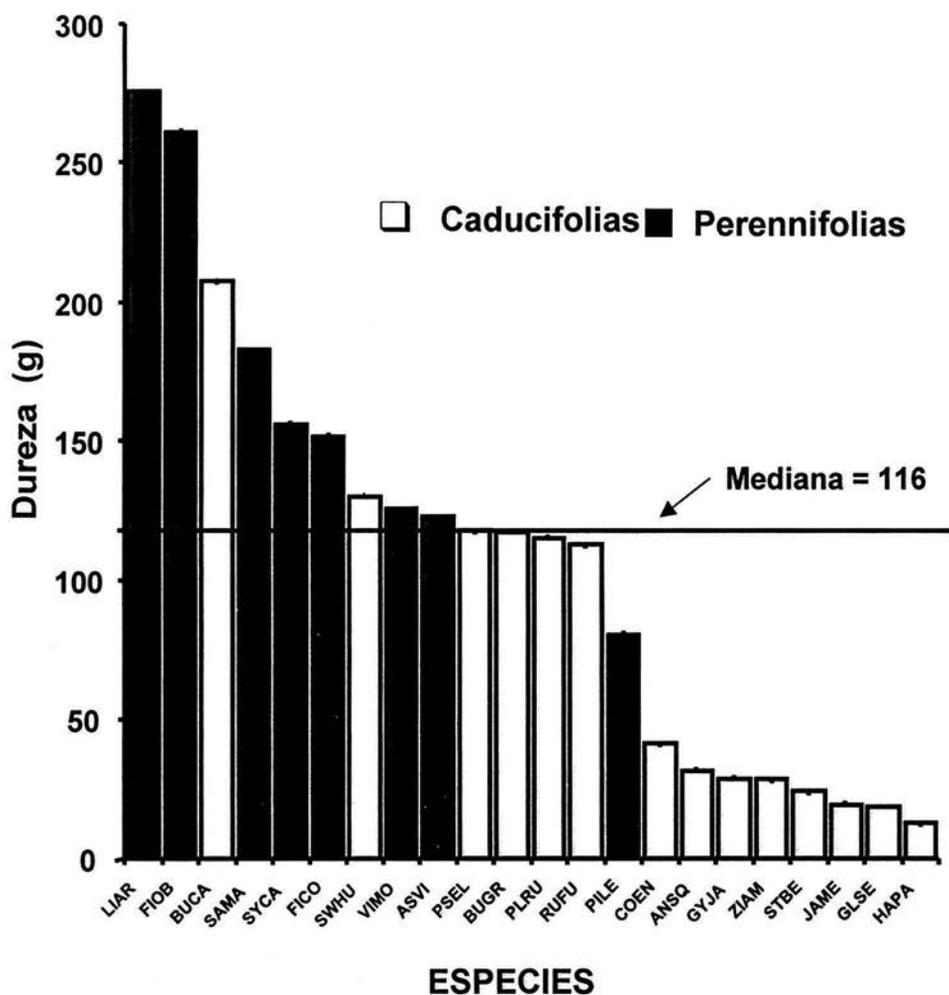


Fig. 9. Dureza del follaje de las 22 especies analizadas en la selva baja de la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla.

La mediana de los valores de dureza de los dos tipos de especies contrastó considerablemente (36.3 y 153.8 para las especies caducifolias y perennifolias, respectivamente) (Fig. 10). Una comparación no paramétrica de los valores de dureza de ambos tipos de planta demuestra que el follaje de las especies perennifolias es significativamente más duro que el de las caducifolias ($U=13$; $P=0.0033$).

Al relacionar los datos de dureza y herbivoría (Fig. 11) se observa que el mejor ajuste corresponde a una regresión logarítmica ($F=6.39$; $P=0.02$; $r^2=0.25$).

La Figura 11 (A) muestra que si bien existe una tendencia a una relación negativa entre ambas variables, es evidente que dos especies (*Ruprechtia fusca* y *Plumeria rubra*), se salen marcadamente de dicha tendencia. En ambos casos, pero particularmente en *Plumeria rubra*, la herbivoría es mucho mayor que en el resto de las especies. Si el mismo análisis se lleva a cabo eliminando a *Plumeria rubra* (debido a que muchas de las hojas marcadas se encontraron totalmente consumidas) la regresión se torna ligeramente más significativa (Fig11 (B); $F=10.34$; $P=0.0047$; $r^2=0.36$) y la proporción de la varianza en la herbivoría que es explicada por la dureza aumenta al 36%. Si bien la dureza tiene un poder predictivo limitado, este resultado es consistente con el hecho de que, al igual que en el caso de la herbivoría, las plantas caducifolias constituyen un grupo estadísticamente distinguible de las perennifolias (cf.Fig.10).

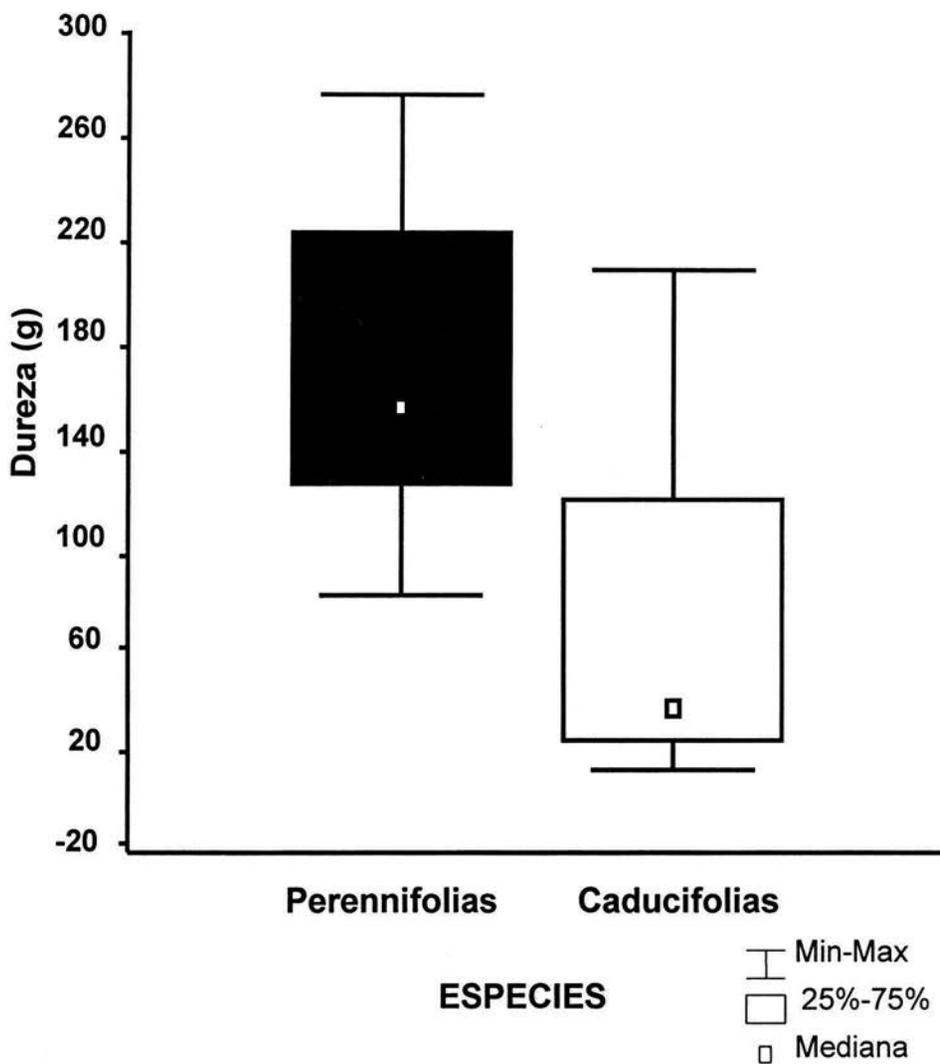


Fig. 10. Promedio de la dureza del follaje de las 22 especies analizadas en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla.

