



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO



Facultad de Estudios Superiores Zaragoza

INCIDENCIA DE ENFERMEDADES FOLIARES Y HERBIVORÍA EN
CUATRO ESPECIES DEL GÉNERO *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae)
DEL SUR DE MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGO

PRESENTA

EDGAR ALCARAZ CARMONA

Director de Tesis: Dra. Graciela García-Guzmán, Instituto de Ecología, UNAM

Asesor Interno: Dr. Carlos Castillejos Cruz, Unidad de Investigación en
Sistemática Vegetal y Suelo, FES Zaragoza, UNAM

MÉXICO, D.F.

Mayo, 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

"Estoy absolutamente convencido de que la ciencia y la paz triunfarán sobre la ignorancia y la guerra, que las naciones se unirán a la larga no para destruir sino para edificar, y que el futuro pertenece a aquellos que han hecho mucho por el bien de la humanidad".

Louis Pasteur

"No existe un arte nacional ni una ciencia nacional. El arte y la ciencia, como todos los sublimes bienes del espíritu, pertenecen al mundo entero, y sólo pueden prosperar con el libre influjo mutuo de todos los contemporáneos, respetando siempre todo aquello que el pasado nos legó".

Johann Wolfgang

"Si no podemos pensar por nosotros mismos, si somos incapaces de cuestionar la autoridad, somos pura masilla en manos de los que ejercen el poder. Pero si los ciudadanos reciben una adecuación y forman sus propias opiniones, los que están en el poder trabajan para nosotros. En todos los países se debería enseñar a los niños el método científico y las razones para la existencia de una Declaración de Derechos. Con ello se adquiere cierta decencia, humildad y espíritu de comunidad. En este mundo poseído por demonios que habitamos en virtud de seres humanos, quizá sea eso lo único que nos aísla de la oscuridad que nos rodea".

Carl Sagan

AGRADECIMIENTOS

Después de un largo camino lleno de experiencias, amistades, viajes y lo mejor aprendizaje. Quiero agradecer a las personas que fueron parte importante para realizar este trabajo.

Agradecer enormemente a mis padres Catarino Alcaraz Vidal y Mari Carmona Rosario, que gracias a ellos y con su apoyo incondicional me han enseñado y forjado para llegar hasta donde ahora estoy. Agradezco y dedico este trabajo a ustedes, que al igual que mi profesión, me han enseñado lo maravillosa que es la vida. Agradezco de corazón a mis hermanos Erick y Aldo Alcaraz que son parte fundamental en mi vida. Gracias por esos lazos de hermandad que dan el apoyo y la motivación para seguir adelante.

A mí compañera de vida, Cecelic Reséndiz. Por esta aventura en la que la pasión por la vida nos puso en el mismo camino. Por tu gran confianza, apoyo y sobre todo por tu gran amor.

Agradecer también a esos personajes de la vida que no solo me otorgaron su apoyo, si no que me han dado ese cariño incondicional, que hasta ahora, son ya parte de mí vida: Antonio Vidal (Oso) y Alejandro Rosales (Jares) por esos años de rock & roll, David Rodríguez, Fernando García, por esta década de amistad, Eduardo Rodríguez (The Doom) la hermandad sk8, y por último y no menos importante a Jannice Alvarado, Emmy Rosas y Paola Famitzaí Hernández.

Agradecer a la familia Reséndiz Arias, Carmelo, Maru y Carlos, por brindarme ese apoyo tantos años y abrirme las puertas de su hogar. Por ser mi segunda familia.

Le doy gracias a mi tutora la Dra. María Graciela García Guzmán, por haberme aceptado en su laboratorio e integrarme a su proyecto. Por esas prácticas de campo llenas de emociones, aventuras y enseñanzas. Agradezco infinitamente toda su ayuda, por ser tan amable conmigo y darme a conocer tanto.

Al Dr. Carlos Castillejos Cruz, por siempre apoyarme y ser mi tutor en la FES-Z, por esas salidas al campo y al Olivo. Por esas enseñanzas en clase, la motivación y el entusiasmo que siempre me dio para seguir adelante, así como darme la bienvenida a su hogar y ayudarme en este trabajo.

Al Biól. José Luis Guzmán, por la ayuda y el apoyo tanto en clase como para la realización de este trabajo.

También agradezco a la Biól. Irma Acosta Calixto, por recibirme en el laboratorio y el apoyo que me otorgó a lo largo de mi estadía en el laboratorio, así como su ayuda en campo.

A la Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez, por su ayuda en la colecta en campo y determinación de especies, sus enseñanzas y alegría en los viajes a campo.

A mis compañeros de laboratorio: Daniel Torres, por el apoyo de tesis, y esa ayuda fundamental en campo, Yoli Medina, por el apoyo de colecta en campo y esas risas en laboratorio.

Agradezco a los Técnicos de cómputo del Instituto de Ecología: M. en I. Alejandro René González Ponce y al Ing. Erick Daniel Valle Vidal por la instalación del software WinFolia, como apoyo técnico en el desarrollo de este trabajo.

A la Jefa de la Estación de Biología Los Tuxtlas (IBUNAM) Biól. Rosamond Coates por las facilidades otorgadas para el desarrollo de este trabajo.

El proyecto fue financiado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) IN205012, otorgado a la Dra. Graciela García-Guzmán. Además agradezco a PAPIIT IN205012 la beca que me otorgó para la terminación de mi tesis.

Contenido

Pág.

RESUMEN.....	X
1 INTRODUCCIÓN	1
2 ANTECEDENTES	3
2.1 Herbívoros y patógenos.....	3
2.2 Defensas foliares.....	5
2.3 Coevolución entre plantas y fitófagos	7
2.4 Papel de los hongos patógenos en poblaciones naturales.....	10
2.5 Zona de estudio.....	13
2.5.1 Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas (RBT).....	13
2.5.2 Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC).....	14
2.5.3 Localidades en la península de Yucatán.....	15
2.6 Importancia del género.....	16
2.7 Género <i>Cnidoscolus</i>.....	17
2.7.1 <i>Cnidoscolus multilobus</i> I.M. Johnston.....	18
2.7.2 <i>Cnidoscolus tehuacanensis</i> Breckon.....	18
2.7.3 <i>Cnidoscolus aconitifolius</i> I.M. Johnston.....	20
2.7.4 <i>Cnidoscolus souzae</i> McVaugh.....	20
3 HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	22
3.2 Hipótesis.....	22
3.3 Objetivo general.....	22
3.4 Objetivos particulares.....	22
4 MÉTODO	23
4.1 Sitios de estudio.....	23
4.2 Trabajo de campo.....	24
5. RESULTADOS	27
5.1 Daño foliar	27
5.1.1. Patógenos	28
5.1.1.1 Porcentaje de hojas atacadas por patógenos	29
5.1.1.2 Porcentaje de área foliar dañada por patógenos.....	29
5.1.1.3 Variación interpoblacional del ataque por hongos patógenos.....	31
5.1.2 Fitófagos.....	34
5.1.2.1 Porcentaje de hojas atacadas por fitófagos.....	35
5.1.2.2 Porcentaje de área foliar dañada por insectos fitófagos.....	36
5.1.2.3 Variación interpoblacional del ataque por insectos herbívoros.....	37
5.1.3 Patógenos y fitófagos	40

5.1.3.1 Porcentaje de hojas atacadas por ambos depredadores (herbívoros y patógenos en la misma hoja).....	40
5.1.3.1 Variación interpoblacional en el porcentaje de hojas atacadas por ambos depredadores (herbívoros y patógenos en la misma hoja).....	40
5.2 Análisis de caracteres foliares y su relación con los niveles de daño	42
6. DISCUSIÓN	46
6.1 Daño por patógenos y fitófagos	46
6.1.1 Insectos herbívoros.....	47
6.1.2 Interacciones planta-herbívoro-hongo patógeno	48
6.2 Papel de los caracteres foliares en la defensa de <i>Cnidocolus</i>.....	49
7. CONCLUSIÓN	53
8. LITERATURA CITADA	54

ÍNDICE DE FIGURAS

Pág.

1. Porcentaje de hojas de cuatro especies del género <i>Cnidoscolus</i> atacadas por insectos herbívoros (herbívoros), hongos patógenos (patógenos) y por ambos depredadores (ambos).....	27
2. Número y porcentaje de daño en hojas en cuatro especies de <i>Cnidoscolus</i>	28
3. Hoja de <i>Cnidoscolus souzae</i> con daño causado por hongos patógenos	28
4. Porcentaje de hojas dañadas en cuatro especies de <i>Cnidoscolus</i>	29
5. Porcentaje de área foliar dañada por hongos patógenos en <i>Cnidoscolus souzae</i> , <i>C. aconitifolius</i> , <i>C. tehuacanensis</i> y <i>C. multilobus</i>	30
6. Niveles de daño foliar causado por hongos patógenos en cuatro poblaciones de <i>Cnidoscolus multilobus</i>	31
7. Porcentaje de hojas atacadas por hongos patógenos en las cuatro poblaciones de <i>Cnidoscolus multilobus</i> muestreadas.....	32
8. Porcentaje de área foliar dañada promedio en dos poblaciones de <i>Cnidoscolus souzae</i> muestreadas en el estado de Yucatán.....	33
9. Porcentaje de hojas dañadas por hongos patógenos en dos poblaciones de <i>Cnidoscolus souzae</i>	33
10. Hoja de <i>Cnidoscolus souzae</i> con daño ocasionado por herbívoros.....	34
11. Porcentaje de hojas atacadas por insectos herbívoros en cuatro especies de <i>Cnidoscolus</i>	35
12. Porcentaje de área foliar dañada por insectos herbívoros en cuatro especies de <i>Cnidoscolus</i>	36
13. Porcentaje de área foliar dañada por herbívoros en cuatro poblaciones de <i>Cnidoscolus multilobus</i>	37
14. Porcentaje de hojas de <i>Cnidoscolus multilobus</i> dañadas por insectos en cuatro poblaciones muestreadas.....	38

15. Porcentaje de área foliar dañada por herbívoros en dos poblaciones de <i>Cnidoscolus souzae</i>	39
16. Porcentaje de hojas dañadas por insectos herbívoros en dos poblaciones de <i>Cnidoscolus souzae</i>	39
17. Porcentaje de hojas dañadas por herbívoros y patógenos (en la misma hojas) en cuatro especies de <i>Cnidoscolus</i>	40
18. Porcentaje de hojas dañadas por herbívoros y patógenos en poblaciones de <i>Cnidoscolus multilobus</i>	41
19. Porcentaje de hojas atacadas por herbívoros y patógenos (en la misma hojas) en dos poblaciones de <i>Cnidoscolus souzae</i>	41
20. Caracteres foliares por especies: a) tricomas por haz (cm ²); b) tricomas por envés (cm ²); c) contenido hídrico (%); d) contenido látex (mg), y e) grosor de hoja (mm).....	42

ÍNDICE DE CUADROS

Pág.

Cuadro 1. Datos de colecta.....	23
Cuadro 2. Porcentaje de hojas por especie con daño por patógenos.....	28
Cuadro 3. . Porcentaje de hojas atacadas por herbívoros.....	33
Cuadro 4. Correlaciones entre caracteres foliares y Daño por patógenos y herbívoros.....	41

RESUMEN

Particularmente, en los bosques tropicales, las relaciones evolutivas entre herbívoros, hongos patógenos y plantas han dado lugar a una impresionante variedad de adaptaciones e interacciones caracterizadas por afectar la estructura y dinámica de las poblaciones y comunidades. Estas relaciones pueden ser benéficas para los herbívoros y hongos teniendo un impacto negativo en el crecimiento y reproducción de las plantas y como consecuencia afectar la tasa de crecimiento de las poblaciones. Este impacto o daño foliar varía mucho entre especies vegetales, esta variación son el reflejo de las adaptaciones de las plantas que les permite eludir, repeler, retardar y restringir la infestación o el daño causado por herbívoros y hongos patógenos. De este modo, la presión ejercida, ha llevado a la evolución de una gran variedad de defensas químicas, físicas y fenológicas en las plantas. El principal objetivo de este estudio fue evaluar si las defensas químicas y estructurales que presentan cuatro especies del género *Cnidocolus* contrarrestan el ataque por herbívoros y hongos patógenos, así como medir la magnitud del daño ocasionado. Se colectaron de una a cuatro poblaciones con 30 a 40 individuos; de cada individuo se muestrearon 15 hojas al azar. Posteriormente se fotografiaron y las imágenes fueron procesadas con la ayuda del software WinFOLIA®. De las 15 hojas colectadas por planta, a tres de ellas se les evaluó la cantidad de látex, contenido hídrico, número de tricomas y grosor. Para analizar la relación entre los caracteres foliares medidos y la dimensión del área foliar dañada por herbívoros y patógenos, en cada una de las especies se trabajó con los datos obtenidos a partir del análisis foliar mediante análisis descriptivos, utilizando diagramas de caja. Para probar si existía alguna relación significativa entre poblaciones de la misma especie se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis. Los parámetros medidos se trabajaron en el software estadístico SPSS® 15.0 (2006). Los niveles de daño causado por hongos patógenos en las cuatro especies estudiadas fueron mayores que los niveles de daño causados por insectos herbívoros. Se encontró que *C. multilobus* fue la especie con un mayor ataque por herbívoros y patógenos. Se analizó si existía alguna relación entre los caracteres defensivos y los niveles de daño causados por

hongos patógenos y herbívoros, con lo que se obtuvo correlaciones moderadas, algunas de ellas negativas, principalmente en la densidad de tricomas por haz y envés para daño ocasionado por herbívoros y hongos patógenos.

1 INTRODUCCIÓN

Las plantas, los microorganismos e insectos herbívoros comparten una larga historia evolutiva, y conforman relaciones caracterizadas por afectar la estructura y dinámica de las poblaciones y las comunidades (Gatehouse, 2002; Silliman et al., 2005). Particularmente, en los bosques tropicales las relaciones evolutivas entre herbívoros y plantas han dado lugar a una impresionante variedad de adaptaciones e interacciones. En dicho entorno las plantas se enfrentan a pérdidas de biomasa causadas por insectos herbívoros (Huntly, 1991), microorganismos patógenos (Augspurger, 1984; García-Guzmán & Morales, 2007) y mamíferos (Augspurger & Kitajima, 1992). Se ha estimado que aproximadamente el 11% del área foliar es consumida por herbívoros y patógenos (Coley & Aide, 1991; García-Guzmán & Dirzo, 2001). Por otra parte, varios estudios sugieren que en los bosques tropicales las tasas anuales de herbivoría son mayores que en los bosques templados. Este patrón puede deberse a que en los ecosistemas tropicales hay una mayor cantidad de biomasa disponible para los herbívoros a lo largo del año y además una mayor diversidad de especies de plantas (Coley & Barone, 1996; Lewinsohn & Roslin, 2008). Sin embargo, en los bosques tropicales las fuerzas ecológicas que controlan la disponibilidad de recursos y la abundancia de herbívoros varían según el hábitat, debido a condiciones abióticas como el tipo de suelo, temperatura y precipitación, y a las condiciones bióticas como la densidad y la riqueza de especies de plantas (Root, 1973; Fernandes & Price, 1988; McNaughton et al., 1989; Wright & Samways, 1996, 1998; Blanche, 2000; Mendonça, 2001; Cuevas-Reyes et al., 2004; Lewinsohn et al., 2005; Ribeiro & Basset, 2007; Wirth et al., 2008). Las interacciones entre los microorganismos patógenos y las plantas también se ven afectadas por una gran variedad de factores ambientales (Burdon, 1987). Por consiguiente, la presencia de alguna enfermedad en cualquier población, y las consecuencias evolutivas, están determinadas por factores bióticos y abióticos (Burdon, 1993, Jarosz & Davelos 1995).

En las relaciones planta-herbívoro, los fitófagos buscan maximizar su adecuación al consumir los tejidos vegetales, pero esta remoción de tejidos puede tener un impacto

negativo en el crecimiento y reproducción de las plantas y como consecuencia puede afectar la tasa de crecimiento de las poblaciones (Becklin, 2008). Por lo tanto, los herbívoros y patógenos ejercen una fuerte presión de selección en las poblaciones vegetales (Coley, 1983; Parra-Tabla et al., 2004). No todas las interacciones planta-herbívoro son iguales, sino que el tipo y cantidad de daño foliar varía mucho entre las especies, esta variación en el consumo es probablemente un reflejo de las adaptaciones que las plantas presentan y que les permite eludir, repeler, retardar y restringir la infestación o el daño causado por insectos y patógenos. De este modo, la presión ejercida por los herbívoros ha llevado a la evolución de una gran variedad de defensas químicas, físicas y fenológicas en las plantas (Coley & Barone, 1996; Lerdau et al., 1994; Mauricio, 1998; Gatehouse, 2002; Siemens et al., 2002; Kliebenstein, 2004; Duffey & Stout 1996; Romeo et al., 1996). Por lo tanto, las defensas de las plantas están constituidas por un conjunto de rasgos, entre los que se incluyen aspectos de la calidad nutricional (por ejemplo, las proteínas y antiproteínas), de características físicas (espinas, tricomas y dureza de la hoja), toxicidad (cianuros y alcaloides), fenología, capacidad de rebrote (es decir, la tolerancia), y defensas indirectas (compuestos volátiles y la arquitectura de ramificación). Las interacciones sinérgicas entre los múltiples rasgos defensivos son particularmente importantes ya que proporcionan un mayor nivel de defensa (Broadway & Duffey 1988; Gunasena et al., 1988; Berenbaum et al., 1991; Stapley, 1998). Es por ello que se han realizado diversos estudios con el fin de entender los procesos que pueden influir en la evolución de las especies de plantas y sus herbívoros (Becklin, 2008).

En este sentido el género *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae) resulta de interés debido a que está conformado por especies que a pesar de invertir recursos en la producción de látex, tricomas urticantes y espinas, son atacadas por insectos herbívoros y hongos patógenos (Torres-González & García-Guzmán, en prensa). En México existen 26 especies, de las cuales 20 son endémicas (Martínez et al., 2002). Dicho género está representado mayormente en la selva baja caducifolia y se encuentra distribuido en varios estados de la República Mexicana. En la presente tesis se propone estudiar a través de mediciones directas, los niveles de herbivoría por insectos e incidencia de enfermedades foliares

causadas por hongos, así como los mecanismos defensivos (producción de látex, grosor de la hoja y número de tricomas) de cuatro especies del género *Cnidoscolus* (*C. multilobus*, *C. tehuacanensis*, *C. aconitifolius*, *C. souzae*) que habitan en las selvas del sur de México y determinar si existe alguna relación entre los mecanismos defensivos de las especies y los niveles de daño foliar.

2 ANTECEDENTES

2.1 Herbívoros y patógenos

Una de las interacciones bióticas de mayor impacto en las comunidades tropicales naturales es la herbivoría (Crawley, 1983; Dirzo & Harper, 1982), ya que es considerada como una fuerza de selección importante y decisiva en el proceso evolutivo de las plantas (Stowe et al., 2000). Además, se considera que las interacciones entre las plantas y los herbívoros han generado gran parte de la diversidad biológica que se observa en los ecosistemas terrestres (Ehrlich & Raven, 1964; Ohgushi, 2005).

Se les denomina herbívoros a los organismos que se alimentan de alguna parte de la planta, por ejemplo, flor, fruto, tallo, raíz, semillas u hojas (Janzen, 1981). Mientras muchos herbívoros consumen tejidos vegetales externos, otros como los minadores, desmanteladores y formadores de agallas consumen partes internas de las plantas (Strauss & Zangerl, 2002). Los herbívoros, al consumir el tejido disminuyen la superficie fotosintética activa, lo cual a su vez afecta otras funciones fisiológicas en las plantas (Coley, 1983; Parra-Tabla et al., 2004). Como resultado, puede afectar negativamente el desempeño de las plantas a través de una reducción en el crecimiento y la supervivencia (Huntly, 1991). Sin embargo, la herbivoría no solo tiene efectos a nivel individual, sino también a nivel poblacional, comunidad y ecosistema, ya que puede afectar el número, distribución y abundancia de las especies de plantas (Strauss & Zangerl, 2002).

Los efectos de la herbivoría en las plantas dependen de una gran variedad de factores bióticos y abióticos. Por ejemplo, algunos estudios indican que los niveles de daño por herbívoros en especies arbustivas tienden a ser mayores en el sotobosque de la selva que en el dosel (Lowman, 1984; Barone, 1994). En contraste, otros estudios enfocados en patógenos foliares han mostrado que la incidencia de daño es mayor en el dosel de la selva alta perennifolia que en el sotobosque (García-Guzmán & Dirzo, 2004). Estos patrones se han adjudicado a factores microclimáticos que alteran las tasas de depredación.

Varias características bióticas y abióticas de la parte superior del dosel de los bosques húmedos tropicales difieren considerablemente de las capas forestales inferiores. Por ejemplo, el dosel de un bosque húmedo tropical está más expuesto a las variaciones climáticas, tales como temperaturas extremas y un ambiente seco (Basset, 2001), lo que puede influir en el establecimiento y funcionamiento de un amplia variedad de organismos. Los estudios realizados en el sotobosque muestran que las enfermedades foliares por hongos son muy comunes en todo el año, y que afectan a un gran número de especies de plantas (García-Guzmán & Dirzo, 2001).

Aunque muchas enfermedades en el dosel son compartidas por plantas juveniles, su abundancia relativa en los diferentes estratos puede variar (Gilbert, 1995). Además, la variación estacional de las precipitaciones que tiene poco efecto sobre la incidencia de enfermedad en el sotobosque podría tener un efecto más directo sobre la incidencia de enfermedad en el dosel debido a una mayor exposición del follaje a las variables ambientales. Además, a nivel de sotobosque, el daño foliar por patógenos está fuertemente asociado con el daño por insectos herbívoros, ya que sugieren que la herbivoría es un factor que facilita la infección foliar (García-Guzmán & Dirzo, 2001). Teniendo en cuenta que la diversidad y abundancia de los artrópodos (muchos de ellos herbívoros) en el nivel superior del dosel es mayor que en el suelo (Barone, 2000; Corff & Marquis, 1999), se especula que la asociación entre los agentes patógenos y herbívoros probablemente sea aún más fuerte en esta capa del bosque.

2.2 Defensas foliares

El consumo de tejidos por parte de herbívoros y patógenos generalmente tiene efectos negativos sobre la adaptabilidad de las plantas, y es por esta razón que la herbivoría se considera como una fuerza selectiva importante para la determinación y mantenimiento de una gran variedad de defensas, tanto químicas como fenológicas y mecánicas (Coley & Barone, 1996). Así, las plantas han desarrollado diversas estrategias para defenderse del ataque por insectos y/o microorganismos patógenos, como enzimas que degradan la pared celular de los patógenos o que tienen la capacidad de inactivar tóxicos de origen microbiano (Croteau et al., 2000). Así mismo, la dureza foliar y la producción de tricomas actúan como barreras físicas, que impiden o retardan el acceso a los tejidos vegetales por parte de los depredadores (Feeny, 1970; Mauricio, 1998).

Los tricomas o pelos foliares han sido considerados como un mecanismo de defensa estructural contra los herbívoros (Levin, 1973), pero también como mecanismos de aislamiento del medio ambiente (Esau, 1965; Ehleringer et al., 1976; Rodríguez et al., 1984; Southwood, 1986). Levin (1973) define a los tricomas como apéndices que se extienden desde la epidermis de los tejidos aéreos, los cuales se producen en una multitud de formas, que van desde espiral, recto, estrellado, enganchado o glandular. Se cree que los tricomas han evolucionado principalmente como barreras fisiológicas contra la pérdida de agua y el calor excesivo (Levin, 1973; Gutschick, 1999), y también para proteger el tejido de la planta frente a la radiación UV (Manetas, 2003). Sin embargo, las observaciones hechas por Haberlandt (1914) indicaron que los tricomas de la hoja también tienen un papel en la defensa contra herbívoros. De esta manera, los tricomas, como la mayoría de otras formas de defensa estructural, ejercen funciones duales. Por ejemplo, los pelos de las hojas de *Verbascum thapsus*, actúan como una defensa estructural contra saltamontes, al mismo tiempo que protegen a las hojas más jóvenes contra la pérdida de agua (Woodman & Fernandes, 1991).

A pesar de su claro beneficio fisiológico, ahora se acepta que los tricomas desempeñan un papel defensivo importante contra la herbivoría (Werker, 2000; Dalin & Bjorkman, 2003; Handley et al., 2005). La presencia de estas estructuras se asocia con tasas bajas de ingestión de tejido por los herbívoros (Westerbergh & Nyberg, 1995). También pueden impedir la ovoposición de insectos, afectando la seguridad con la que los huevos están adheridos a las hojas (Haddad & Hicks, 2000; Handley et al., 2005), así como interferir con el movimiento del herbívoro sobre las estructuras de la planta (Quiring et al., 1992; Eisner et al., 1998). Su función defensiva se demuestra también por la relación negativa entre la densidad de tricomas y las tasas de daño por herbívoros. Por ejemplo, en *Brassica rapa*, las plantas con una menor densidad de tricomas sufrieron un mayor daño por larvas de la mariposa blanca de la col (*Pieris rapae*) (Agren & Schemske, 1993). Del mismo modo, el gorgojo negro de la vid (*Otiorhynchus sulcatus*) evita las plantas de *Fragaria chiloensis* con alta densidad de pelos (Doss et al., 1987). La eliminación de los pelos de las hojas también demuestra su valor protector. Cuando los pelos de *Silene dioica* se afeitaron de las hojas, llegó a ser más susceptible al ataque de caracoles terrestres que sus homólogos no tratados (Westerbergh & Nyberg, 1995).

En contraste, las defensas químicas tales como el látex y las resinas hacen que sea difícil para los herbívoros procesar el material vegetal una vez que se ingiere. Productos químicos, como los glucosinatos, monoterpenos y taninos, generalmente se producen a través del metabolismo secundario (Lerdau, 1994; Mauricio, 1998; Gatehouse, 2002; Siemens et al., 2002; Kliebenstein, 2004). Estos compuestos pueden tener varias funciones que los hacen importantes para la supervivencia de la planta. En términos de defensa, estos compuestos son a menudo tóxicos o letales para los herbívoros, y causan una serie de problemas que les impiden alimentarse de ciertas especies de plantas (Gatehouse, 2002).

Los metabolitos secundarios son compuestos de peso molecular bajo, de importancia ecológica, ya que se considera que participan en la adaptación de las plantas a su ambiente, se sintetizan activamente cuando las plantas son expuestas a condiciones adversas tales como: el consumo por herbívoros, el ataque por microorganismos, la

competencia por el espacio de suelo, luz y nutrientes entre especies de plantas y otros tipos de estrés abiótico (Sepúlveda-Jiménez et al., 2003).

2.3 Coevolución entre plantas y fitófagos

Como se ha mencionado, las plantas han desarrollado una gran variedad de defensas mecánicas y químicas. Dichas defensas incrementan la mortalidad, disminuyen la reproducción y el crecimiento de los herbívoros, lo que conlleva a que la selección natural favorezca a los que están en mejores condiciones para tolerar o evadir el efecto de estas (Karban & Agrawal, 2002). Sin embargo, fitófagos también han adquirido características que les han permitido contrarrestar las defensas de las plantas (Stamp, 2003). Esta relación antagonista podría resultar en un proceso de coevolución mediante el cual una adaptación en la especie de la planta conlleva a una adaptación en la especie del herbívoro, y viceversa (Ehrlich & Raven, 1964). Con el tiempo, este proceso puede conducir a la alta especialización en la relación planta-herbívoro y a la evolución de nuevas especies (Karban & Agrawal, 2002).

A lo largo de la evolución los insectos han desarrollado una gran variedad de herramientas que les permiten alimentarse de las plantas y lidiar con sus mecanismos defensivos (Sánchez et al., 2008), por ejemplo, las mariposas monarca depositan sus huevecillos en *Asclepias curassavica* y cuando las larvas eclosionan, consumen la planta tóxica. Las orugas no sólo toleran los metabolitos secundarios que contiene la planta hospedera, sino que además lo almacenan en sus tejidos como defensa contra sus propios depredadores. Después de la metamorfosis, la mariposa monarca conserva la toxina almacenada. *Asclepias curassavica* contiene alcaloides y glucósidos cardíacos, que afectan a las aves y otros depredadores de los insectos herbívoros. Por ejemplo, si un ave ingiere una mariposa monarca, sufre diversos trastornos gástricos y vómitos, con lo que los patrones anaranjados y negros típicos de la mariposa monarca se evitarán en lo sucesivo por parte del ave (Seigler, 1991).