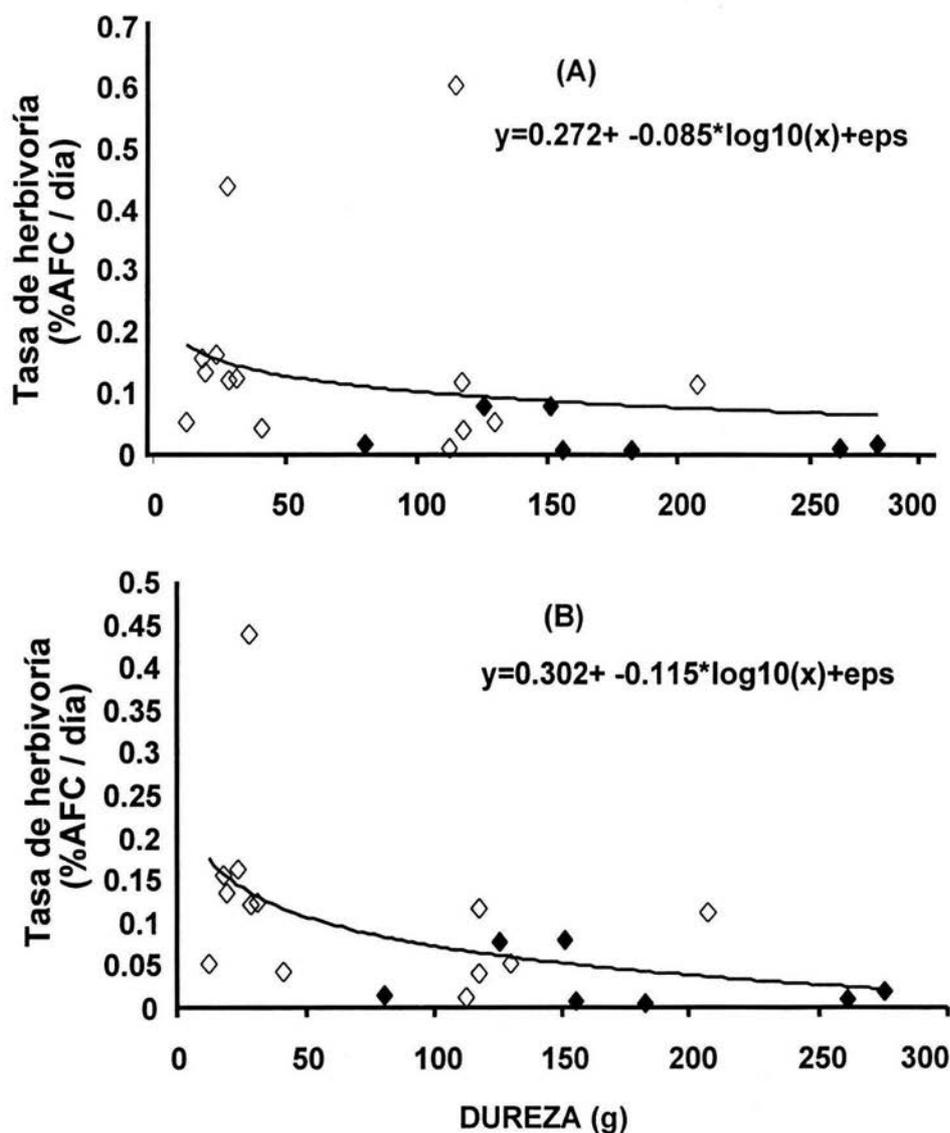


Fig. 11. Relación entre la dureza y la tasa de herbivoría de las 22 especies analizadas, perennifolias (◆) y caducifolias (◇) en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla(A), y misma relación sin los datos de *Plumeria rubra* (B).

PUBESCENCIA

La densidad promedio de tricomas foliares (Tabla 4) considerando a todas las especies tiene un ámbito de 1.47 tricomas/mm² (*Annona squamosa*, caducifolia) a 78.18 tricomas/mm² (*Ziziphus amole*, caducifolia) en la haz y de 2.22 tricomas/mm² (*Annona squamosa*, caducifolia) a 151.08 tricomas/mm² (*Licania arborea*, perennifolia) en el envés. Al respecto de la variación en la densidad de tricomas en función del hábito fenológico se observa una tendencia de mayor densidad en las especies perennifolias.

Tabla 4. Densidad promedio de tricomas (número/mm²) en el tejido foliar de plantas caducifolias y perennifolias estudiadas en la selva de Huautla.

	Caducifolias	Desviación Estándar	Perennifolias	Desviación estándar
Haz	11.99	±19.96	17.44	±18.46
Envés	13.31	±15.3	49.53	±54.66

La mayoría de las especies perennifolias se encuentran en los niveles de pubescencia altos y las caducifolias en los bajos. Debido a que los datos no siguieron una distribución normal, resulta más pertinente describir los contrastes con relación a la mediana. Así, por ejemplo, seis (27% del total) de las ocho especies perennifolias tuvieron medidas de pubescencia mayores que la mediana, mientras que nueve (40% del total) de las 14 especies caducifolias tuvieron valores inferiores al valor de la mediana, guardando la misma proporción tanto para la haz como para el envés (Fig.12 A y B). No obstante una comparación de la pubescencia de ambos grupos de plantas demostró que la diferencia es marginalmente significativa (en la haz $U=28$; $P=0.056$ y en el envés $U=28$; $P=0.057$, Fig. 13). Por otra parte, intenté analizar la relación entre la pubescencia y la herbivoría con el fin de explorar si, independientemente del hábito fenológico, la herbivoría muestra cierta dependencia de los niveles de daño. El análisis no paramétrico mostró que no existe una correlación entre ambas variables ($r=-0.028$, $P=0.95$ en la haz y $r= 0.42$, $P=0.39$ en el envés).

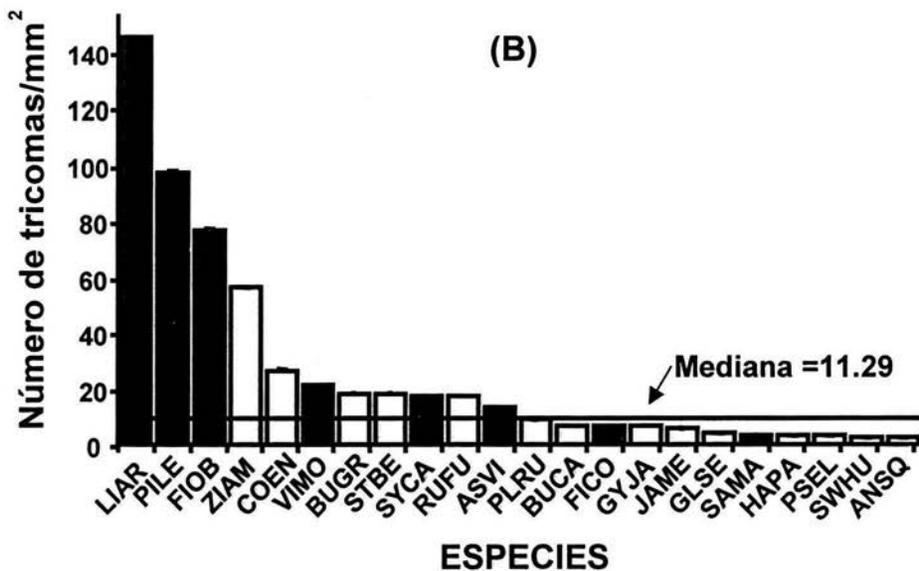
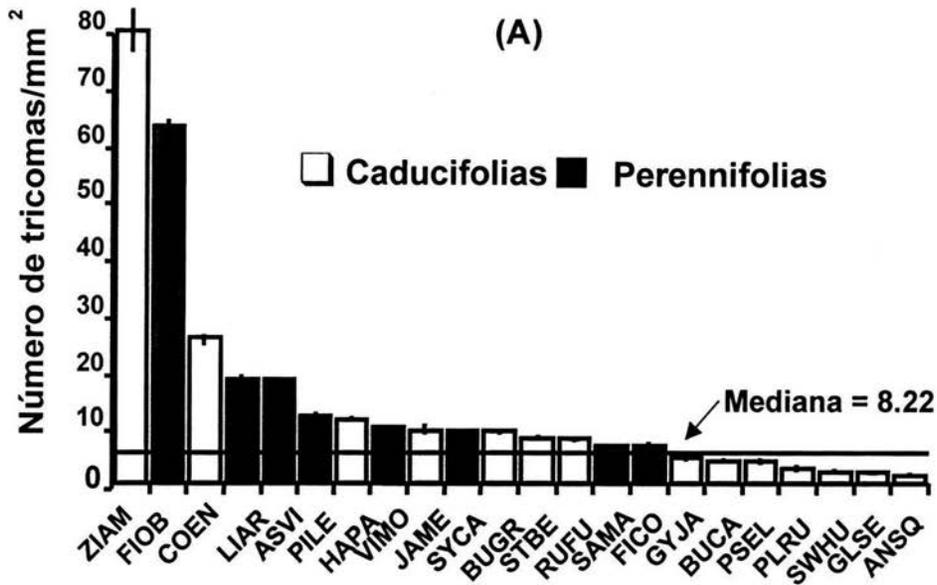


Fig.12. Pubescencia del follaje en la haz (A) y en el envés (B) de las 22 especies analizadas en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla.

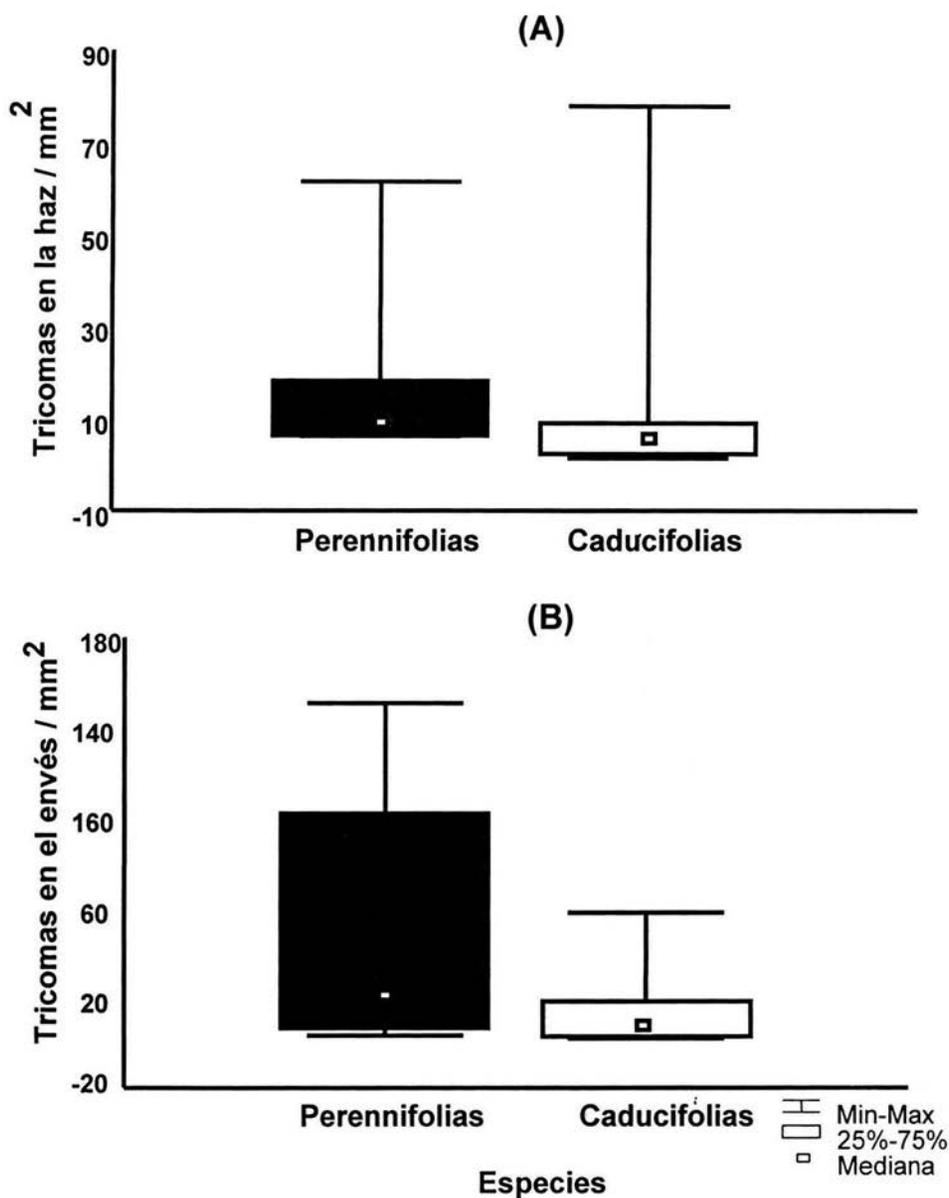


Fig.13. Densidad de tricomas en la haz (A) y el envés (B) del follaje de las 22 especies analizadas en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla.

METABOLITOS SECUNDARIOS

De las 14 especies caducifolias que incluí en este estudio, no me fue posible evaluar la concentración de fenoles en *Plumeria rubra* porque en la segunda visita, cuando el material para las pruebas químicas fue colectado, esta especie prácticamente había perdido el 100% de su follaje. Por lo tanto la muestra de especies caducifolias quedó restringida a trece. Así, el total de especies analizadas fue 21, incluyendo las ocho especies perennifolias.

Como puede observarse (Tabla 5), los valores de concentración de fenoles variaron dependiendo del tipo de extracción aplicado. Dicha variación fue relativamente pequeña en el caso de las especies caducifolias, pero fue más notable en el caso de las perennifolias. En éstas, la extracción con agua fue en promedio, 31.6% mayor. Por lo tanto los resultados se describen con base en ambos tipos de extracción.

La Figura 14 muestra la variación en la extracción de fenoles entre todas las especies estudiadas y su fenología correspondiente, incluyendo los datos de las extracciones con metanol acuoso (Fig. 14 A) y los de la extracción con agua (Fig. 14 B). Como se puede apreciar, hay una heterogeneidad interespecífica considerable, y de una magnitud comparable en ambos casos. Además, es evidente que no hay separación clara entre las especies caducifolias y perennifolias. Si bien en el caso de la extracción con metanol las seis con mayor concentración de fenoles son caducifolias, en el resto de la distribución de valores se intercalan especies con ambos tipos de fenología. En el caso de la extracción acuosa la presencia de ambos tipos de especies es considerable y a todo lo largo de la distribución de valores. Por lo tanto, un análisis de contraste entre los niveles de concentración fenólica por especie (Fig. 15), demostró que no existen diferencias significativas entre especies perennifolias y caducifolias, tanto en el caso de la extracción con metanol acuoso ($U=32$, $P=0.147$) como con la extracción acuosa ($U=50$, $P=0.88$).

Tabla 5. Estadísticos descriptivos de las concentraciones de fenoles en el follaje de las especie de estudio con base en dos tipos de extracción.

Extracción	Perennifolias	Caducifolias	Perennifolias	Caducifolias
	Metanol acuoso		Agua	
Promedio	0.867	1.294	1.183	1.173
Mediana	0.894	1.206	1.308	1.058
Mínimo	0.35	0.314	0.64	0.456
Máximo	1.34	2.053	1.588	1.873
Desviación est.	0.419	0.616	0.381	0.429
Error est	0.14	0.17	0.134	0.11
N	8	13	8	13

Al relacionar la concentración de fenoles con la variación en las tasas de herbivoría utilizando ambos tipos de extracciones observé que la relación es pobre. El análisis de varianza de la regresión indica que no hay una relación significativa entre tasa de herbivoría y concentración de fenoles ($F=1.21$; $P=0.28$, $r^2=0.06$)

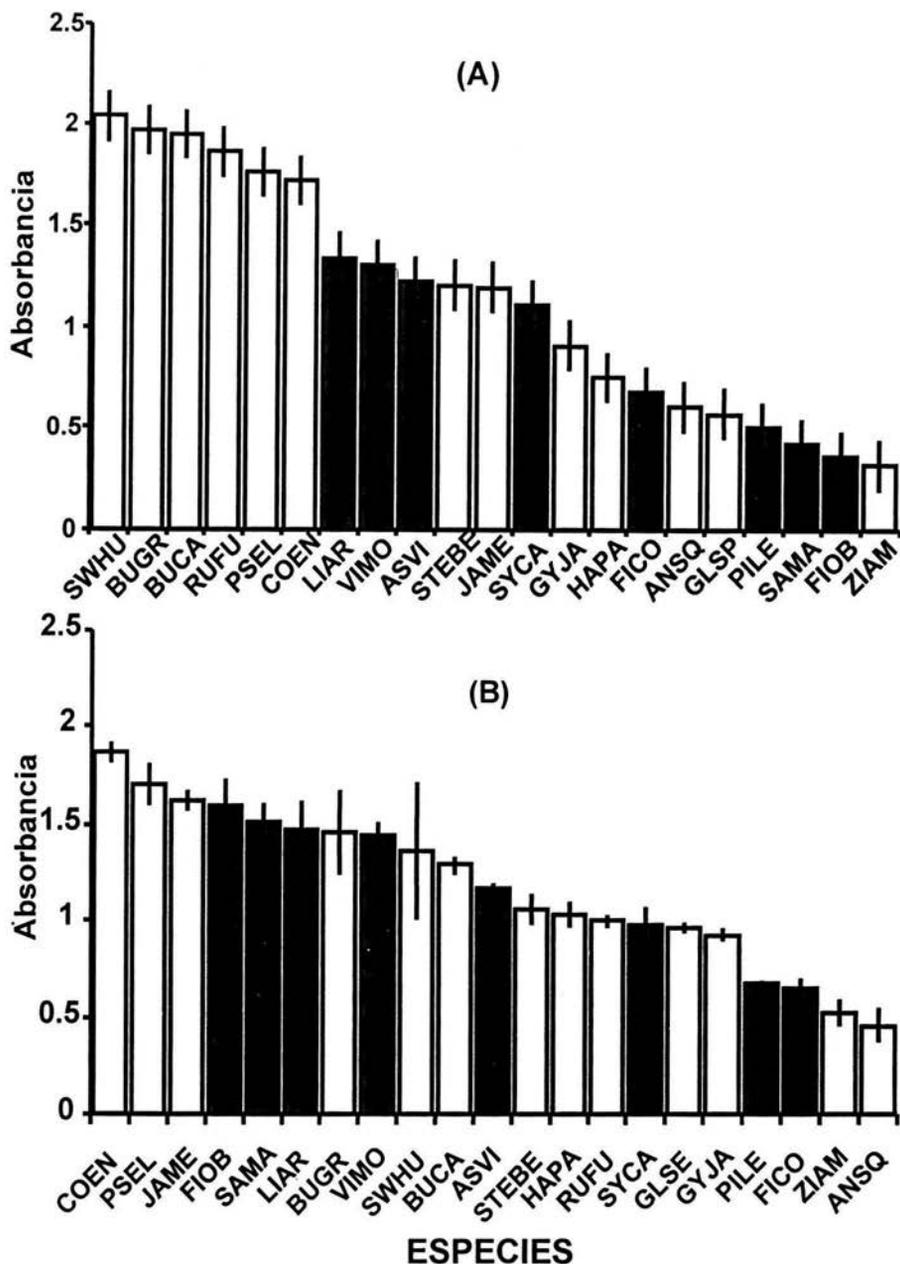


Fig. 14. Concentración de compuestos fenólicos extraídos con metanol acuoso (A) y con solución acuosa (B) en el follaje de las especies caducifolias (□) y perennifolias (■) en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla.

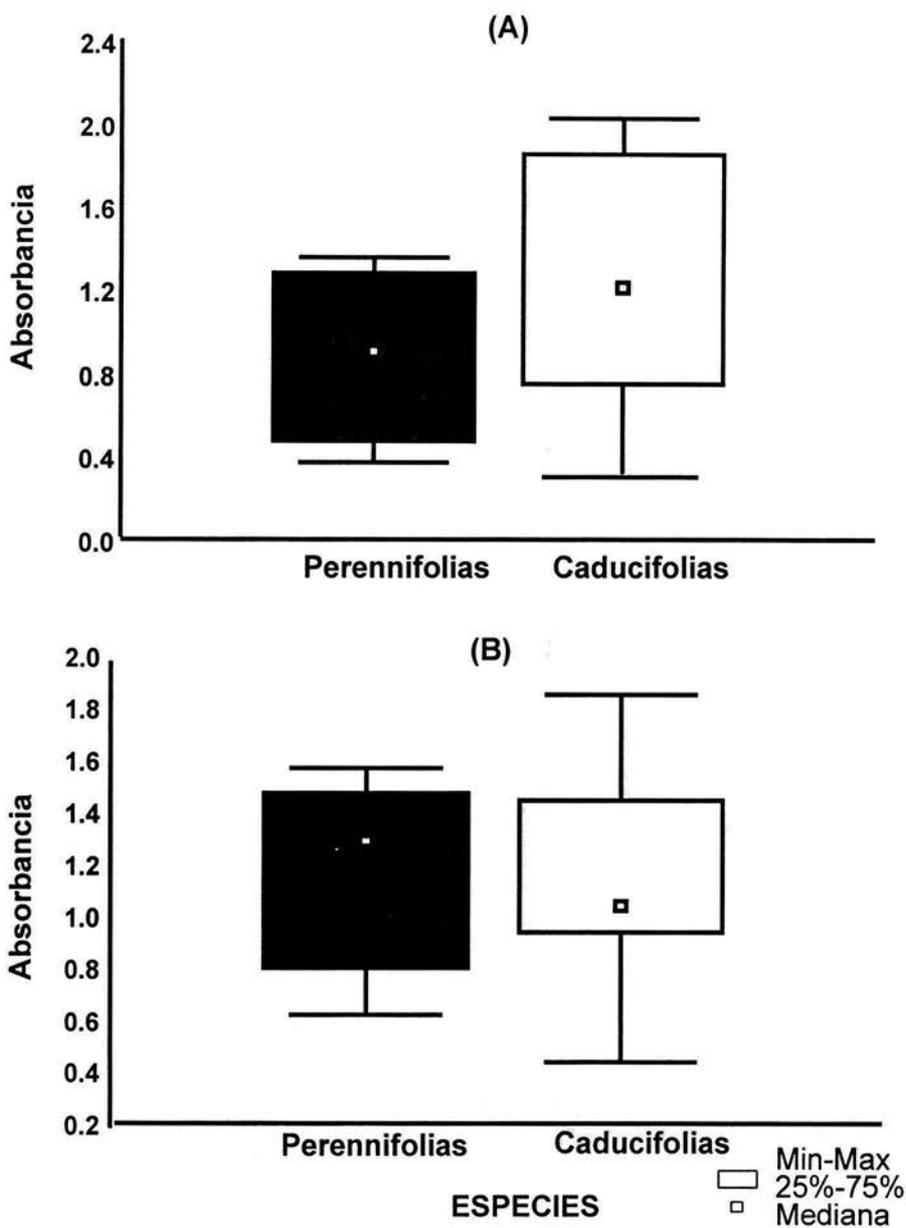


Fig.15. Medianas, cuartiles y valores extremos de las extracciones con metanol acuoso (A) y agua (B) de las 21 especies analizadas en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla.