Todos los herbívoros deben tratar con productos químicos que son potencialmente perjudiciales para ellos (Duffey & Stout, 1996). Los herbívoros también producen enzimas que les permiten hacer frente o reducir los efectos perjudiciales de los compuestos de la planta (Brattsten, 1988; Feyereisen, 1999). Por ejemplo, las enzimas salivales que presentan en sus partes bucales, minimizan la efectividad de las defensas de la planta, cuando los insectos mastican los tejidos. Esto se ha observado en la saliva de algunas orugas que contienen grandes cantidades de glucosa oxidasa que parece suprimir los eventos tempranos de señalización en la defensa de las plantas. Al igual que las orugas, los áfidos secretan saliva cubierta con una capa de tipo gel que interfiere entre el estilete del áfido y las células de la planta, esta funda de gel puede evitar las señales de difusión desde el sitio de penetración, lo que reduce la respuesta inducida de la planta (Felton & Eichenseer, 1999).

Los herbívoros exhiben una gran diversidad de comportamientos asociados con la alimentación que desactivan las defensas de sus plantas hospederas. Las plantas pueden inmovilizar partes de la boca de los herbívoros y reducir su alimentación mediante la liberación de secreciones de los canales laticíferos cuando los herbívoros muerden la hoja, en respuesta, muchos insectos cortan las venas de la hoja antes de alimentarse de ella. Los herbívoros después comen más allá de los recortes, libres de los exudados que normalmente evaden la herbivoría (Dussourd & Denno, 1994; Dussourd, 1999). Este comportamiento herbívoro precisamente coincide con la arquitectura de canales secretores en cada planta hospedera (Dussourd & Denno, 1991).

Por otra parte, algunos estudios sugieren que la estructura de las partes bucales de los herbívoros se encuentran altamente asociadas al tipo de alimento que ingieren (Bernays, 1991; Labandeira, 1997). Dentro de las familias de insectos y gremios de alimentación, los aparatos bucales están asociados con estrategias de consumo particulares. Por ejemplo, dentro de los Sphingidae, algunas especies tienen incisivos típicos para desgarrar y masticar hojas relativamente suaves, mientras que otras especies tienen mandíbulas como tijeras para realizar cortes más grandes de hojas más duras de hierbas u hojas maduras de los árboles (Bernays & Janzen, 1988). Por ejemplo, la estructura bucal de

Jadera haematoloma (Hemiptera) tiene una longitud que le permite alcanzar las semillas de su especie hospedera (Carroll & Boyd, 1992). Sin embargo, en el siglo pasado, después de que tres especies nuevas de la familia Sapindaceae fueron introducidas a Norteamérica; *J. haematoloma*, se adaptó a alimentarse de las nuevas especies y se observó una evolución de su aparato bucal de acuerdo con la longitud de las semillas de cada una de las nuevas especies hospederas (Carroll et al., 1997; 1998). Así mismo, existen diversos tipos de fitófagos, los cuales tienen características particulares al consumir la hoja, según lo descrito por Bauerle et al. (1997), por ejemplo:

- a) **Minadores:** consumen el tejido foliar entre la cutícula superior e inferior y por lo general hacen galerías en el estado larval. La nervadura principal no es consumida, en tanto las secundarias pueden ser afectadas en diverso grado. Además, se observan que sus desechos se acumulan en las galerías.
- b) **Esqueletizadores:** consumen sólo los tejidos blandos de las hojas, dejando las nervaduras principales y en algunos casos también las secundarias.
- c) **Masticadores:** consumen la totalidad de la hoja o la mayor parte de ella, pero alimentándose siempre de todos los tipos de tejidos que la componen.
- d) **Enrolladores y juntadores de hojas:** son insectos que enrollan o juntan las hojas, uniéndolas con seda y se alimentan como minadores.

Pueden existir combinaciones de los tipos de daño. Además, una misma especie puede presentar dos tipos de alimentación en diferentes etapas de su desarrollo sobre el mismo o en diferentes sustratos, aunque por lo general en una única especie hospedante (Bauerle et al., 1997).

2.4 Papel de los hongos patógenos en poblaciones naturales

Los microorganismos patógenos juegan un papel importante en la estructura, dinámica y evolución de las comunidades vegetales naturales. Algunos patógenos pueden aumentar la tasa de mortalidad, así como favorecer cambios en la estructura y composición de comunidades de plantas (Gilbert et al., 2001). Sin duda, el grupo más numeroso de fitopatógenos lo constituyen los hongos, los que posiblemente aparecieron antes que las plantas en la tierra y durante su proceso evolutivo se relacionaron con todos los demás grupos de seres vivos (Pirozynski & Hawksworth, 1988). En el caso particular de las plantas superiores, se establecieron relaciones de mutualismo, comensalismo y parasitismo con los hongos. De acuerdo con Alarcón et al. (2006), en el 85% de las especies vegetales los hongos micorrízicos han sido factores determinantes en su evolución y en cuanto a los hongos fitopatógenos prácticamente no existe una especie vegetal que no sea parasitada por al menos un hongo y existen algunas que son hospederos de varias decenas de ellos.

Los hongos patógenos no constituyen un grupo homogéneo. Varían en sus estrategias de historia de vida, como son: modos de parasitismo, nivel de especificidad en el hospedador, patrones de crecimiento, reproducción, modos de dispersión, y longevidad (Burdon, 1993; Jarosz & Davelos, 1995). Por ejemplo, algunas especies patógenas muestran un mayor índice de crecimiento y ciclos de vida más cortos que otros. Así mismo, el grado de la dependencia con sus plantas hospederas para la reproducción y supervivencia varía entre especies, muchas especies pueden sobrevivir durante largos períodos como hongos saprótrofos en el suelo o en el tejido muerto de las plantas (por ejemplo, la pudrición de la raíz y marchitez vascular) y volver a infectar nuevas plantas hospedantes cada año (Burdon, 1993). Sin embargo, hay muy pocos estudios diseñados específicamente para determinar el nivel de incidencia de enfermedades en la comunidad de plantas tropicales en los sistemas naturales (García-Guzmán & Dirzo, 2001; 2004; García-Guzmán & Trejo-Vázquez, com. pers.).

Estudios realizados por Gilbert (1995), Barone (1998), Marquis et al. (2001), Gilbert & Sousa (2002) centrados en un número limitado de especies de plantas sugieren que las enfermedades foliares son muy comunes, y probablemente entre las más importantes causas de daño a la planta. Estudios paralelos llevados a cabo en dos bosques siempre verdes y un bosque estacional de México, demostraron que los hongos patógenos que causan clorosis, manchas necróticas de hojas, o deformación de las hojas fueron comunes en dicho ambiente, afectando de un 53% a 65% de las especies de plantas del sotobosque en los bosques tropicales de hoja perenne de Los Tuxtlas (García-Guzmán & Dirzo, 2001) y la Reserva de la Biósfera de Montes Azules (García-Guzmán, com. pers.). Las enfermedades foliares son probablemente el tipo de enfermedad más comúnmente estudiada en los sistemas naturales tropicales (García-Guzmán & Dirzo, 2001; 2004). Las enfermedades de hojas normalmente se expresan en forma de manchas necróticas, clorosis, plagas o abscisión foliar (Ayres & Paul, 1986; Agrios, 1997), y son en su mayoría causadas por Ascomycetes. Muchos de ellos son patógenos facultativos y son capaces de vivir como saprótrofos en la ausencia de la planta hospedera. Estos patógenos reducen el área foliar y afectan el proceso de la fotosíntesis (Burdon, 1987) y, a través de los efectos acumulativos, provocan reducciones en la fecundidad, el crecimiento y la competencia intraespecífica de la planta huésped (Burdon, 1993). Los síntomas que producen los hongos en sus hospedantes son de tipo local o general, y por lo común producen una necrosis local, general o la muerte de los tejidos vegetales que infectan, hipertrofia e hipoplasia o atrofia de plantas completas o de sus órganos, e hiperplasia o crecimiento excesivo de ellas o de algunos de sus órganos. Los síntomas necróticos más comunes de acuerdo a Agrios (2002), son los siguientes:

- a)** Manchas foliares: lesiones localizadas en las hojas de los hospedantes que constan de células muertas y colapsadas.
- b)** Tizón: coloración café general y extremadamente rápida de las hojas, ramas, y órganos florales de una planta, que dan como resultado la muerte de estos órganos.

- c)** Cancro: herida localizada o lesión necrótica; con frecuencia sumida bajo la superficie del tallo de una planta leñosa.
- d)** Muerte descendente: necrosis generalizada de las ramas de las plantas que se inicia en sus puntas y avanza hacia su base.
- e)** Pudrición de la raíz: pudrición o desintegración de todo el sistema radical de una planta o parte de él.
- f)** Ahogamiento o secadera: muerte rápida y colapso de plántulas muy jóvenes que se cultivan en el campo.
- g)** Pudrición basal del tallo: desintegración de la parte inferior del tallo, pudriciones blandas y pudriciones secas.
- h)** Maceración y desintegración de frutos, raíces, bulbos, tubérculos y hojas carnosas de las plantas.
- i)** Antracnosis: lesión necrótica que se asemeja a una úlcera profunda y que se produce en partes de la planta hospedante.
- j)** Sarna: lesiones que se producen sobre el fruto, hojas, tubérculos y otros órganos de las plantas hospedantes, por lo común ligeramente realizadas o bien profundas y agrietadas, lo cual les da una apariencia costrosa.
- k)** Decaimiento: crecimiento deficiente de las plantas; las hojas son pequeñas, quebradizas, amarillentas o de color rojo y muestran cierto grado de defoliación o muerte descendente.

Para el género *Cnidocolus*, se ha encontrado que los síntomas presentes en las hojas corresponden a hongos patógenos de los géneros *Colletotrichum* y *Fusarium* (G. García-Guzmán, com. pers.)

2.5 Zona de estudio

2.5.1 Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas (RBT)

La Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas se encuentra ubicada en la parte centro sur del Estado de Veracruz. La superficie total del área es de 155 mil, 122 hectáreas, las cuales ocupan grandes superficies de los municipios de San Andrés Tuxtla, Catemaco, Soteapan, Tatahuicapan de Juárez y Pajapan (CONANP, 2006). Además de pequeñas partes de Santiago Tuxtla, Mecayapan y Ángel R. Cabada. En 1967 se fundó la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, con una superficie de 700 ha (actualmente 640 ha), con el objeto de fomentar la investigación y la protección de la selva. La institución responsable de dichos terrenos es el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, el 13 de noviembre de 1998, por Decreto se declaró la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, publicado en el Diario Oficial de la Federación el 23 de noviembre de 1998 (CONANP, 2006).

La vegetación predominante es Selva Alta Perennifolia; el clima en la región se encuentra fuertemente influenciado por su orografía, lo que da como resultado un gradiente altitudinal, térmico y de humedad. De acuerdo con la clasificación de Köppen modificado por García (1981) están presentes el grupo de climas cálido A y el subgrupo semicálido A(C). El primero se caracteriza porque la temperatura media anual es mayor a 22 °C y la media del mes más frío superior a 28 °C, en tanto que en el semicálido la media anual es mayor a 18 °C. El intervalo de valores de precipitación va de 1,500 a 4,500 mm anuales, así mismo las temperaturas más altas van de los 27 a los 36 °C, y las más bajas de 8 a 18 °C. Para la flora Ramírez (1999) describió la existencia de alrededor de 2,697 especies, subespecies y variedades de plantas. De ellas, 43 son subespecies y 102 son variedades que representan a 215 familias y a seis clases de plantas. Las familias con mayor número de especies son: Leguminosae, Orchidaceae, Asteraceae, Rubiaceae, Poaceae y Euphorbiaceae (Ibarra-Márquez et al., 1997; Ramírez, 1999).

2.5.2 Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC)

La Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán, es un Área Natural Protegida (ANP) con una superficie de 490 mil,187 hectáreas, declarada por decreto del titular del Poder Ejecutivo Federal el 18 de septiembre de 1998, con la finalidad de proteger la biodiversidad de la región, así como propiciar procesos que permitan el desarrollo sustentable de las comunidades ahí asentadas. De acuerdo con la declaratoria de la RBTC, en el polígono general comprende el territorio parcial o total de 51 municipios, 20 y 31 correspondientes a los estados de Puebla y Oaxaca, respectivamente, con una superficie total de 490 mil 187 hectáreas. Según la carta Fisiográfica del INEGI (1984), la RBTC está conformada por dos provincias fisiográficas: la Sierra Madre del Sur que comprende el 92.65 % de la superficie total de la reserva y al norte de la misma se encuentra el Eje Neovolcánico Transversal, que ocupa 7.35 %. Debido al gradiente altitudinal, su compleja topografía y la barrera que establece la Sierra Negra y Oaxaqueña a los vientos húmedos provenientes del Golfo de México, en la RBTC, de acuerdo con la clasificación de Köppen modificado por García (1981), están presentes los climas: tropical lluvioso, B seco, C templado lluvioso. Según el mapa de isoyetas (INEGI, 1981), la mayor parte del ANP recibe entre 400 y 500 mm de lluvia anual y la distribución de la precipitación a lo largo del año es en verano, con una temperatura media anual de 21 °C. De acuerdo con la clasificación de Rzedowski (1978), se determinan nueve tipos de vegetación, siendo estos: bosque tropical caducifolio, matorral xerófilo, bosque espinoso, pastizal, bosque de *Quercus*, bosque de coníferas, bosque mesófilo de montaña, bosque tropical subcaducifolio y vegetación acuática y subacuática. En cuanto a flora se refiere, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán está representado por 57 especies de musgos, como parte de la flora no vascular documentada y por 180 familias, 891 géneros y 2686 especies de la flora vascular (Dávila et al., 1993; Dávila et al., 2002). La riqueza florística del Valle Tehuacán-Cuicatlán se observa mejor cuando se comparan las familias más diversas de México como las Asteraceae, Fabaceae, Orchidaceae, Poaceae, Cactaceae y Lamiaceae. El valle contiene aproximadamente 10 % de las 30 mil especies de plantas vasculares descritas para México

(Toledo, 1985). Comparado con otros estados del país y con otras áreas naturales con ecosistemas similares, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán ocupa el primer lugar en diversidad de flora (0.26 especies/kilómetros cuadrados), con 365 especies endémicas de plantas vasculares (13.6 %), de las cuales 82 %, se han registrado dentro de los límites de la RBTC. Lo que le da el primer lugar en especies endémicas y por lo tanto en importancia para la protección de la riqueza florística de las zonas áridas y semiáridas de México (Méndez-Larios et al., 2004).