DISCUSIÓN

Niveles de herbivoría

Los resultados de este trabajo permiten una comparación con los niveles de herbivoría encontrados para otras selvas. La tasa de herbivoría total para esta selva, incluyendo a ambos grupos fenológicos, arroja un promedio de 0.11% área foliar consumida/día. Si comparamos este valor con los registrados para otras selvas (Tabla 6) veremos que está por arriba de los valores reportados para las hojas maduras de las selvas caducifolias y por debajo del valor reportado para las hojas jóvenes. Por lo tanto, se puede decir que los valores obtenidos en este estudio se encuentran dentro del ámbito de variación conocido en este tipo de selvas.

En este estudio se evaluó la herbivoría acumulada para disminuir el riesgo de subestimar el área real consumida (Dirzo y Domínguez 1995) y para no perder la información sobre el tiempo en el que ocurre el daño (Filip *et al.* 1995), mientras que en la tabla 6 se resumen las tasas de herbivoría calculadas por medio de mediciones puntuales en hojas maduras y jóvenes. Esta comparación permite darnos una idea general de los niveles de herbivoría en la selva de Huautla, con respecto a otro tipo de selvas y ayuda en la comprensión del fenómeno de la herbivoría. Existen registros que sugieren que con frecuencia el daño en selvas caducifolias es muchos más evidente que en las perennifolias (Dirzo y Domínguez 1995) y coincide con los niveles de herbivoría observados en esta selva.

Tabla 6. Comparación de los valores de herbivoría en bosques templados y tropicales perennifolio y caducifolio (Tomado de Coley y Barone 1996).

	<u>Anual*</u>		<u>Hojas maduras</u>		<u>Hojas jóvenes</u>		<u>Jóvenes/total</u>	
	%	N	%/d	n	%/d	n	%/d	n
Templado	7.1	13					27.0	
Selva perennifolia								
Especies tolerantes a la sombra	11.1	21	0.03	105	0.71	150	68.3	31
Especies tolerantes a los claros	48.0	4	0.18	37	0.65	37	47.3	30
Selva baja caducifolia	14.2	4	0.07	78	0.15	61	28.7	62

*Anual es el promedio de daño en porcentaje por año, N es el número de estudios (cada estudio incluye muchas especies). La herbivoría diaria se encuentra representada por las hojas jóvenes y maduras (%/d), joven /total indica el porcentaje de daño total en el tiempo de vida que ocurre mientras las hojas se están expandiendo; n indica el número de especies. Los datos en joven /total de la zona templada son los promedios de un bosque entero.

Variación interespecífica en la herbivoría

Al evaluar las tasas de herbivoría de las plantas perennifolias y caducifolias, encontré que existen contrastes significativos. Del total de especies estudiadas la mayoría de las especies perennifolias se encuentran en los niveles más bajos de herbivoría, mientras que la mayoría de las especies caducifolias se encuentran en los niveles más altos de herbivoría. Estos resultados coinciden con los de otros trabajos (Janzen 1983, Stanton 1975). En particular son coincidentes con los que obtuvieron Dirzo y Domínguez (1995) en Costa Rica en donde se muestra una distribución de daño contrastante en hojas de diez especies típicas de bosque ripario y caducifolio. En dicho estudio los autores encontraron que las hojas de las plantas riparias se encuentran representadas en exceso en las categorías de daño bajo y presentan un déficit en las categorías de daño intenso. En contraste, en las hojas de las plantas caducifolias se observó un déficit en las categorías de poco daño y que están sobre representadas en los niveles de daño intenso (Dirzo y Domínguez 1995). Aunque estos datos son resultado de censos instantáneos y por lo tanto deben ser tomados con precaución (Filip *et al.* 1995), nos ofrecen información que coincide con lo que se obtuvo en este trabajo.

Aceptabilidad del Follaje

Al ofrecer pares de follaje de especies perennifolias y caducifolias, el herbívoro generalista (*Spodoptera frugiperda*) en la mayoría de los casos, prefirió el follaje de las especies caducifolias. En la medida en que estos datos sean indicativos de variación en la calidad del follaje para los herbívoros (véase Dirzo 1980, Dirzo y Harper 1982), estos resultados podrían reflejar el potencial defensivo de los metabolitos secundarios en las especies perennifolias (Dirzo 1980, Pimentel 1988, Rhoades 1979, Waterman y Mole 1989). Este bioensayo nos ayuda a entender lo que sucede en el ambiente natural, y es un modelo experimental útil que permite evaluar, a grandes rasgos, el comportamiento de preferencia que pueden tener los herbívoros en el campo. Es importante mencionar que los herbívoros generalistas son responsables de una parte importante de la herbivoría (Bigger y Marvier 1989). El herbívoro generalista que utilicé ha sido estudiado ampliamente por el CIMMYT, en dónde se propaga de manera sistemática, con un control genético, un amplio conocimiento de su ciclo de vida, lo que permite obtener varios individuos del mismo estadio. Por lo que esta especie es un modelo práctico en los bioensayos de aceptabilidad. No fue posible la utilización de herbívoros generalistas propios de la zona por la falta de infraestructura para su propagación.

Los resultados de preferencia de follaje sugieren que probablemente ambos grupos fenológicos presentan caracteres contrastantes, ya sea defensivos o nutricionales (nitrógeno, proteínas, contenido de agua) los cuales podrían ser responsables de la heterogeneidad en las tasas de herbivoría. Los resultados obtenidos en estos bioensayos van en la misma dirección que los datos obtenidos en la herbivoría.

Mecanismos de defensa

Diversas consideraciones teóricas sobre la interacción herbívoro-planta suponen que los numerosos mecanismos y características químicas de las plantas que disminuyen la alimentación, crecimiento o supervivencia de los herbívoros, han evolucionado como resultado de la presión de selección impuesta por los herbívoros (Marquis 1984). Dentro de la gama de elementos potencialmente defensivos podemos mencionar la dureza foliar, el aumento en fibras y ceras, la densidad de tricomas y la producción de metabolitos secundarios que disminuyan el consumo foliar (Rosenthal y Janzen 1979, Dirzo 1982, Price 1997, Strauss y Zangerl 2002).

Bajo estas premisas los resultados de este estudio sugieren que la herbivoría en plantas de la selva tropical seca tienen el potencial de incidir en la producción de mecanismos de defensa de dichas plantas.

Al evaluar algunos de estos mecanismos obtuve resultados significativos que apoyan esta hipótesis. Comparé y relacioné las mediciones de dureza foliar con sus respectivos datos para herbivoría y aceptabilidad. En esta comparación encontré que las especies perennifolias se encuentran en los niveles más bajos de herbivoría y aceptabilidad mientras que sus valores de dureza foliar fueron de los más altos. Las especies caducifolias mostraron tendencias inversas: en general acusaron los niveles más altos de herbivoría y aceptabilidad y fueron claramente los más bajos en cuanto a dureza. Al relacionar la dureza con las tasas de herbivoría observé que a mayor dureza del follaje correspondía una menor tasa de herbivoría.

La textura o dureza del follaje con relación a la herbivoría es una característica que ha sido estudiada por distintos investigadores (Coley 1987, Marquis 1992). Dirzo (1980), realizando pruebas de aceptabilidad de 30 especies de angiospermas por un molusco terrestre, *Agriolimax caruanae* (Limacidae), encontró que las plantas de textura más suave, en promedio, resultaron ser más aceptables que las plantas de textura dura. La textura es un reflejo de otras características directamente determinantes de la aceptabilidad del follaje.

Por ejemplo, las texturas más duras se encuentran relacionadas con bajos contenidos de agua (Cherret 1968), la acumulación de granos de sílice que dificultan el consumo foliar (R. Dirzo *dixit*) y acumulación de tanninos (Feeny 1970). La comparación de estos resultados con los observados en el presente estudio permiten hablar del potencial de defensa de la dureza para disminuir las tasas de herbivoría o la aceptabilidad de las especies perennifolias. Sin embargo, es necesario apoyar este supuesto con estudios químicos que lo sustenten específicamente en el caso de las plantas estudiadas.

Típicamente las hojas de las especies perennifolias presentan una longevidad mayor que las caducifolias (Coley y Barone 1996). Esto es de interés porque se ha encontrado que existe una relación importante entre longevidad foliar, defensa, y herbivoría (Coley y Barone 1996, Barajas 1998). La dureza foliar, entre otros elementos, se encuentra relacionada con la producción de lignina Coley *et al.* (1985) encontraron que las hojas de gran longevidad tienden a formar defensas de tipo inmóvil como taninos y ligninas, moléculas de alto peso molecular que son metabólicamente inactivas y que presentan una gran efectividad contra el ataque de los herbívoros. Si bien en el presente estudio no medí *ex profeso* la longevidad foliar, es evidente que las plantas perennifolias de la selva tropical estacional presentan hojas de mayor longevidad que las especies caducifolias (Dirzo y Domínguez 1995).

Además de la dureza existen otras características estructurales que pueden jugar un papel antiherbívoro, como es el caso de los tricomas foliares (Levin 1978, Dirzo 1982). Al evaluar la densidad de tricomas en las especies elegidas en este trabajo encontré que existe una variación en la pubescencia foliar interespecífica muy grande. De hecho, el valor máximo de densidad de tricomas en las especies evaluadas fue 53 y 68 veces más grande que el valor mínimo en la haz y en el envés, respectivamente. Sin embargo esta variación no parece estar relacionada consistentemente con la fenología de las especies, ya que en la prueba de las medianas los datos de ambos fueron marginalmente significativos. No obtuve una correlación significativa de los valores de herbivoría con los de densidad de tricomas.

A pesar de que la presencia de tricomas está asociada a la defensa en algunas plantas (Dirzo 1982, Marquis 1992, Levin 1978), es posible que las especies con las que trabajé en este proyecto muestren una variación en la densidad de tricomas foliares que se explica por, o está relacionada con, otras variables ambientales tales como la heterogeneidad en la disponibilidad ambiental a nivel de micro habitat, que demanden una variación en características xeromórficas, tales como la pubescencia (cf. Dirzo 1984), o una pérdida de la pubescencia en la madurez como en el caso de *Brongniartia vazquezii* (Dorado 1989). Aunque también existen estudios que reportan que no existe una relación significativa entre la pubescencia y los niveles de herbivoría (Martínez 1999).

Otro tipo de defensa es a través de metabolitos secundarios que disminuyan el consumo foliar, o que afecten a los herbívoros en términos de su crecimiento, sobrevivencia o reproducción (Rosenthal y Janzen 1979). En varios trabajos se ha logrado demostrar inequívocamente que ciertos metabolitos secundarios del follaje pueden tener carácter defensivo y son elementos determinantes de las preferencias de los herbívoros. Esta evidencia es particularmente contundente en el caso de los polimorfismos bioquímicos, en los cuales los morfos difieren por la presencia y ausencia de metabolitos secundarios, que es determinado por uno o pocos genes (Dirzo y Harper 1982; Jones 1962).

Aparte de los casos de polimorfismo bioquímico, la mayoría de la evidencia del papel defensivo de los metabolitos secundarios es de tipo correlativo, y ese es el enfoque que se intentó en este estudio: detectar si existía una relación negativa entre la presencia y la concentración de metabolitos secundarios y las tasas de herbivoría.

Los compuestos fenólicos han sido reconocidos como el grupo más frecuente de metabolitos secundarios con un papel potencialmente defensivo en diversas especies y en diferentes ambientes (Harbone 1993, McKey et al 1978, Rosenthal y Janzen 1979). La Teoría de la Apariencia (Feeny 1976) y la de Defensa Óptima (Rhoades 1979) predicen que especies aparentes (longevas, de gran talla, perceptibles a los herbívoros) deberían invertir en

metabolitos defensivos efectivos de alto peso molecular, como en el caso de los compuestos fenólicos. Sería esperable, por lo tanto, que especies longevas y de gran talla, como las investigadas en el presente estudio, pudieran usar defensa química con base en compuestos fenólicos. Por otra parte, aún entre las especies relativamente aparentes, es esperable que exista una variación significativa a nivel interespecífico con base en atributos tales como la tasa de crecimiento intrínseco (Coley *et al.* 1985), la longevidad foliar (Coley 1983) y el carácter fenológico (Stanton 1975, Dirzo y Domínguez 1995). Con base en lo anterior, y bajo el supuesto de que las especies perennifolias son más longevas (Dirzo y Domínguez 1995), tienen mayor longevidad foliar y menores tasas de recambio de hojas (Aerts 1995, Coley 1988, Coley y Barone 1996) y de que, debido a su carácter perennifolio están potencialmente más disponibles a los herbívoros (Dirzo y Domínguez 1995), esperaba encontrar mayores concentraciones de compuestos fenólicos en el follaje de estas especies que en las caducifolias.

Al analizar el contenido de compuestos fenólicos con base en dos extracciones no encontré una variación significativa, dependiente de la fenología de las especies. Las pruebas químicas realizadas en este estudio fueron las propuestas por Waterman y Mole (1994). Si bien este tipo de pruebas han sido utilizadas satisfactoriamente en varios estudios de interacción planta-herbívoro (Feeny 1970, Krischik y Denno 1983, Coley *et al.* 1985, Herms y Mattson 1992, Boege 1999), no nos dan suficiente información para elucidar inequívocamente la variación interespecífica en la defensa. Por ejemplo el método propuesto por Price y Butler (1977) no hace distinción entre los taninos y otros polifenoles. En el trabajo que ellos proponen evaluaron la concentración de polifenoles en las diferentes variedades de sorgo y no encontraron suficientes fenoles no-taninos. En este tipo de estimación visual los valores bajos nos hablan de un bajo contenido de taninos, mientras que un valor alto nos habla de una alta concentración de taninos. Esto puede ser un problema en tejidos en donde la proporción de fenoles no taninos sea mayor. Por ejemplo se encontró una variedad de *Agave* con altos niveles en las lecturas, pero un

contenido bajo de taninos. (Price y Buttlar 1977). Esto puede ser porque las mediciones dan positivo para taninos poliméricos, antocianidinas y otros fenoles de bajo peso molecular (Waterman y Mole 1994).

Las plantas evaluadas dentro de este estudio representan una gran variedad de familias y no encontré en la base de datos del Instituto de Química información bibliográfica que me diera indicios sobre qué taninos específicamente podemos encontrar en cada especie.

La evaluación de polifenoles con esta prueba no presenta una diferencia significativa entre ambos grupos fenológicos, sin embargo este acercamiento a la parte química es sumamente importante ya que los estudios químicos de estas plantas son prácticamente nulos. Los datos que obtuve ofrecen un panorama general de la presencia de polifenoles (grupo muy amplio y multifuncional) y es una guía para investigaciones subsecuentes. También puede orientar sobre la elección del tanino con el que se puede construir la curva patrón que sirva para evaluar la concentración en la mayoría de las especies estudiadas y para deducir la presencia de metabolitos. Claramente, el estudio de los metabolitos secundarios en plantas de la selva baja, y su papel en la interacción planta-herbívoro, es un aspecto que merece ser investigado subsecuentemente con mayor detalle.

Evolución de las defensas

Las teorías sobre la evolución de las defensas en las interacciones planta-herbívoro en ambientes naturales han surgido, en primera instancia, de las observaciones de los patrones generales de herbivoría, y de variación interespecífica en los mecanismos de resistencia de las plantas. Este tipo de enfoques dan la pauta para investigar la variación interespecífica en los patrones de herbivoría en plantas de la selva estacional y buscar correlaciones con la variación en la defensa.

Estudios como los de Stanton (1975), y Dirzo y Domínguez (1995) sugieren que las plantas de los bosques caducifolios, al perder su follaje durante la época de secas, están menos expuestas a largos periodos de

herbivoría. Bajo estas circunstancias los insectos folívoros podrían buscar alimento en los bosques riparios, en donde el follaje está presente todo el año, haciendo que el periodo de herbivoría sea más largo e intenso, generando así, posiblemente, una presión de selección muy fuerte para estas plantas siempre verdes y menor para las plantas caducifolias. Por esta razón se podría esperar que las plantas perennifolias, como respuesta adaptativa, desarrollen mecanismos de defensa que les confieran mayor resistencia a los herbívoros, inversión que al parecer no hacen las plantas caducifolias, pues los niveles de herbivoría son mayores en éstas que en las perennifolias. Los resultados de este trabajo coinciden con esta expectativa pues los niveles de herbivoría son diferentes así como los valores de dureza y aceptabilidad foliar en ambos grupos fenológicos.

Algunos estudios han demostrado que las plantas perennifolias, en contraste con las caducifolias, tienden a invertir grandes proporciones de sus recursos en la formación de cuerpos vegetativos y en protección a expensas del crecimiento y la reproducción (Coley 1988, Coley y Barone 1992, Rosenthal y Dirzo 1997, Herms y Matson 1993). Las plantas perennifolias tienen una mayor probabilidad, en su tiempo de vida, de ser atacadas por insectos (Fenny 1976, Rhoades & Cates 1976) y una mayor dificultad para reemplazar el tejido dañado por la tasa de recambio foliar tan baja (Coley *et al.* 1985, Rosenthal y Dirzo 1997).

Otros trabajos hacen referencia a la calidad nutritiva de las hojas y han encontrado relación con sus hábitos fenológicos. La concentración de nutrientes en las hojas maduras de especies perennifolias es generalmente menor que las de las especies caducifolias (Aaerts 1995). Las hojas de especies perennifolias normalmente tienen concentraciones altas de lignina y bajo contenido proteínico mientras que las especies caducifolias tienen bajo contenido de lignina y alto contenido proteínico o de taninos (Aaerts 1995). La calidad nutricional del follaje es otro aspecto que merece estudios subsecuentes en el caso de las plantas de la selva baja.

Efectos filogenéticos

Un factor importante a considerar en la hipótesis central de este estudio, es decir, las diferencias esperables en la herbivoría, aceptabilidad y defensa entre las especies perennifolias y caducifolias (Stanton 1975, Janzen 1983, Dirzo y Domínguez 1995), es el posible impacto de la "inercia filogenética" de las especies estudiadas. Idealmente, un estudio como éste, debería incluir, en la comparación, pares de especies cercanas que representen la fenología caducifolia y perennifolia. El acervo de especies disponibles en la selva de Huautla sólo permitía acceder a tal nivel de control filogenético en la comparación en pocos casos (*Lyziloma acapulcense*, *Ipomea leñosa*, *Acacia cochliacanta*, *O. Dorado dixit*). Otra posibilidad sería el incluir, en la comparación, especies de la misma familia. Aunque no fue factible por la dificultad de acceder tres individuos por especie. No obstante, el hecho de que ambos grupos fenológicos incluyeron una gama amplia de familias, y que los contrastes en herbivoría, aceptabilidad y dureza son consistentes entre sí, hace razonable suponer que los contrastes observados puedan deberse, al menos en parte, a los argumentos subyacentes a la hipótesis del estudio. Sería de interés extender este estudio a otras selvas similares en los que la disponibilidad de especies permita un control filogenético adecuado.