2.5.3 Localidades en la península de Yucatán

El municipio de Dzemul se localiza en la región oriente del estado. El clima es cálido subhúmedo, con temperatura media de 26° C (INAFED, 2002). La región donde se localiza el municipio es cálida-semiseca con lluvias en verano. Tiene una temperatura media anual de 26.3° C y una precipitación pluvial media anual de 1,200 mm. Los vientos dominantes provienen en dirección noroeste. La mayor parte del territorio municipal está dedicada al cultivo del henequén y a la agricultura de temporal; existen porciones clasificadas como selva baja caducifolia con vegetación secundaria. Cabe mencionar que existe una mínima extensión considerada como selva baja subperennifolia donde predomina el pasto forrajero (INAFED, 2002).

El municipio de Mama se encuentra en la región centro del estado; tiene una altitud promedio de 24 metros sobre el nivel del mar y ocupa una superficie de 117.52 Km². Su clima es cálido subhúmedo. Su temperatura media anual es de 26.1° C, y tiene precipitación pluvial media de 73 mm. La flora predominante en el municipio es la selva baja caducifolia con vegetación secundaria (INAFED, 2010).

El municipio de Valladolid se localiza en la región oriente del estado, posee una altitud promedio de 25 metros sobre el nivel del mar. Su terreno es plano, del tipo conocido como llanura de barrera con piso rocoso. El clima es de tipo subhúmedo con lluvias regulares en verano. Su temperatura media anual es de 25.7° C y su precipitación media

anual es de 79.8 mm. La flora conserva la característica de la selva mediana subcaducifolia con vegetación secundaria (INAFED, 2010).

El municipio de Champotón se encuentra situado en la zona centro del estado de Campeche. Tiene una extensión territorial de 6,088.28 Km², lo que representa el 10.7 % del total del estado. La altitud media es de 27 metros. El clima es cálido subhúmedo con una temperatura media anual de 26° C. El tipo de vegetación es selva mediana y baja (INAFED, 2005).

2.6 Importancia del género

El género *Cnidoscolus* tiene pocos usos, puesto que las especies que lo componen cuentan con mecanismos defensivos, tanto a nivel químico como estructural, que resultan agresivos y peligrosos para algún uso de interés humano. Sin embargo, existen especies utilizadas con algún fin como *C. aconitifolius*, mejor conocida como “Chaya” (Cifuentes et al., 2010).

Ross-Ibarra (2003), documentó que la “Chaya” ha sido cultivada desde la época prehispánica por los Mayas y también por otros grupos mexicanos y mesoamericanos, y su uso, como hasta hoy, ha sido como planta comestible, ornamental y medicinal. Otra especie de interés es *C. texanus*, o también llamada “Chaya tejana”. Emory & Vidabelle (1957) indicaron que las semillas de esta especie contenían aceites vegetales con propiedades antioxidantes, aunque no hay evidencias para recomendar que sea comestible.

Las especies del género *Cnidoscolus* crecen principalmente en ambientes perturbados por la actividad humana, como: orillas de caminos, alrededor de campos de cultivo y casa-habitación, por lo que son consideradas parte de la vegetación arvense. Cuando el ser humano tolera la presencia de estas especies y comienza a hacer uso de ellas, se inicia el proceso de domesticación. En la actualidad, en algunas regiones del sur de México y

Centroamérica, el cultivo y domesticación de algunas especies de *Cnidoscolus* está en proceso, lo que hace necesario realizar estudios relacionados con la biología de estas especies para aportar información que pueda servir en su manejo, conservación y uso (Cifuentes et al., 2010).

2.7 Género *Cnidoscolus*

El género *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae) es un género tropical, endémico de América que cuenta con 50 especies mayormente concentradas en México y Brasil; cuatro especies se encuentran en Nicaragua de las cuales una es cultivada y a veces silvestre (Webster, 2009). En México se encuentran 26 especies, de las cuales, 20 son endémicas. Se les reconoce por tener tricomas urticantes en toda la planta, hojas generalmente lobadas y la presencia de glándulas en la unión de los pecíolos y las láminas (Martínez et. al., 2002). Cuenta con hojas alternas, simples, enteras o digitadamente lobadas, senos ligeros o profundos; nervadura generalmente palmada, pecíolos usualmente largos; estípulas libres, pequeñas. Las inflorescencias se presentan en dicasios o en panículas, terminales o pseudoaxilares, solitarias, usualmente bisexuales con flores pistiladas proximales y flores estaminadas distales; brácteas y bractéolas pequeñas. Flor estaminada con perianto en una serie, tépalos 5, blancos, unidos en la base; disco anular, extraestaminal; estambres 8-10(-25), filamentos exteriores libres y los interiores usualmente connatos; estaminodios ocasionalmente presentes en el ápice de la columna estaminal. Flor pistilada pedicelada; tépalos 4-5 unidos en la base; disco anular; ovario 3 (-5) locular, óvulo 1 por lóculo; estilos 3 (-5), libres, bífidos o laciniados. Fruto una cápsula, ovoide o subglobosa, hispida; columela presente, delgada. Semillas globosas; arilo presente; carúncula presente (Webster, 2009).

2.7.1 *Cnidoscolus multilobus* I.M. Johnston

Árboles de 4-6 m, de corteza fina y exfoliante. Limbo foliar con siete lóbulos palmatífidos y con otros tantos nervios principales (radiales), 15-21 x 18-25 cm; lóbulos de contorno oval, de 1.09x1.53 cm; ápices acuminados, 2-4 cm, aristados; arista setácea, larga, estrecha y pálida. Lóbulo medio extendiéndose 0.63-0.71 cm de la longitud del limbo, 9.5-15 cm, ancho en la base 2-3 cm, anchura máxima 3-6 cm, estrechamente elíptico, no constreñido en un istmo en su mitad inferior, 0.23x0.37; margen entero salvo por 1-3 dientes distales, 2-16 mm. Lóbulos lateral externos 9-13 cm, estrechamente elípticos. Base estrechamente cordada, seno 2-3 mm de profundidad, extendiéndose por 0.12-0.2 mm de la longitud del limbo. Márgenes planos, subenteros, con 5-10 proyecciones, 2-16 mm, estrechamente deltoides, terminadas en un nervio excurrente truncado; margen estrechamente revoluto, con setas urticantes recias, erectas, 1-2 mm. Ambas hojas verde claras, más pálidas por el envés, pubescentes mientras se dilatan cuando jóvenes, pronto glabrescentes excepto en el centro por la haz y por los pelos patentes, hialinos o rojizos, que recorren los nervios abaxiales; setas urticantes más o menos densas, 1.25-1.5 mm, dispersas por la haz, exclusivamente sobre los nervios en el envés. La inflorescencia son brácteas y bractéolas subglabras, al secarse se vuelven más oscuras que sus ramas correspondientes. Las flores masculinas 11-15 mm, hipocraterimorfos; botones piriformes; tubo cilíndrico, estrecho, arriba bruscamente dilatado, levemente puberulento, blanco; pétalos verdosos que se vuelven blancos en antesis. Estambres (7)10; anteras 2.5 mm, muy exsertas. Regma y semillas no observados (Fernández-Casas, 2008). Su distribución geográfica es en los estados de Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas, Veracruz (Fernández-Casas, 2013), y Campeche (Martínez et al., 2001).

2.7.2 *Cnidoscolus tehuacanensis* Breckon

Arbustos de hoja caduca en la sequía, de 0.5-3.5 m de altura, por lo general de múltiples tallos desde la base, variando la abertura, se extiende desde abajo densamente

ramificado, la parte basal deriva de 3-4 cm de diámetro. La corteza de color gris plateado, liso o con pedicelos persistentes; látex blanco. Ramas mayormente monomórficas, los cortos vástagos como tubérculos muy raramente presente; ramas de 4.5-10 mm de diámetro, cilíndricas, abundantes pelos urticantes en parcelas dispersas, (5) 8.5-14 (6.5) mm de largo, pediceladas, cuando madura, persisten durante aproximadamente 2-3 temporadas, pedicelos maduros subcónicos a turbinados, que persisten durante 4-6 años; médula bien desarrollada, laminado. Peciolos cilíndricos, glándula acropedicular presente, sésiles o montado de bajo, solitario, deprimido elipsoide a obovadas, cordadas, bajo mamiforme. Lámina (5) 6.5-12 (15) cm de largo, (5.5) 7-12 (15) cm de ancho, ovadas a suborbicular, raramente obovadas, las venas primarias 5 o 7; ápices del lóbulo cortos abruptamente acuminados, aristulado a aristado; sinusal basal estrecho cerrado por lóbulos superpuestos; lóbulo apical extendido por (0) 0.2-0.4 (0.55) de la longitud de la lámina, la anchura basal (2) 2.5 a 5.5 (6.5) cm, anchura máxima (2.5) 3-5.5 (6.5) cm, semiovado a oblongo, rara vez obovada, dentados distalmente de forma remota; lóbulos laterales más ovadas; márgenes subenteros a dentado o dentado-lobuladas, dientes deltoides, aristulado; plano de borde de la lámina, ciliadas, el escozor hialina, los pelos urticantes hialinas; lámina superficies glabras, estimulado dispersos, verde a verde oscuro, pálido por debajo. Discasio 4-12 cm de largo, pedúnculo 3-9.5 cm de largo, 1.25 a 3 mm de diámetro, las ramas primarias del 2 al 4, opuestas o verticiladas, dicotómicas (1) poco a moderadamente floríferas, glabra, fuertemente estimulado; flores pistiladas pedicelos 2-4.5 mm de largo, grueso, cilíndricos; estaminadas pedicelos florales oscuros; brácteas 0.5-1.25 mm de largo, deltoides encima de la base de abrazadera; brácteas pequeñas, oblongas a deltoides. Flores estaminadas salviformes, blanco, 13-18 mm de largo; perianto connado de 0.35-0.5 mm de longitud, el tubo cónico ligeramente hinchado en la región del disco. La etimología de esta especie "*tehuacanensis*" se debe a que es endémica del valle de Tehuacán-Cuicatlán (Breckon, 1979).

2.7.3 *Cnidoscolus aconitifolius* I.M. Johnston

Arbustos o árboles, 3–8 m de alto, con tricomas urticantes esparcidos o ausentes excepto en los pecíolos y en los nervios de las hojas, ramas sin espinas fuertes. Hojas 5–7 lobadas, 10–28 cm de largo y 14–36 cm de ancho, lóbulos oblongos a obovados, acuminados, fuertemente dentados y con frecuencia lobados nuevamente; pecíolos 15–25 cm de largo, con una glándula reniforme de 2–3 mm de ancho en el punto de unión con la lámina. Dicsios 15–30 cm de largo, con 8–20 flores pistiladas; flores estaminadas con cáliz 10–14 mm de largo, inerme, blanco-verdoso, filamentos unidos en una columna, anteras 1.5 mm de largo, estaminodios en la parte superior de la columna, 4–5 mm de largo; flores pistiladas con cáliz partido en segmentos lineares de 5–7 mm de largo, ovario pubescente e inerme, estilos 3–4 mm de largo, ramificados en segmentos delgados. Cápsula 8–12 mm de largo; semillas elípticas, obviamente comprimidas, 6–8.5 mm de largo y 4–5.5 mm de ancho. Cultivada como ornamental y a veces silvestre, nativa de México, ampliamente cultivada en Centroamérica, donde se usa como vegetal. Es una fuente importante de vitamina C. "Quelite" (Fernández-Casas, 2007).

2.7.4 *Cnidoscolus souzae* McVaugh

Arbusto de hasta 2 m de alto, ramas verdes, en la madurez marrón pálido hasta cerca de 1 cm de diámetro cerca del ápice, por lo general densamente cubiertas de pelos urticantes y, a menudo con pequeñas protuberancias (las bases ampliadas de dichos pelos), ramas glabras excepto por los pelos urticantes, que son a menudo grandes y robustos, de hasta 12 mm de largo y hasta 0,5 mm de diámetro en la base. Hojas pecioladas largo-lobulado a la mitad o más allá; hojas truncadas o cordadas en la base, de 10-15 cm de largo x 12-20 cm de ancho, más o menos pilosas en ambas superficies, por lo menos en las venas, con distribución uniforme pelos blancos y agudos suaves de hasta 1 mm. Lóbulos y venas principales por lo general tres, las venas basales se extienden a veces a par adicional de lóbulos basales más pequeños que los otros tres; lóbulos oblongo u ovadas, a veces con

lóbulos secundarios laterales, por lo general con más o menos los márgenes serrados, las venas de los lóbulos principales y los de los dientes de sierra, si los hay, que termina en capilar, espinas de 2-4 mm de largo. Pecíolo de 10-15 cm. de largo, plagado de toda su longitud, con pelos urticantes, como las de las ramas. Inflorescencias 1 o 2 en el ápice de una rama pedunculadas largo, acosados (a excepción de las últimas ramillas de la cima), los tallos y pecíolos con pelos urticantes robustos. Cápsula ovalada a subglobosas, redondeadas en ambos extremos, verde ligeramente áspera por las bases de pelos urticantes, a menudo alrededor de 7 mm de diámetro. Semillas oblongas, algo aplanadas, de manera visible con manchas en plena madurez, truncadas en la base, a unos 4 mm de ancho y 7 mm de largo. El epíteto "*souzae*" es en honor al Dr. Narciso Souza Novelo, entusiasta colector e investigador de la flora del estado de Yucatán, autor de *Plantas melíferas y poliníferas que viven en Yucatán*, así como de otras diversas publicaciones (McVaugh, 1944).

3 HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

3.2 Hipótesis

El género *Cnidoscolus* incluye especies que se caracterizan por invertir grandes cantidades de energía en mecanismos defensivos como la producción de látex, tricomas urticantes y hojas gruesas, con lo cual se espera que las especies del género, presenten una baja incidencia de herbivoría por insectos y enfermedades foliares causadas por hongos.

3.3 Objetivo general

- Analizar los mecanismos defensivos de cuatro especies del género *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae) del sur de México y determinar su efecto en los niveles de herbivoría por insectos y el ataque por hongos patógenos.

3.4 Objetivos particulares

- Describir y cuantificar el daño provocado por insectos herbívoros y hongos patógenos en cada una de las especies elegidas del género *Cnidoscolus*.
- Describir los mecanismos de defensa física (número de tricomas y grosor de las hojas) y de defensa química (contenido hídrico y cantidad de látex) en cada una de las especies.
- Determinar mediante análisis correlativo si los niveles de daño por insectos herbívoros y hongos patógenos se correlacionan con los mecanismos defensivos evaluados.

4 MÉTODO

4.1 Sitios de estudio

Los sitios de estudio se localizaron al sur de México: Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas (RBT), Veracruz; Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC), Puebla-Oaxaca; los municipios de Dzemul, Mama y Valladolid, Yucatán y el municipio de Champotón, Campeche. En el Cuadro 1 se enlistan las zonas, especies y los datos las especies.

Cuadro 1. Datos de las zonas de recolecta y de las especies de *Cnidocolus*

Especie	Estado/Localidad	Coordenadas	Estrato Vegetal/ Vegetación	Fase Fenológica	Perturbación	Fecha Colecta
<i>C. tehuacanensis</i>	Puebla/ Santa María Coápan	18° 24' 16" N 97° 23' 24" W	Sotobosque/ Matorral espinoso	Adultos (flor y fruto)	Conservado	14-Sep- 12
<i>C. souzae</i>	Yucatán/ Dzemul	21° 12' 56" N 89° 19' 07" W	Sotobosque/ Selva baja	Adultos (flor y fruto)	Conservado	19-Oct 12
<i>C. souzae</i>	Yucatán/ Mama	20° 29' 03" N 89° 22' 43" W	Sotobosque/ Selva baja	Adultos (flor y fruto)	Conservado	20-Oct- 12
<i>C. aconitifolius</i>	Yucatán/ Valladolid	20° 42' 51" N 88° 12' 32" W	Sotobosque/ Selva mediana	Adultos (flor y fruto)	Conservado	18-Oct- 12

<i>C. multilobus</i>	Campeche/ Champotón	19° 33' 44" N 90° 41' 20" W	Sotobosque/ Selva baja	Adultos (flor y fruto)	Conservado	17-Oct- 12
<i>C. multilobus</i>	Veracruz/ Laguna Escondida	18° 33' 29" N - 95° 5' 14" W	Sotobosque/ Selva alta perennifolia	Adultos (flor y fruto)	Achual	17-Sep- 12
<i>C. multilobus</i>	Veracruz/ Montepío	18° 38' 17" N - 95° 5' 24" W	Sotobosque/ Selva alta perennifolia	Adultos (flor y fruto)	Fragmento de Selva conservado	17-Sep- 12
<i>C. multilobus</i>	Veracruz/ Límite Norte de RBT	18° 34' 58" N - 95° 4' 5" W	Sotobosque/ Selva alta perennifolia	Adulto (flor y fruto)	Conservado	18-Sep- 12

4.2 Trabajo de campo

El trabajo de campo se llevó a cabo en los estados de Veracruz, Puebla, Campeche y Yucatán durante los meses de Septiembre a Octubre del 2013. Se estudiaron cuatro especies del género *Cnidocolus*: *C. multilobus*, *C. tehuacanensis*, *C. aconitifolius* y *C. souzae*. El número de poblaciones localizadas por especie se observa en el Cuadro 1. En cada población de las cuatro especies se tomó lectura de las coordenadas geográficas con un geoposicionador, características del ambiente como tipo de vegetación, grado de perturbación, fase fenológica y fecha de colecta.

En cada una de las poblaciones se localizaron 30 individuos; de cada individuo se muestrearon 15 hojas al azar y de diferentes partes de la planta. Posteriormente se fotografiaron y las imágenes fueron procesadas con la ayuda del sistema de análisis de imágenes WinFOLIA®, para obtener el área foliar total y el área foliar dañada por insectos

herbívoros y hongos patógenos. Para determinar el daño causado por diversos tipos de herbívoros se tomaron en cuenta los tipos descritos por Bauerle et al. (1997); y el daño causado por hongos patógenos descrito por Agrios (2002). De las 15 hojas colectadas por planta, a tres de ellas se les evaluó la cantidad de látex, contenido hídrico, número de tricomas y grosor.

Para la evaluación de la cantidad de látex se siguió un método similar al usado por Agrawal & Fishbein (2006), con la modificación de que el látex se obtuvo del peciolo de las hojas y no del ápice tal como lo sugieren dichos autores, debido a que observaciones preliminares con *Cnidoscolus* indican que la cantidad de látex en esa área es mínima o nula (Torres, 2013). Se realizó un corte en la zona donde el peciolo y la lámina se unen, al instante se colectó el látex, durante 20 segundos, colocando círculos de papel filtro de 3 cm de diámetro con peso conocido, los cuales se envolvieron en cuadros de papel aluminio para mantenerlos aislados y frescos. Posteriormente en el laboratorio, se pesaron los círculos con el látex para determinar la cantidad obtenida en gramos.

Para obtener el contenido hídrico se pesaron tres hojas en campo (peso fresco) mediante una balanza semianalítica portátil, posteriormente se prensaron y secaron dentro de una secadora de herbario a 60 °C aproximadamente. Una vez secas, se pesaron nuevamente para obtener el peso seco. El contenido hídrico se calculó como: peso fresco - peso seco. El grosor de las hojas se midió en la hoja fresca con la ayuda de un micrómetro digital Mitutoyo® (mod. 293-330).

Para obtener la densidad de tricomas urticantes por cm², a las tres hojas se les contó la cantidad de tricomas en el haz y envés en áreas de 1 a 3 cm² según el tamaño de la hoja y número de tricomas, para hacer la comparación de los datos, estos se ajustaron a un área de 1 cm². El conteo de tricomas se realizó en tres partes de la hoja: lóbulo central, y a ambos lados de la base de la lámina con la ayuda de un microscopio estereoscópico Olympus® (mod. SZX7).

Para analizar la relación entre los caracteres foliares medidos y la dimensión del área foliar dañada por herbívoros y patógenos, en cada una de las especies se trabajó con los datos

obtenidos a partir del análisis foliar mediante análisis descriptivos, utilizando diagramas de caja y realizando análisis correlativos. Para probar si existía alguna relación significativa entre poblaciones de la misma especie se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis. Los parámetros medidos se trabajaron en el software estadístico SPSS® 15.0 (2006).

5. RESULTADOS

5.1 Daño foliar

Los niveles de daño causado por hongos patógenos en las cuatro especies estudiadas fueron mayores que los niveles de daño causados por insectos herbívoros. Los resultados indicaron que el total de hojas muestreadas (4923 hojas), incluyendo a todas las especies, el 32% (3113) presentaban daño, de este total se encontró que el 46% (1436) de las hojas presentó daño por ambos tipos de organismos; 32% (1009) mostró daño por patógenos y el 22% (668) el daño fue causado por herbívoros y (Fig. 1).

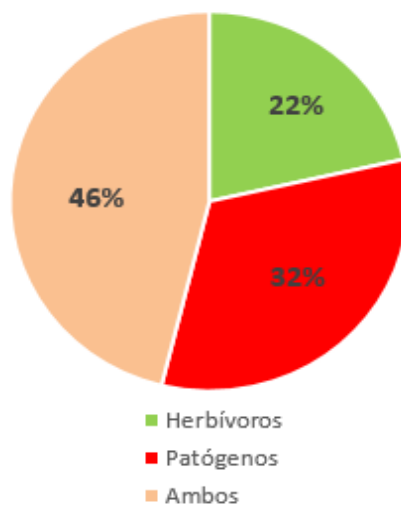


Figura 1. Porcentaje de hojas de las cuatro especies del género *Cnidocolus* muestreadas y atacadas por insectos herbívoros, hongos patógenos y por ambos tipos de organismos

Así mismo, se analizó el número y porcentaje de hojas dañadas por herbívoros y/o patógenos en cada una de las especies estudiadas y se encontró que *C. multilobus* fue la especie con un mayor ataque por herbívoros y patógenos (Fig. 2).

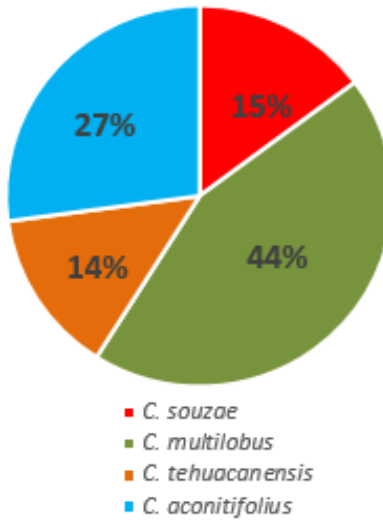


Figura 2. Número y porcentaje de daño en hojas en cuatro especies de *Cnidocolus*.

5.1.1. Patógenos

Los hongos patógenos que atacaron el follaje de las cuatro especies de *Cnidocolus*, causaron manchas necróticas dispersas por toda la lámina foliar. Particularmente las manchas eran irregulares con un halo de tonalidades naranja-pardo, y en ocasiones un centro de color blanco (Fig. 3).

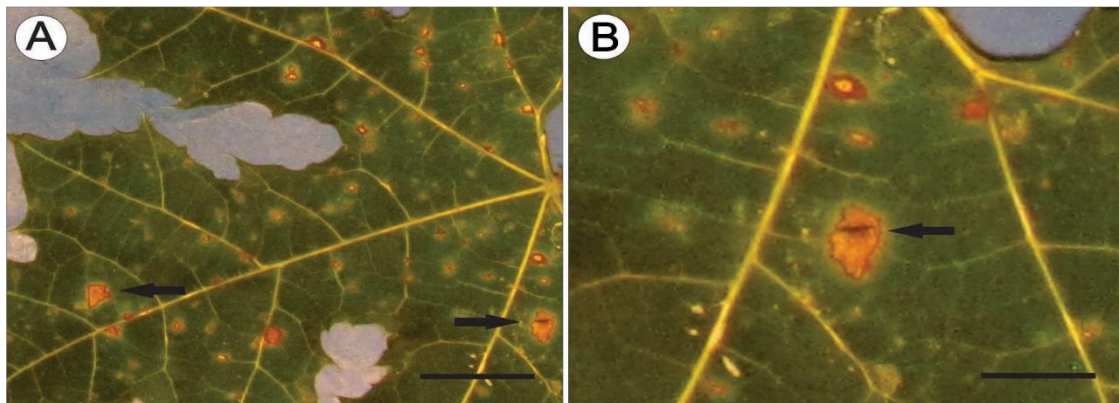


Figura 3. A) Hoja de *C. souzae* con daño causado por hongos patógenos. Se pueden observar las manchas irregulares de color naranja-pardo (flecha). B) acercamiento del daño ocasionado por hongos patógenos.

(Barra de escala representa 6 cm)

5.1.1.1 Porcentaje de hojas atacadas por patógenos

Se analizaron por especie las hojas que presentaron algún tipo de daño, obteniendo el porcentaje de hojas dañadas por patógenos, siendo *Cnidoscolus multilobus* la que presentó un mayor ataque (Cuadro 2, Fig. 4).

Cuadro 2. Porcentaje de hojas por especie con daño por patógenos

Especie	Total de hojas por especie	No. de hojas con algún tipo de daño	% de daño por patógenos
<i>C. multilobus</i>	1889	1373	39%
<i>C. tehuacanensis</i>	1214	844	26%
<i>C. souzae</i>	1216	462	27%
<i>C. aconitifolius</i>	604	434	8%

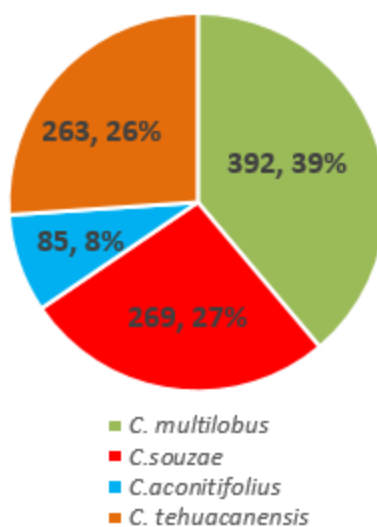


Figura 4. Número y porcentaje de hojas dañadas por patógenos en cuatro especies de *Cnidoscolus*

5.1.1.2 Porcentaje de área foliar dañada por patógenos

Respecto al área foliar dañada por hongos patógenos se observó que en *C. souzae* ($\bar{x}=0.7090$, e.e.=0.1195) y en *C. multilobus* ($\bar{x}=1.8917$, e.e.=0.3216) los porcentajes de área foliar dañada fueron bajos a diferencia de *C. aconitifolius* ($\bar{x}=1.4158$, e.e.=0.1704) y *C.*

tehuacanensis ($\bar{x}=1.9694$, e.e.=0.2434), sin embargo las diferencias entre las cuatro especies no fueron estadísticamente significativas (Fig. 5).

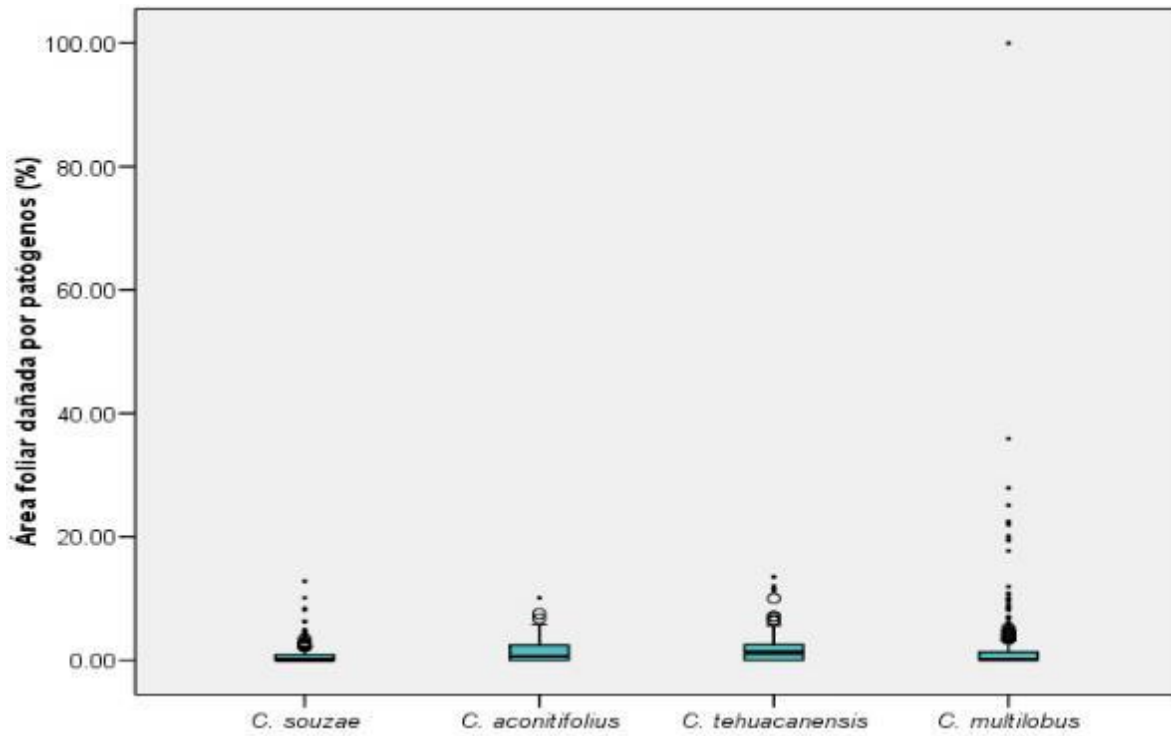


Figura 5. Porcentaje de área foliar dañada por hongos patógenos en *Cnidocolus souzae*, *C. aconitifolius*, *C. tehuacanensis* y *C. multilobus*.