CONCLUSIONES

Resultó evidente que existe una heterogeneidad significativa en las tasas de herbivoría entre las plantas perennifolias y caducifolias de la selva baja caducifolia de Huautla. Además, en las pruebas de aceptabilidad, el follaje de las especies caducifolias difirió significativamente del de las perennifolias.

Entre las variables explicativas que se pueden relacionar con esta heterogeneidad en las tasas de herbivoría y en la aceptabilidad, evalué la dureza y encontré que las hojas de las especies perennifolias son más duras que las de las especies caducifolias; además observé una relación entre las tasas de herbivoría y los porcentajes de aceptabilidad: a mayor dureza menor es la tasa de herbivoría y el porcentaje de aceptabilidad.

En el caso de la pubescencia encontré una diferencia marginalmente significativa entre los valores de cada grupo fenológico; aunque no hubo una relación con las tasas de herbivoría. Las pruebas químicas, si bien no son definitivas, no permiten descartar que no exista una relación entre las tasas de herbivoría y la química secundaria de las hojas de las plantas estudiadas. Se requiere refinar el análisis de los metabolitos secundarios pero las pruebas de dureza permiten argumentar que sí existe dicha relación, pues la dureza puede ser reflejo de ciertas defensas químicas. Este es un aspecto que requiere ser definido por medio de estudios subsecuentes.

Los resultados de herbivoría, aceptabilidad y dureza son consistentes con la hipótesis y predicciones propuestas, en el sentido de que la mayor y más consistente presión de selección ejercida por los herbívoros sobre las plantas perennifolias que las caducifolias empujaría a las primeras a tener mecanismos de defensa más eficientes. No obstante, aún queda por descartar un posible efecto del arrastre filogenético.

El estudio de los procesos ecológicos y evolutivos que se llevan a cabo en estas selvas es de vital importancia ya que la tasa de deforestación que sufren nuestras selvas es muy alta. Por ejemplo, en el estado de Morelos la tasa de deforestación se ha calculado en 1.4% anual para el periodo de 1973-

1989, mientras que para el país es de 2.02% (Trejo y Dirzo 2000). La velocidad a la que se está llevando a cabo este proceso nos invita a buscar medidas urgentes para la conservación de este tipo de vegetación, y para poder plantear estrategias de conservación es importante tener la mayor cantidad de información científica sobre este tipo de selva.

La selva de Huautla es un espacio natural en el cual la investigación básica es aún insuficiente para comprender como funcionan los ecosistemas naturales y cómo se podrían manejar adecuadamente. Esto es particularmente crítico sobre todo en el ámbito de las interacciones bióticas, particularmente de la interacción planta-herbívoro. El presente estudio demuestra que éste es un campo fértil de investigaciones subsecuentes, el cual nos permitiría complementar la abundante información disponible para la selva tropical húmeda.

Sin embargo, respondiendo a esta necesidad desde 1995 el Centro de Educación Ambiental Sierra de Huautla (CEAMISH) ha implementado estrategias para promover la investigación científica, la educación ambiental, y la participación comunitaria dentro de las reserva. Con el fin de contribuir a la conservación del patrimonio biológico-cultural del Trópico Seco de México.

LITERATURA CITADA

- Aerts, R. 1995. The advantages of being evergreen. Elsevier Science. 10:10.
- Aguilar M. 1993. Agroecosistemas frutícolas tradicionales de Itzamatitlán, Municipio de Yautepec, Morelos. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Bajonero R. 1982. Contribución al conocimiento de la flora medicinal de la Colonia, Adolfo López Mateos, Municipio de Tepalcingo, Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Barajas, N. 1998. Respuestas ecológicas y fisiológicas de plantas pioneras y tolerantes a la defoliación en la selva Lacandona, Chis., México. Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Bigger, D. & M. Marvier. 1998. How Different Would World Without Herbivory Be?: A Search for Generality in Ecology. Integrative Biology pp. 60-67
- Boege, K.P. 1999. Influencia de la heterogeneidad edáfica en la asignación de recursos y en la herbivoría de *Dalium guianense* (Caesalpiniaceae): Consecuencias ecológicas y evolutivas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. Biotropica. 5:81-89
- Bryant, J. P., T. P. Clausen, P.B. Reichardt, M.C. Carthy & R.A. Wener. 1987. Effect of nitrogen fertilization upon the secondary chemistry and nutritional value of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx) leaves for the large aspen tortix (*Choristoneura conflictana* Walker). Oecología. 3:513-517.
- Castro-Franco, R. & M. G. Bustos-Zagal. 1994. List of reptiles of Morelos, México, and their distribution in relation to vegetation types. Southwestern Naturalist. 39:171-213.
- Cedillo P., E. 1990. Plantas útiles del Municipio de Tepoztlán. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Coley P. D. 1983. Intraspecific variation in herbivory on two tropical trees species. Ecology 64: 426-433.
- Coley, P.D. 1987. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: The role of habitat quality and rate of disturbance. New Phytologist 106:2151-263.
- Coley P.D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. Oecologia 74:531-536
- Coley, P.D. & J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in Tropical forests. Annual Review of Ecology Systematics 27: 305-35.
- Coley, P.D., Bryant, J. P. & Chapin III, F.S. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. Science 230: 895-899.
- CONABIO-SEMARNAP. 1995. Reservas de la Biosfera y otras áreas naturales Protegidas de México.
- Crawley, J. M. 1983. Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. Studies in ecology. Blackwell Scientific Publications. pp. 10

- Chapin, F.S. 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. En Mooney, H.A., W.E. Winner e I.J. Pell eds. *Response of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, New York. pp 67-69.
- Chávez B., C. y E. Ocampo 1979. Estudio preliminar de etnobotánica y algunas implicaciones ecológicas en los ejidos: Higuierón, Jicarero, Panchimalco y Tlatenchi del Valle de Jojutla, Morelos. México. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Cherrett, J. M. 1968. A simple penetrometer for measuring leaf toughness in insect feeding studies. *Journal Econ. Entomology* 61:1736-1739
- Darlington, P.J. 1957. *Zoogeography: The Geographical Distribution of animals*. New York: John Wiley & Sons.
- Dirzo, R. 1980. Experimental studies on slug-plant interactions: I. The acceptability of thirty plant species to the slug *Agriolimax caruanae*. *J. Ecology* 68:981-998.
- Dirzo R. 1982. Un aparato sencillo para medir la dureza del follaje en estudios de herbivoría. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 43: 81-88
- Dirzo, R. 1984. Insect-Plant Interactions: Some ecophysiological consequences of herbivory. In: Medina; E., H.A. Mooney and C. Vázquez-Yanez. eds. *Physiological ecology of the wet tropics*. W. Junk La Haya. pp. 209-224.
- Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. *Rev. Biol. Trop.*, 35:119-131
- Dirzo, R. & Domínguez, C. A. 1995. Plant-herbivore interactions in: Mesoamerican tropical dry forest. En S. H., Bullock, A. Mooney y E. Medina (eds). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press. pp. 305-25.
- Dirzo, R & Harper, J. L. 1982. Experimental studies on slug-plant interactions. III: Differences in the acceptability of individual plants of *Trifolium repens* to slugs and snails. *J. Ecol.* 70:101.117
- Domínguez, C. A., & R. Dirzo. 1994. Effects of defoliation on a proleptic tropical species: an experimental study with *Erythroxylum havanense* in a Mexican dry forest. *Ecology* 75: 1896-1902.
- Dorado, O. 1989. *Brongniartia vazquezii* (Fabaceae: Faboideae), a New Species from the State of, Morelos, México. *Systematic Botany* 14:20-23
- Dorado, O. 1983. La subfamilia Mimosoideae (Familia Leguminosae) en el estado de Morelos. Tesis doctoral de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Dorado, O. 1989. *Brongniartia vazquezii* (Fabaceae: Faboideae), a New Species from the State of Morelos, México. *Systematic Botany*.14:20-23.
- Dorado, O. 1997. Inventario florístico de la Sierra de Huautla y zonas adyacentes de Guerrero y Puebla. CONABIO.
- Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- Feeny P. 1976. Plant apparency and chemical defense. In: *Biochemical Interactions Between Plants and Insects. Recent Advances in Phytochemistry*. Eds. J Wallace, RL Mansell, New York: Plenum. 10:1-40.

- Filip, V., R. Dirzo, J. M. Maas & 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.
- Fritz, R. & E. Simms. 1992. Plant resistance to herbivory and pathogenes, ecology, evolution, and genetics. Ed. by S. Fritz R. & E. Simms. University of Chicago. Chicago. USA.
- García, S. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen; para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía. UNAM. México.
- Gaviño, T., G. 1992. Composición y estructura de comunidades de aves en la selva baja caducifolia del sureste del estado de Morelos. Resúmenes del III Encuentro de Investigadores en flora y fauna de la región central de la República Mexicana. Cuernavaca, Morelos.
- Gómez, S., L. y I. Chong. 1985. Conocimientos y usos medicinales de la flora de Amatlán, municipio de Tepoztlán, Morelos. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Grubb, P. 1992. A positive distrust in simplicity-lessons from plant defences and from competition among plants and among animals. *Journal of Ecology* 80: 585-610.
- Harbone J.B. 1993. Introduction to Ecological Biochemistry. Academic Press, San Diego.
- Hermes, D.A. and Mattson, W.J. (1992) The dilemma of plants: To grow or defend. *Q. Rev. Biol.* 67: 283-335.
- Hernández, M.,E. 1983. Contribución al conocimiento de la relación planta-hombre en el ejido de Tecajec, Municipio de Yecapixtla, Morelos. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Hunter, M.D. y J.C. Shultz. 1995. Fertilization mitigates chemical induction and herbivores responses within damaged oak trees. *Ecology* 76:1226-1232.
- INE (Instituto Nacional de Ecología), 1998. Listado de Áreas Naturales Protegidas en México. SEMARNAP, México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geográfica e Informática), 1990. XI Censo General de Población y Vivienda. Resumen General INEGI, México.
- Janzen, D.H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals and mast fruit by the Diperteroceae. *Biotropica* 6:69-103
- Janzen, D.H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13:271-281.
- Janzen, D.H. 1983. Food webs: who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest? In: *Tropical Rain forest Ecosystems: structure and function*. Ed. F. B. Golley. Elsevier, Amsterdam. 163-82
- Janzen, D. H. and Waterman, P.G. 1984. A Seasonal census of phenolics, fibre and alkaloids in foliage of forest in Costa Rica: some factors influencing their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. *Biological journal of the Linnean Society* 21: 439-54.
- JMP (3.2.1) 1997. SAS Institute inc.