5.1.1.3 Variación interpoblacional del ataque por hongos patógenos

C. multilobus

Se localizaron 4 poblaciones de esta especie, dos en el estado de Veracruz y dos en el estado de Campeche. El mayor porcentaje de área foliar dañada por patógenos se observó en la población de Champotón (Campeche). El análisis estadístico mostró que existen diferencias significativas en el área foliar dañada por patógenos entre poblaciones de *C. multilobus* (Kruskal-Wallis $X^2 = 12.563$, $gl=3$ y $p=0.006$) (Fig. 6).

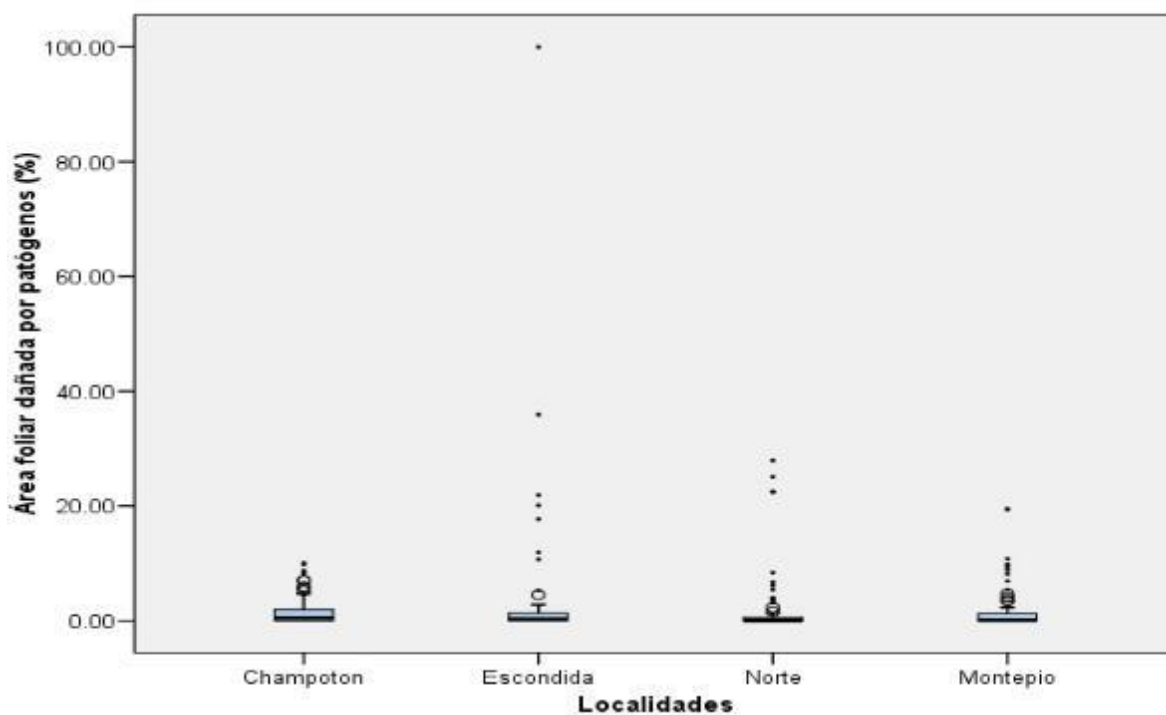


Figura 6. Porcentaje de área foliar dañada por hongos patógenos en cuatro poblaciones de *Cnidocolus multilobus*.

En cuanto al porcentaje de hojas dañadas se encontró que la población de Laguna Escondida fue la que presentó el mayor porcentaje de hojas atacadas por hongos (42%), seguida por la población de Champotón con 27%, Montepío (21%) y Norte con 10% (Fig.

7). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre dichas poblaciones ($X^2 = 11.124$, $gl=3$ y $p=0.011$).

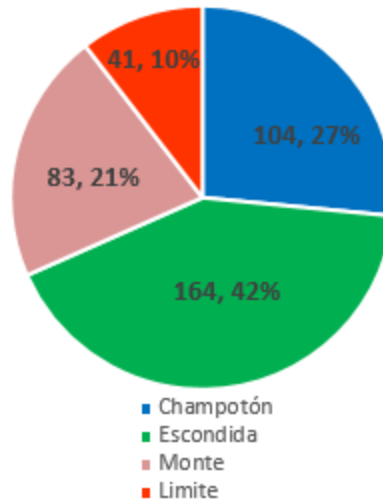


Figura 7. Número y porcentaje de hojas atacadas por hongos patógenos en las cuatro poblaciones de *Cnidocolus multilobus* muestreadas.

C. souzae

Se localizaron dos poblaciones de *C. souzae* en Yucatán. De las dos poblaciones muestreadas, en Mama el área foliar dañada por patógenos fue significativamente mayor que en Dzemul (Kruskal-Wallis $X^2 = 4.159$, $gl=1$ y $p=0.41$) (Fig. 8).

Con relación al porcentaje de hojas dañadas por hongos patógenos se encontró que en la población de Mama el porcentaje de hojas atacadas fue mayor que en Dzemul, con un 63% y 37% respectivamente (Fig. 9). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones (Kruskal-Wallis $X^2 = 50.720$, $gl=1$ y $p=0.001$).

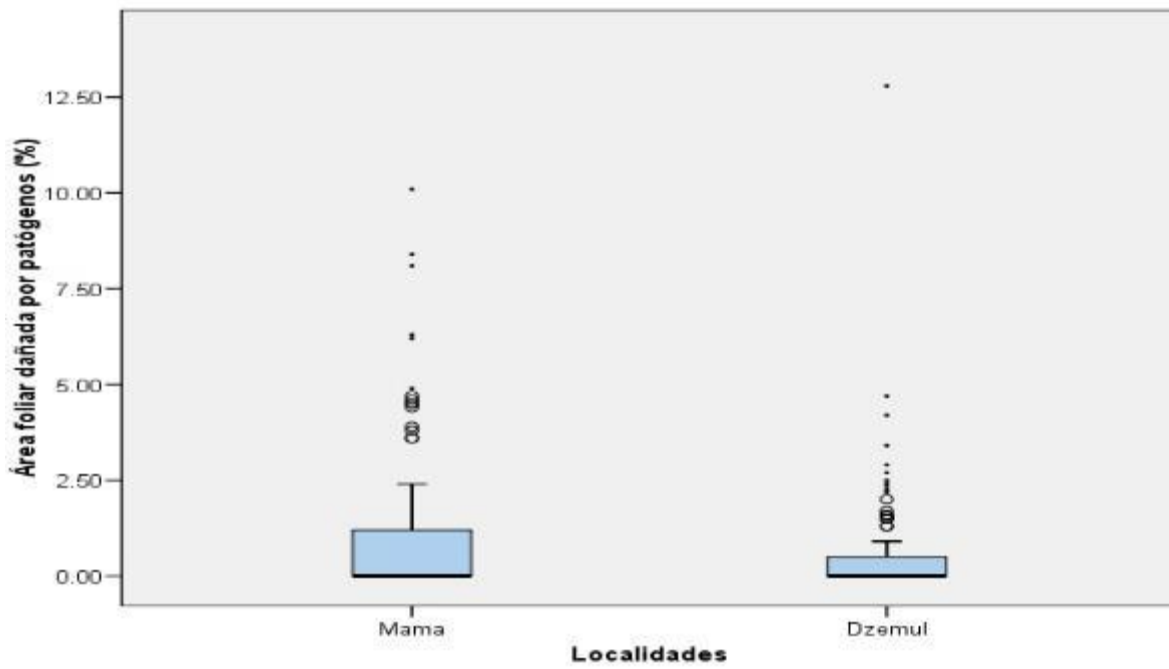


Figura 8. Porcentaje de área foliar dañada promedio en dos poblaciones de *Cnidocolus souzae* muestreadas en el estado de Yucatán.

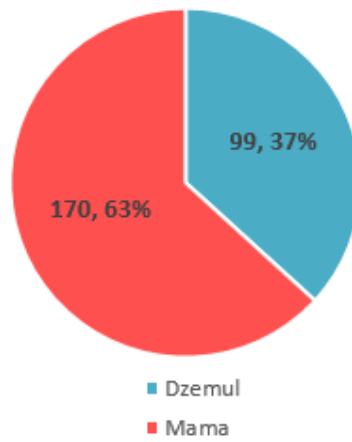


Figura 9. Número y porcentaje de hojas dañadas por hongos patógenos en dos poblaciones de *Cnidocolus souzae*.

5.1.2 Fitófagos

Se observó que los insectos herbívoros masticadores, que se caracterizan por consumir la totalidad de la hoja o la mayor parte de ella, (pero alimentándose siempre de todos los tipos de tejidos que la componen), fueron los principales herbívoros en las cuatro especies analizadas. Aunque se observaron larvas de lepidópteros alimentándose de las hojas, no fueron identificadas. Estos herbívoros se caracterizaron por consumir el tejido y dejar una especie de semicírculos en la lámina foliar (Fig. 10).

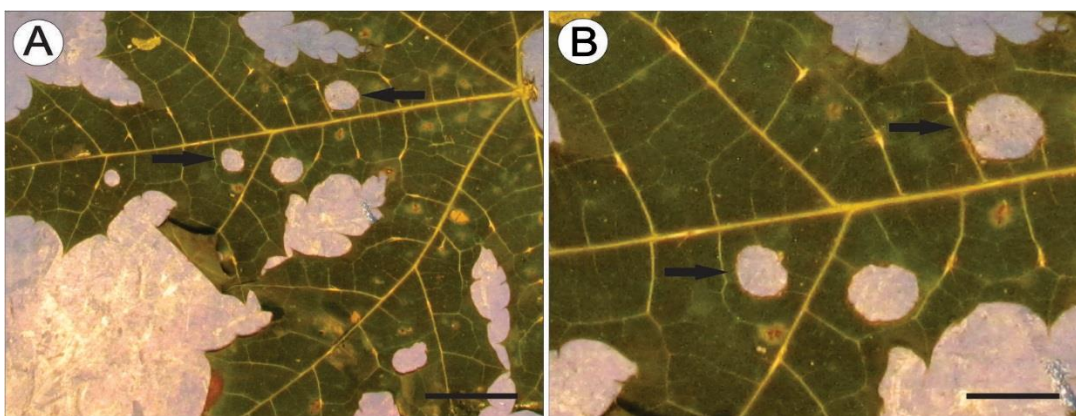


Figura 10. A) Hoja de *Cnidocolus souzae* con daño ocasionado por insectos herbívoros. B) Detalle del daño.

5.1.2.1 Porcentaje de hojas atacadas por fitófagos

Se analizaron por especie las hojas que presentaron algún tipo de daño, obteniendo así el porcentaje de hojas dañadas por herbívoros, *Cnidoscolus multilobus* fue la especie que presentó mayor daño (Cuadro 3., Fig. 11).

Cuadro 3. Porcentaje de hojas atacadas por herbívoros en cuatro especies de *Cnidoscolus*

Especie	Total de hojas por especie	No. de hojas con algún tipo de daño	% de hojas atacadas por herbívoros
<i>C. multilobus</i>	1889	1373	59%
<i>C. souzae</i>	1216	462	13%
<i>C. aconitifolius</i>	604	434	21%
<i>C. tehuacanensis</i>	1214	844	7%

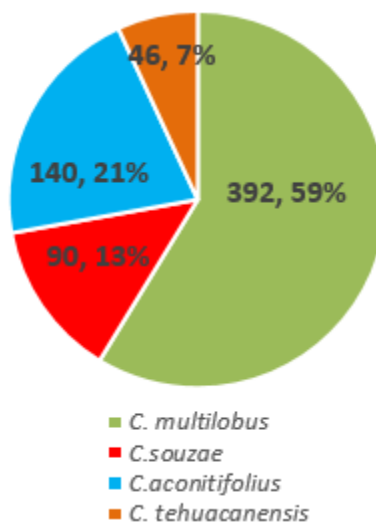


Figura 11. Número y porcentaje de hojas atacadas por insectos herbívoros en cuatro especies de *Cnidoscolus*.

5.1.2.2 Porcentaje de área foliar dañada por insectos fitófagos

Las especies que presentaron un menor porcentaje de área foliar dañada por insectos herbívoros fueron *C. souzae* ($\bar{x}=1.4260$, e.e.=0.3190) y *C. tehuacanensis* ($\bar{x}=1.0374$, e.e.=0.3191). En *C. aconitifolius* se observaron los mayores porcentajes de área foliar dañada ($\bar{x}=3.9397$, e.e.=0.6612). *C. multilobus* ($\bar{x}=2.7673$, e.e.=0.3768; Fig. 12) presentó un porcentaje de área foliar dañada menor que en *C. aconitifolius*.