- Jones, D.A. 1962. Selective eating of the acyanogenic form of the plant *Lotus corniculatus* L. by various animals. *Nature* 193:1109-1110.
- Karban, R. & I.T. Baldwin. 1997. Induced responses to herbivory. Chicago Press
- Krischik, V.A. and Denno, R.F. 1983. Individual, population, and geographic patterns in plant defence. In: *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems* (R.F. Denno and M.S. McClure, eds). Academic Press, New York. pp. 463-512.
- Levin D. y B. York. 1978. The toxicity of plant alkaloids: an ecogeographic perspective. *Biochemistry, Systematic Ecology*. 6:61-76
- Lott, E. J., S. H. Bullock & A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- Louda S. & S.K. Collinge. 1992. Plant resistance to insect herbivores: a field test of the environmental stress hypothesis. *Ecology* 73:153-169.
- Maas, J. M., Lubbert y T., Westha. 1992. *Flora Neotropica Monograph 57* Rolliana (Annonaceae). Published by Organization for Flora-neotropica by the New York Botanical garden, NY.
- Maldonado, A. B. 1997. Aprovechamiento de los recursos florísticos de la Sierra de Huautla, Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias. Div. de Postgrado, UNAM, México.
- Maldonado, A. B. y P. Castillo E. 1992. Plantas medicinales usadas tradicionalmente para las enfermedades más frecuentes en el estado de Morelos. Resúmenes del III Encuentro de investigadores en Flora y Fauna de la Región Central de la República Mexicana. Cuernavaca, Morelos.
- Maldonado, A. B. y A. Heras. 1990 Composición florística de los huertos familiares del estado de Morelos. Resúmenes del IV Congreso Internacional de Medicina Tradicional y Folklorica. San Cristóbal de las Casas, Chiapas.
- Maldonado, A. B. y R. Monroy. 1987. Conocimiento y uso de los recursos florísticos en el ejido de Quilamula, Municipio de Tlaquiltenango, Morelos. *Expresión universitaria* No.17. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Maldonado, A. B. y R. Monroy. 1988. La selva baja caducifolia: fuente tradicional de plantas para la construcción. Abstracts of 11th Annual Ethnobiology Conference. México. D.F.
- Maldonado, A. B. y R. Monroy. 1990. La selva baja caducifolia: fuente tradicional de plantas comestibles. Resúmenes de XI Congreso Mexicano de Botánica. Oaxtepec, Morelos.
- Marquis, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical Plant. *Science* 226: 537-539
- Marquis, R. J. 1992. Selective impact of herbivores. *Evolutionary Trends in plants* 5:23-28.
- Martínez, B. R. 1999. Estudio comparativo del herbivorismo en dos especies de *Croton* en la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.

- McClure, J.W. 1975. In "The Flavonoids" (Harborne J.B., T.J. Mabry, and H. Mabry, Eds.). Academic Press, New York. pp. 970-1055.
- McKey, D.B. 1984. Interaction of the ant-plant *Leonardoxa africana*. (Caesalpinaceae) with its obligate inhabitants in a rainforest in cameroon. *Biotropica* 16:81-99
- McKey, D., P.G., Waterman y J.S. Gartlan. 1978. Phenolic content of vegetation in two African rain forest: ecological implications. *Science* 202: 61-63.
- Miranda, F, y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 28: 29-179.
- Monroy, R. y B. Maldonado. 1990. El aprovechamiento de los recursos florísticos de la selva baja caducifolia en Morelos, México. En: Lef, E., J. Carabias y A. Batis (coord.) Recursos naturales, técnica y cultura, estudios y experiencias para un desarrollo alternativo. CIIAH, UNAM. pp. 256-264.
- Monroy, R. y B. Maldonado. 1993. Índice del deterioro producido por el proceso productivo de leñar en la selva baja caducifolia de Morelos. Resúmenes del XII Congreso Mexicano de Botánica. Mérida, Yucatán.
- Opler, R. A. , G. W. Frankie & H. G. Baker. 1976. Rainfall as a factor in the synchronization, release and timing of anthesis by tropical trees and shrubs. *Bigeo* 3:231-236
- Pérez G. 1982. Etnobotánica de la región de Huautla, Municipio de Tlaquiltenango, Morelos. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Pérez J., L.A., A. Flores-Castorena & G. Soria. 1992. Clave para familias de plantas con flores de la sierra de Huautla, Mor. Méx. Universidad: Ciencia y Tecnología. 2: 25-50.
- Pimentel, D. 1988. Herbivore population feeding pressure on plants host: feedback evolution and host conservation. *Oikos* 53:289-302.
- Price, P. W. 1997. *Insect Ecology*. Ed. John Wiley & Sons, Inc.
- Price, M.L. and Buttler, L.G. 1977. Rapid visual estimation and spectrophotometric determination of tannin content of sorghum grain. *J. Agr. Food Chem.* 25: 1268-1273.
- Rhoades, D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: G. G. Rosenthal and D.H. Janzen, Ed. *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York, New York, USA. pp 3-54
- Rhoades, D. F., and R.G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. In J. Wallace and R.L. Mansell, ed. *Biochemical interaction between plants and insects*. Recent Advances in Phytochemistry. Plenum Press, New York, USA. 10: 168-213
- Rockwood, L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rica tree species. *Ecology* 54:1363-1369
- Rosenthal, J.P., R. Dirzo. 1997. Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defence against insects: Evidence from maizes and wild relatives. *Evol. Ecol.* 11: 337-355
- Rosenthal, G.A. & Janzen, D.H. 1979. *Herbivores*. Academic Press. New York, London, Toronto, Sydney, San Francisco.

- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México.
- Sánchez, H., C. y M. L. Romero 1992. Mastofauna silvestre del ejido el Limón, Municipio de Tepalcingo, Morelos. Revista, Universidad: Ciencia y Tecnología 2:87-96
- Simms, E.L. 1992. Costs of plant resistance to herbivory. En Fritz, R.S. y E. L. Simms (eds.). Plant Resistance to herbivores and pathogens. ecology, evolution and genetics. Chicago, pp. 392-425
- Soria, G. R. 1986. Flora de Morelos. Descripción de especies vegetales la selva baja caducifolia del Cañón de Lobos. Municipio de Yautepec. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México.
- Standley, P.C. 1924-1961. Trees and shrubs of Mexico. Smithsonian Institution. Washington, D.C. EUA.
- Stanton, N 1975. Herbivore pressure on two types of tropical forest. Biotropica 7: 8-11.
- Strauss, S. & A. Zangerl. 2002. Plant-insect interaction in terrestrial ecosystems. In: Plant-Animal Interactions and evolutionary approach. Ed. Blackwell Publishing. pp. 77-106
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Dorestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. Biol. Cons. 94: 133-142.
- Vargas, Y., R. y S. Santillán. 1990. Mamíferos silvestres de Morelos. Resúmenes del VIII Simposio de Fauna Silvestre, UNAM, México.
- Vázquez, J. S. 1978. L' amgatall Colección de herbario. Cuernavaca, Morelos, México
- Waterman, P.G.& S. Mole. 1989. Soil nutrients and plant secondary compounds. En Protector, J. (ed). Mineral Nutrients in Tropical forest and Savana Ecosystems. Blackwells Scientific Publications, Oxford, pp.241-254.
- Waterman P. G.& S. Mole. 1994. Analysis of Phenolic Plant Metabolites. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 66-103
- Weis, A.E. 1992. Plant variation and the evolution of phenotypic plasticity in herbivore performance. En Fritz, R.S. y E. L. Simms (eds). Plant Resistanse to Herbivores and Pathogens. Ecology, Evolution and Genetics. Chicago Press, Chicago, pp.140-171.
- Whitham, T. G., J. Maschinski, K. Larson & K. Paige. 1991. Plant responses to herbivory: the continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms. En P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes, W.W. Benson. (eds). Plant-animal interaction: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. Wiley Interscience publicatios. USA.
- Zar.J. 1974. Biostatistical análisis. Ed. Prentice may.
- Zaragoza, C. 1996. Especies nuevas de *Cratomorphus* (Coleoptera: Lampyridae, Photinini) de México. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México, Ser. Zool. 67 (2): 319-329.

APENDICE 1

INFORMACIÓN GENERAL SOBRE LAS ESPECIES ESTUDIADAS

La información recopilada en estas tablas se obtuvo de las siguientes fuentes bibliográficas:
Standley (1961), Vázquez (1978), Chávez y Ocampo (1979), Soria (1986),
Maas et al (1992) y Maldonado (1997)

Licania arborea

Nombre común	Cacahuananche, Cacahuate, caña dulce, Toposete
Familia	Chrysobalanaceae o Rosaceae
Hábito	Arbusto, árbol
Altura	12m en Oax, (Maldonado 1997), 4.5 - 6 m, (Standley, 1961)
Hábito de la hoja	<u>Perennifolia</u> (Standley, 1924)
Frutos	de 2 a 5 cm con una sola semilla oleosa
Importancia	Fruto y corteza para evitar la caída del pelo, ictericia y sarna. Los tallos para hacer vigas. Semillas para la iluminación, aceite para hacer velas, jabón, olor y sabor desagradable.
Distribución	Oaxaca, Veracruz, Guerrero, Michoacán, Morelos, A. Central y Sur.

Ficus insipida

Nombre común	Amate blanco, (San Luis Potosí, Morelos); Amate, Matapalo (Oaxaca); Camichin (Jalisco). (Standley, 1961)
Familia	Moraceae
Hábito	Árbol, 5-10m
Madera	Suave y ligera con poco valor comercial cuando es joven. Cuando son árboles maduros se utilizan para hacer canoas.
Hábito de la hoja	<u>Perennifolia</u>
Importancia	Exudado lechoso o latex sirve para el dolor estomacal. Contra de los hemiparásitos. Las raíces con propiedades purgativas
Distribución	Morelos

Syderoxylon capiri

Nombre común	Capire
Familia	Sapotaceae
Hábito	Árbol largo de corteza café o amarillenta, las ramas tomentosas
Hojas	Alternas, dispuestas en espiral, no estipuladas
Hábito de la hoja	<u>Perennifolia</u>
Importancia	Flor uso ceremonial, su fruto se come cocinado, exudado lechoso
Distribución	Oaxaca, Guerrero, Chiapas, Sinaloa, Edo. de Méx., Jalisco, Nayarit.

Sapium macrocarpum

Nombre común	Venenillo, Hincha huevos, Lechón, Palo Verde
Familia	Euphorbiaceae
Hábito	Árbol
Altura	4-6m
Hojas	Alternas, estipuladas
Hábito de la hoja	<u>Perennifolia</u>
Importancia	Látex lechoso blanco contra la fiebre, puede producir ceguera; tallo, para construcción; el latex, puede producir
Distribución	Puebla, Veracruz, Durango, Guerrero, Colima, Morelos

Piper leucophyllum

Nombre común	Cordoncillo, Hoja Santa
Familia	Piperaceae
Hábito	<u>Perennifolia</u>
Importancia	Hojas contra el mal de aire, como condimento
Distribución	Colima, Michoacán, Morelos

Ficus cotinifolia

Nombre común	Texcalamate, Amate prieto (Maldonado 1997)
Familia	Moraceae
Hábito	Árbol con leño pardo, grueso y la corteza gris
Altura	4-5 m
Hábito de la hoja	<u>Perennifolia</u>
Importancia	Latex induce el vómito, contra paludismo y para desinflamar el bazo. Fruto fresco es comestible
Distribución	Puebla, Jalisco, Guerrero, Queretaro, Tamaulipas, Sinaloa, Morelos

Vitex mollis

Nombre común	Cuayotomate (Maldonado 1997), Nanche de Perro
Familia	Verbenaceae
Hábito	Arbusto con tronco leñoso
Altura	3-4 m
Hábito de la hoja	<u>Perennifolia</u>
Importancia	Hojas para dolor de estómago, digestión y piquete de alacrán
Distribución	Nayarit, Guerr., Edo. de Méx., Guadalajara, Jal., Mich., Morelos

Astianthus viminalis (Maldonado 1997)

Nombre común	Azochil, Palo de agua, Axochitl, Ahuejote, Flor de Agua, Suchil
Familia	Bignoniaceae
Hábito	Árbol, arbusto de 4-5m
Sitios	Dentro del Río o en las orillas
Tronco	Tallos en partes verdes cilíndricos, glabros, presencia de lenticelas
Hábito de la hoja	<u>Perenne, Riparia</u>
Semillas	Semilla alada, Muchas
Importancia	Hojas contra diabetes, caída del pelo, paludismo. Tallo como vigas
Distribución	Veracruz, Guerrero, Puebla, Jalisco, Oax., Colima, México, Nayarit Morelos, Nicaragua por debajo de los 2000 m.s.n.m., Chiapas

Hamelia patens

Nombre común	Coral, Trompetilla, Jicarillo
Familia	Rubiaceae
Hábito	Arbusto, Herbacea o árbol pequeño de 1.5 m - 2m de altura
Tronco	Tallo herbáceo medio hueco, tomentosos.
Hojas	En verticilos, estipuladas, simples, enteras ovadas.
Hábito de la hoja	<u>Caducifolio</u>
Importancia	Hojas como cicatrizante
Distribución	Guerrero, Veracruz, Oaxaca, Tamaulipas, Queretaro, Morelos

Bunchosia cannesens

Nombre común	Nanche de perro
Familia	Malpighiaceae
Hábito de la hoja	<u>Caducifolio</u>
Importancia	Corteza contra diarrea, curtir el estomago, empacho y disentería.
Distribución	Morelos

Annona squamosa

Nombre común	Chirimoyo
Familia	Annonaceae
Hábito	Árbol
Hábito de la hoja	<u>Caducifolio</u>
Importancia	Hojas con uso medicinal contra la diarrea, cólicos. Fruto comestible
Distribución	Chiapas, Yucatán, Morelos

Gliricidia sepium

Nombre común	Mata rata, Cacahuananche, Guaje, Cola de Alacrán, Tacahuananche
Familia	Fabaceae o Leguminosa
Hábito	Árbol, 6 m
Hábito de la hoja	<u>Caducifolio</u>
Importancia	Corteza y hojas contra el salpullido, granos, gangrena, sarna, fiebre, dolores de cabeza. Tallo para la construcción, combustible, forrajero, carca viva. Semilla tóxica. También sirve como tutor.
Distribución	Puebla, Oaxaca, Veracruz, Morelos

Swietenia humilis

Nombre común	Zopilote, Cóbano, Palo de Zopilote
Familia	Árbol de 6-10 m
Hábito	Meliaceae
Madera	dura , pesada, corteza exfoliante
Hábito de la hoja	<u>Caducifolio</u>
Importancia	Semilla contra la caída del pelo, parásitos intestinales. Cosntrucción. Semillas como sustituto del jabón, en Morelos uso medicinal
Distribución	Jalisco, Chilpancingo, Oaxaca, Guerrero, Ed. De México, Taxco, Puebla, Colima, Morelos, Michoacán, Mazatlán.

Stemmadenia bella

Familia	Apocynaceae
Hábito	Arbusto de 1-3 m
Hábito de la hoja	<u>Caducifolio</u>
Hoja	finamente membranosa, ovales- elípticas y pecioladas, ápice obtuso y agudo, obtusamente acuminado, glabras
Flores	Amarillas 7 mm. Inflorescencias de 1-4 flores, color crema, vistosas
Fructificación	Carnoso verde
Distribución	Morelos

Ruprechtia fusca

Nombre común	Guayabillo, Azulillo
Familia	Polygonaceae
Hábito	Árbol o arbusto de 4m- 6m
Corteza	Gris
Hábito de la hoja	<u>Caducifolio</u>
Importancia	Tallo para postes
Distribución	Michoacán, Oaxaca, Puebla, Sinaloa, Guerrero, Morelos.

Bursera grandifolia

Nombre común	Palo Mulato
Familia	Burseraceae
Corteza	Papiracea color rojo
Hojas	Alternas, juntas en espiral, imparipinadas
Hábito de la hoja	<u>Caducifolio</u>
Frutos	En racimo
Importancia	Latex lechoso, corteza y resina vcontra la disentería
Distribución	Guerrero, Morelos.

Ziziphus amole

Nombre común	Huixcolote, Limoncillo
Familia	Rhamnaceae
Hábito	Árbol
Hábito de la hoja	<u>Caducifolio</u>
Importancia	Corteza para lavar heridas y úlceras gástricas.
Distribución	Sonora, Michoacán, Oaxaca, Sinaloa, Chamela, Guerrero, Nayarit, Puebla, Morelos

Jacaratia mexicana

Nombre común	Bonete, Papayón
Familia	Caricaceae
Hábito de la hoja	<u>Caducifolio</u>
Importancia	fruto y latex lechoso como digestivo, fruto comestible
Distribución	Jalisco, Michoacán, Oaxaca, Morelos.

Gyrocarpus jathrophifolius

Nombre común	Palomitas, Palo Hediondo
Familia	Hernandiaceae
Hábito	Árbol
Altura	2m
Hábito de la hoja	<u>Caducifolio</u>
Frutos	Hojas y corteza para eliminar tlalzahuates
Importancia	Guerrero, Oaxaca, Jalisco, Michoacán, Ed. de Méx., Sin., Morelos.

Pseudobombax ellipticum

Nombre común	Rosal, Clavelillo, Escibetillo
Familia	Bombacaceae
Hábito	Árbol, tronco rugoso
Hábito de la hoja	Caducifolio
Importancia	Flor contra la tos, tallo para la construcción
Distribución	Tamaulipas, Edo. de Méx., Nayarit, Toluca, Oax., Jalisco, Morelos.

Plumeria rubra

Nombre común	Cacaloxochitl, Flor de Mayo
Familia	Apocynaceae
Hábito	Árbol
Altura	5-6m
Hábito de la hoja	Caducifolio
Exudado	Jugo lechoso abundante
Importancia	latex lechoso y flor contra la tiña, reumas, verrugas, hemorroides infecciones vaginales, dolor de muelas y ornamental.
Distribución	Mérida, Chiapas, Yucatán, Guatemala, Morelos.

Comocladia engleriana

Nombre común	Hincha huevos, Teclétia, Teclate, Teclatilla
Familia	Anacardiaceae
Hábito	Arbusto, árbol pequeño
Sitios	sobre laderas, con suelos someros
Altura	5-6 m
Hábito de la hoja	Caducifolio
Exudado	jugo lechoso, blanco que al oxidarse se enegrese
Frutos	Globosos
Semillas	germinación epígea
Importancia	Flores y tallo tóxicos, exudado lechoso provoca dermatitis
Distribución	Puebla, Veracruz, Jalisco, Guerrero, Tamaulipas, Nayarit, Michoacán, Oaxaca, Morelos