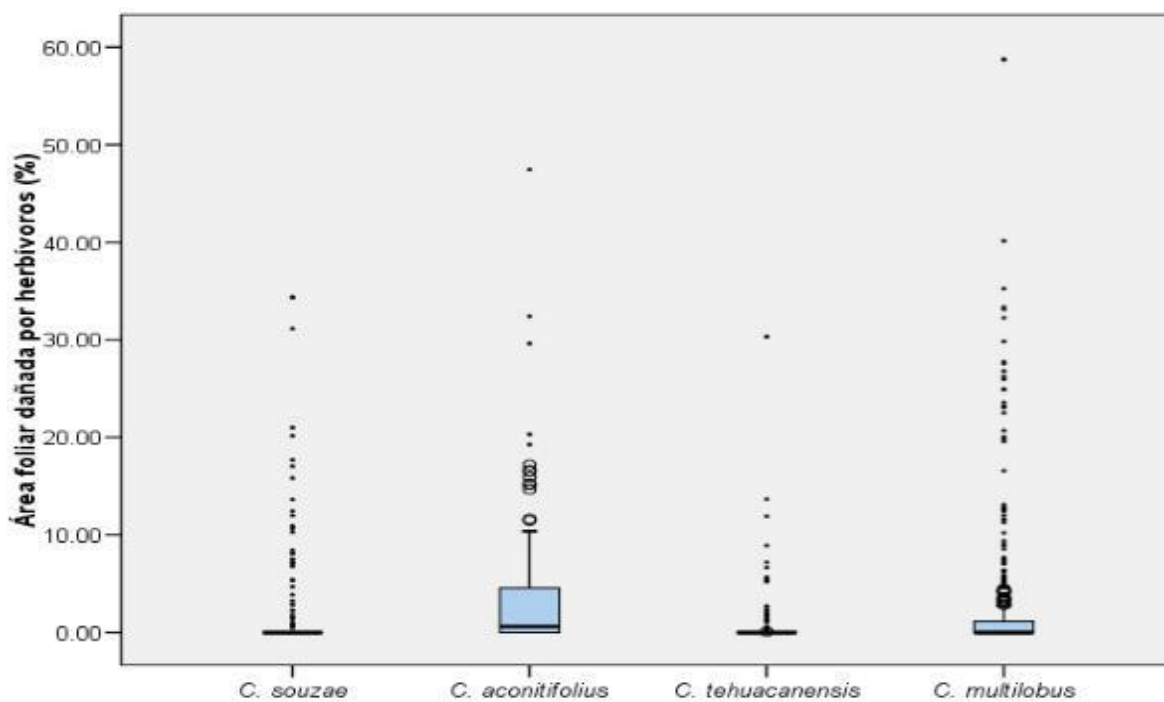


Figura 12. Porcentaje de área foliar dañada por insectos herbívoros en cuatro especies de *Cnidocolus*.

5.1.2.3 Variación interpoblacional del ataque por insectos herbívoros

C. multilobus

De las cuatro poblaciones muestreadas de esta especie, en la población Norte (Veracruz) fue en donde se detectó el mayor porcentaje de área foliar atacada por herbívoros. El análisis estadístico mostró diferencias significativas entre poblaciones (Kruskal-Wallis $X^2 = 24.363$, $gl=3$ y $p=0.000$) (Fig. 13).

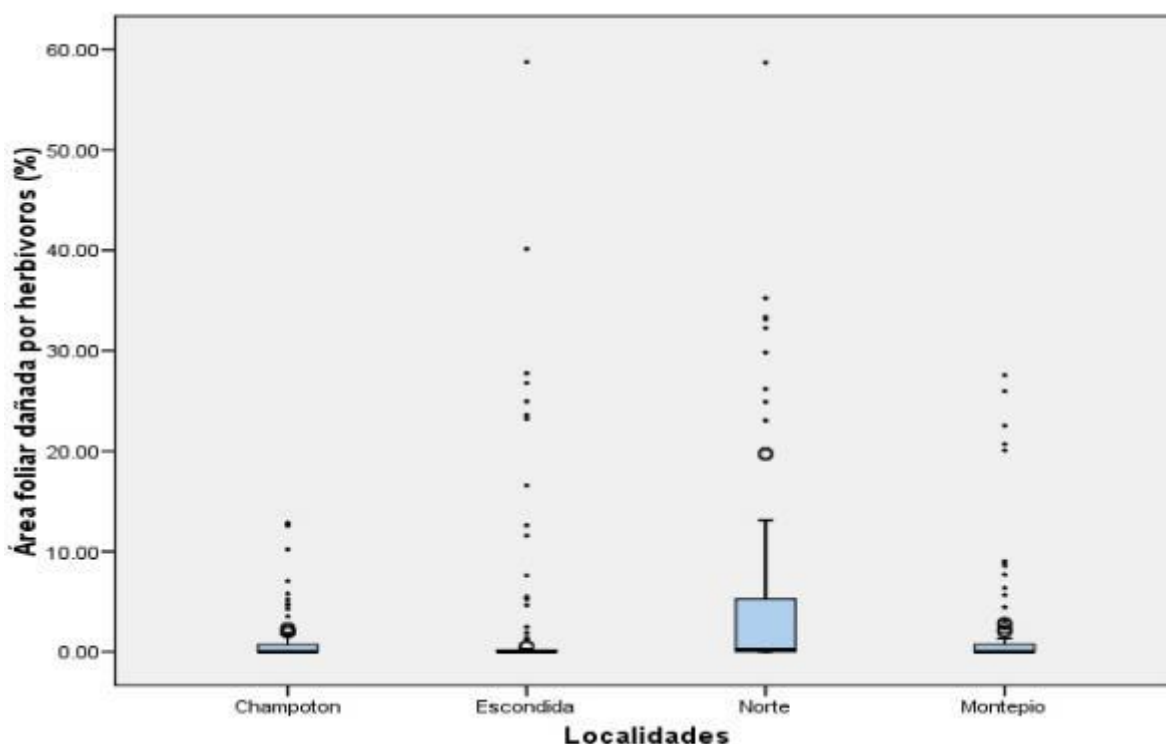


Figura 13. Porcentaje de área foliar dañada por herbívoros en cuatro poblaciones de *Cnidocolus multilobus*.

El mayor porcentaje de hojas atacadas por insectos herbívoros se encontró en la población Norte (40%), seguido por Champotón (28%); Montepío (21%) y Escondida con 11%. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones (Kruskal-Wallis $X^2 = 200.148$, $gl=3$ y $p=0.000$; Fig. 14).

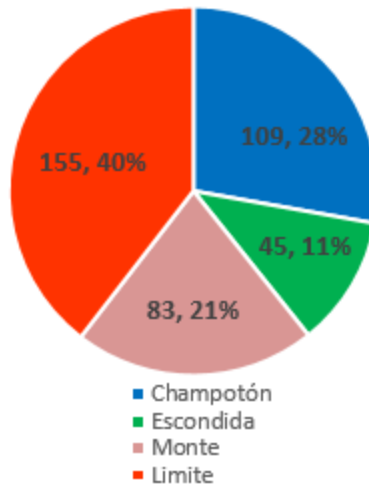


Figura 14. Porcentaje de hojas de *C. multilobus* dañadas por insectos en cuatro poblaciones muestreadas.

C. souzae

En las dos poblaciones muestreadas de *C. souzae* el porcentaje de área foliar dañada por herbívoros fue muy bajo y no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre ellas ($X^2=0.255$, $gl=1$ y $p=0.614$) (Fig. 15).

Respecto al porcentaje de hojas dañadas se encontró que en la población Dzemul el porcentaje de hojas afectadas por herbivoría fue mayor (57%) que en la población de Mama (43%). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones ($X^2=2.856$, $gl=1$ y $p=0.091$; Fig.16).

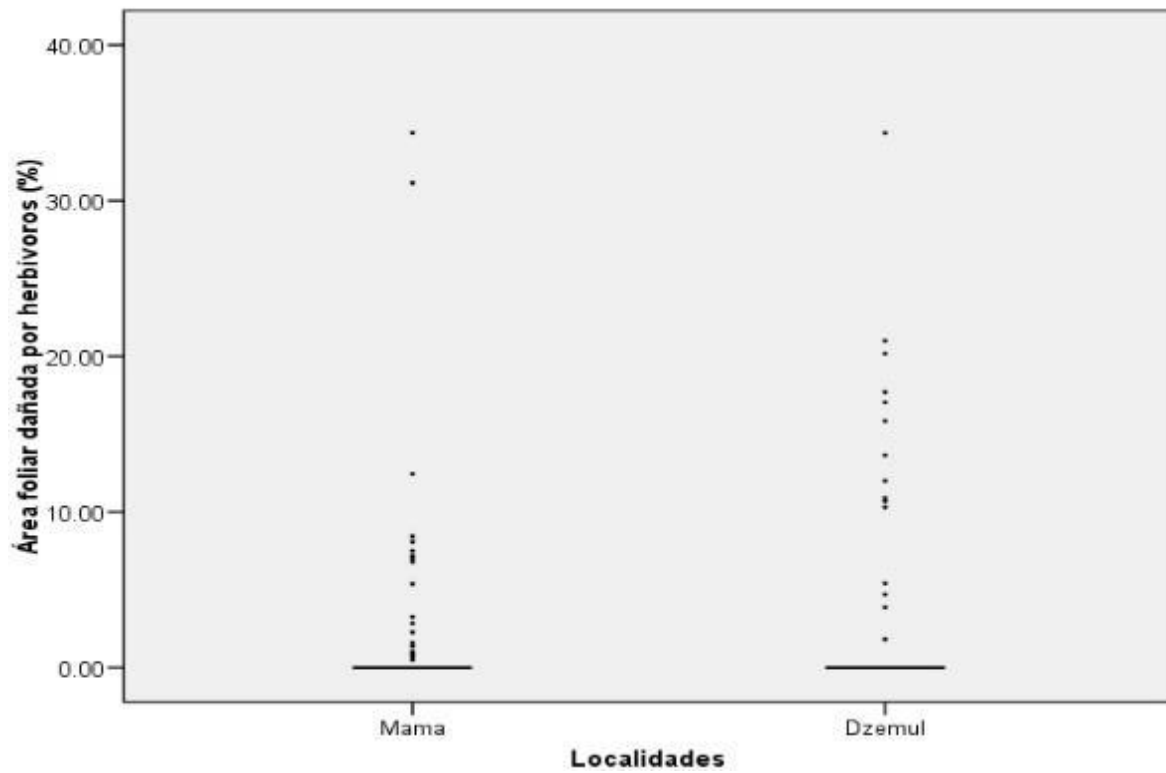


Figura 15. Porcentaje de área foliar dañada por herbívoros en dos poblaciones de *Cnidocolus souzae*.

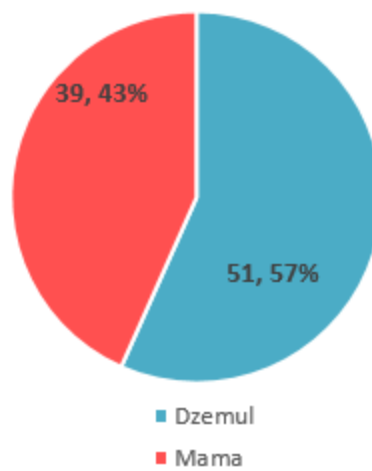


Figura 16. Porcentaje de hojas dañadas por insectos herbívoros en dos poblaciones de *Cnidocolus souzae*.

5.1.3 Patógenos y fitófagos

5.1.3.1 Porcentaje de hojas atacadas por ambos depredadores (herbívoros y patógenos en la misma hoja)

Cnidoscolus multilobus fue la especie que mostró un mayor porcentaje de hojas afectadas por ambos depredadores (41 %), seguida por *C. aconitifolius* (37%); *C. tehuacanensis* (15%) y *C. souzae* (7%) (Fig. 17).

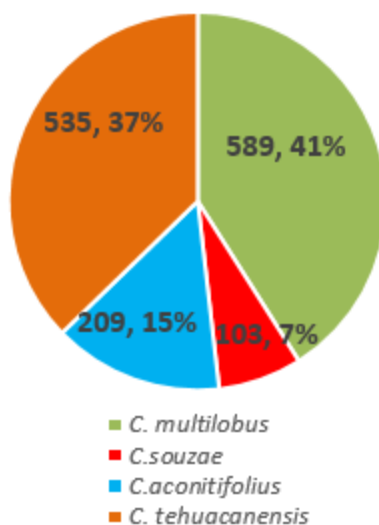


Figura 17. Número y porcentaje de hojas dañadas por herbívoros y patógenos (en la misma hojas) en cuatro especies de *Cnidoscolus*.

5.1.3.1 Variación interpoblacional en el porcentaje de hojas atacadas por ambos depredadores (herbívoros y patógenos en la misma hoja)

C. multilobus

La población de Champotón fue la que obtuvo un mayor porcentaje de hojas atacadas por ambos tipos de organismos (33%), seguido por las localidades Norte (25%); Montepío

(24%) y Escondida (18%) de Veracruz (Fig. 18). No se encontraron diferencias significativas entre poblaciones ($X^2 = 8.2426$, $gl= 3$ y $p= 7.815$).

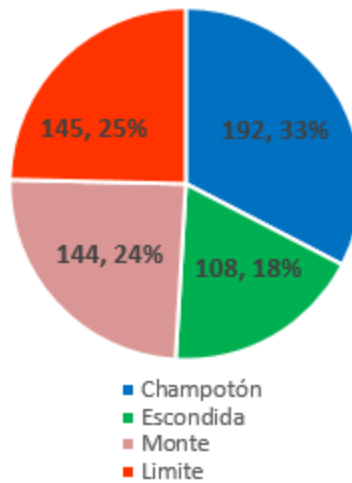


Figura 18. Porcentaje de hojas dañadas por herbívoros y patógenos en poblaciones de *Cnidocolus multilobus*.

C. souzae

El porcentaje de hojas atacadas por ambos depredadores fue mayor en la población de Mama (69%), que en la de Dzemul (31%) (Fig. 19). No se encontraron diferencias significativas entre poblaciones ($X^2= 34.563$, $gl=1$ y $p=3.843$).

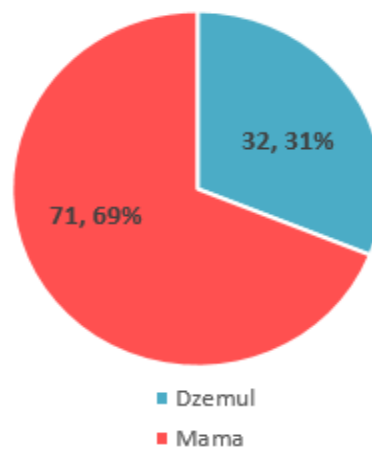
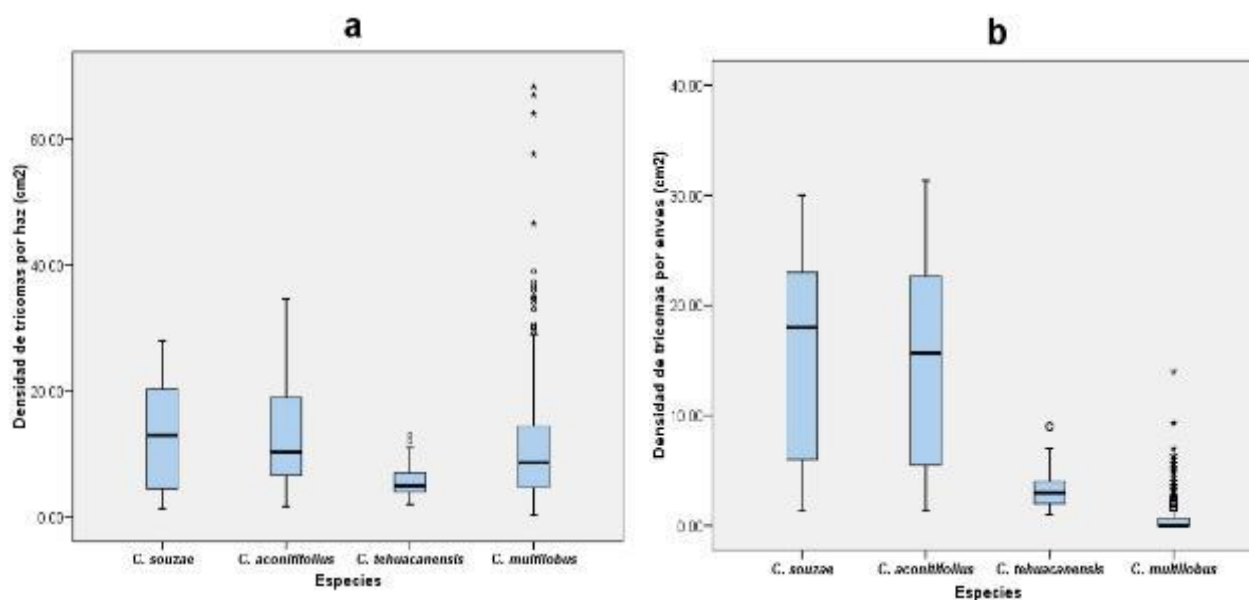


Figura 19. Número y porcentaje de hojas atacadas por herbívoros y patógenos (en la misma hojas) en dos poblaciones de *Cnidocolus souzae*.

5.2 Análisis de caracteres foliares y su relación con los niveles de daño

Respecto a los caracteres foliares medidos, se observó que la densidad de tricomas en el haz y en el envés fueron mayores en *C. aconitifolius*, pero la densidad fue mayor en el envés. En el caso de *C. multilobus* presentó una mayor densidad en el haz, que en el envés. En *C. souzae* la densidad de tricomas fue igualmente alta en el haz y en el envés. (Fig. 20-a, b). Con relación al contenido hídrico y contenido de látex, *C. multilobus* fue la especie que presentó mayor porcentaje en ambos casos (Fig. 20-c, d). Con relación el grosor de hoja *C. tehuacanensis* presentó el mayor porcentaje de grosor (Fig. 20-e)



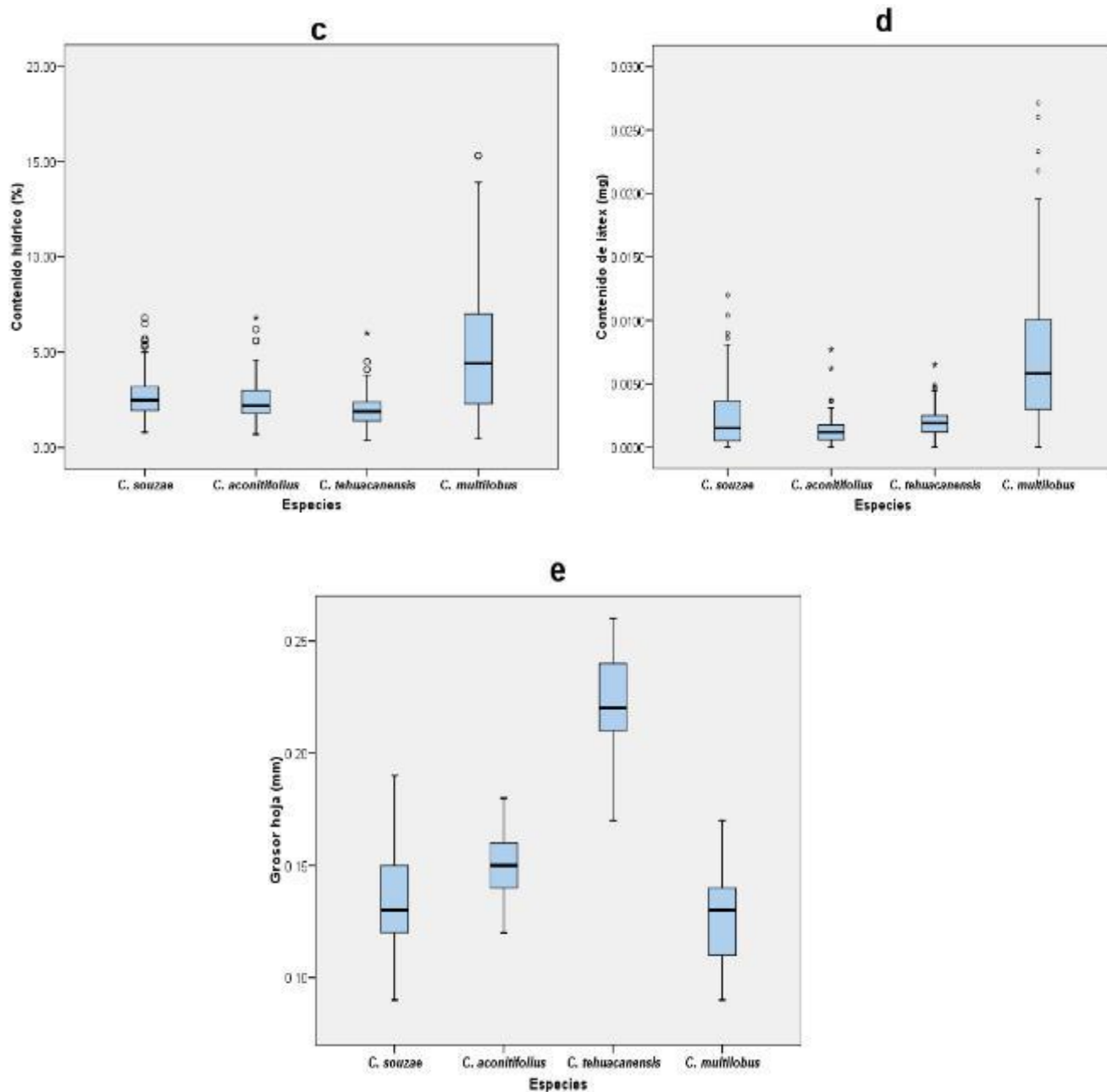


Figura 20. Caracteres foliares por especies: a) tricomas por haz (cm²); b) tricomas por envés (cm²); c) contenido hídrico (%); d) contenido látex (mg), y e) grosor de hoja (mm).

Respecto a los caracteres foliares se analizó si existía alguna relación con los niveles de daño causados por hongos patógenos y herbívoros. Para ello, se realizó una Rho de Spearman para cada especie (Cuadro 4). En *C. souzae* se encontró una correlación baja entre la densidad de tricomas por haz y envés y el daño causado por patógenos y una

correlación moderada entre el contenido hídrico y el daño por patógenos. Se encontró para la misma especie una correlación moderada entre el contenido hídrico y el daño por herbívoros. En *C. aconitifolius* se encontró una correlación baja negativa entre la densidad de tricomas por haz y envés para el daño por patógenos y por herbívoros y una correlación negativa moderada entre el contenido de látex y el daño por herbívoros. En *C. multilobus* se encontró una correlación negativa baja y una correlación moderada entre la densidad de tricomas en el haz y envés, respectivamente y el daño por patógenos, así como una correlación entre el contenido hídrico y el daño por patógenos. Así mismo en esta especie, se encontró una correlación negativa para la densidad de tricomas por haz y envés; una correlación moderada para contenido hídrico y contenido de látex respecto al daño ocasionado por herbívoros.

Cuadro 4. Correlaciones entre caracteres foliares medidos y Daño por patógenos y herbívoros

Correlaciones

<i>C. aconitifolius</i>			Daño foliar por patógenos	Daño foliar por herbívoros	Densidad de tricomas por haz	Densidad de tricomas por envés	Contenido hídrico	Contenido de látex	Grosor de hoja
Rho de Spearman	Daño foliar por patógenos	Coefficiente de correlación	1.000	.272**	-.159	-.332**	-.012	-.023	-.010
		Sig. (bilateral)	.	.003	.083	.000	.892	.799	.913
		N	120	120	120	120	120	120	120
Daño foliar por herbívoros	Daño foliar por herbívoros	Coefficiente de correlación	.272**	1.000	-.044	-.143	.004	-.072	.116
		Sig. (bilateral)	.003	.	.631	.120	.969	.437	.208
		N	120	120	120	120	120	120	120

Correlaciones

<i>C. multilobus</i>			Daño foliar por patógenos	Daño foliar por herbívoros	Densidad de tricomas por haz	Densidad de tricomas por envés	Contenido hídrico	Contenido de látex	Grosor de hoja
Rho de Spearman	Daño foliar por patógenos	Coefficiente de correlación	1.000	.051	-.086	.058	-.060	-.045	.042
		Sig. (bilateral)	.	.310	.085	.245	.233	.371	.406
		N	399	399	399	399	399	399	399
Daño foliar por herbívoros	Daño foliar por herbívoros	Coefficiente de correlación	.051	1.000	-.134**	-.056	.183**	.116*	-.007
		Sig. (bilateral)	.310	.	.008	.262	.000	.021	.892
		N	399	399	399	399	399	399	399

Correlaciones

<i>C. souzae</i>			Daño foliar por Patógenos	Daño foliar por Herbívoros	Densidad de tricomas por haz	Densidad de tricomas por envés	Contenido hídrico	Contenido de Látex	Grosor de hoja
Rho de Spearman	Daño foliar por Patógenos	Coefficiente de correlación	1.000	.279**	.152*	.107	.064	-.044	-.072
		Sig. (bilateral)	.	.000	.018	.098	.322	.499	.270
		N	240	240	240	240	240	240	240
	Daño foliar por Herbívoros	Coefficiente de correlación	.279**	1.000	.017	.012	.109	-.042	-.003
		Sig. (bilateral)	.000	.	.791	.847	.091	.520	.968
		N	240	240	240	240	240	240	240

Correlaciones

<i>C. tehuacanensis</i>			Daño foliar por patógenos	Daño foliar por herbívoros	Densidad de tricomas por haz	Densidad de tricomas por envés	Contenido hídrico	Contenido de látex	Grosor de hoja
Rho de Spearman	Daño foliar por patógenos	Coefficiente de correlación	1.000	-.017	-.150	-.056	-.067	-.049	.016
		Sig. (bilateral)	.	.858	.102	.543	.468	.596	.860
		N	120	120	120	120	120	120	120
	Daño foliar por herbívoros	Coefficiente de correlación	-.017	1.000	-.028	.007	.102	-.038	-.043
		Sig. (bilateral)	.858	.	.758	.939	.268	.681	.640
		N	120	120	120	120	120	120	120

** . La correlación es significativa al nivel 0,01 (bilateral).

* . La correlación es significativa al nivel 0,05 (bilateral).

6. DISCUSIÓN

En general, las cuatro especies de *Cnidocolus* mostraron un mayor daño por hongos patógenos que por insectos herbívoros.

6.1 Daño por patógenos y fitófagos

Con relación a la incidencia de hongos patógenos, los resultados indican que los porcentajes de área foliar dañada por estos microorganismos en las especies muestreadas variaron de 0.7 a 1.97%. Estos porcentajes son similares a los reportados para otras especies de *Cnidocolus* comunes en selvas bajas de los estados de Jalisco y Oaxaca (Torres, 2013). Aunque no se cuenta con datos sobre la incidencia de patógenos en especies de *Cnidocolus* en selva alta perennifolia, otros estudios en la selva de Los Tuxtlas indican que las especies del sotobosque en promedio, presentan menos del 1% del área foliar dañada por hongos patógenos (García-Guzmán & Dirzo, 2001), los datos del presente trabajo indican que *C. multilobus* presenta niveles de daño (1.89%) similares a los de las otras especies de la selva, según García-Guzmán & Dirzo (2001).

Además de que los niveles de daño por patógenos fueron bajos en todas las especies estudiadas, los resultados muestran que hubo variaciones entre las poblaciones muestreadas. Particularmente, en *C. souzae* los niveles de daño por patógenos fueron mayores en la localidad de Mama donde persiste un clima de tipo subhúmedo, contrario a Dzemul donde existe un clima de tipo semiseco (Cuadro 1). Las variaciones en las condiciones ambientales, principalmente en la humedad relativa y en temperatura determinan el establecimiento de enfermedades foliares (Burdon, 1987; Parker & Gilbert 2004). La incidencia de enfermedades foliares también varía con base en la estacionalidad en las precipitaciones (Agrios, 2002; Burdon, 1987). Excepto por *C. multilobus* que se encuentra en selva mediana y en selva alta perennifolia, las especies de *Cnidocolus* estudiadas habitan en selva baja caducifolia, en donde la disponibilidad de agua regula el patrón de crecimiento y producción de hojas de las plantas (Soto & Gama, 1997). De esta

manera, las especies de *Cnidocolus* que habitan en estas comunidades poseen hojas de vida corta cuya inversión en defensa se ha considerado como menor a la que presentan las hojas de vida larga (Coley & Barone, 1996), de esta manera las hojas podrían presentar una mayor susceptibilidad al ataque por patógenos que las especies perennifolias como *C. multilobus*, que habita en selva alta perennifolia y en selva mediana subperennifolia. Esta especie también mostró un nivel de daño por patógenos muy bajo (1.89%), pero en la población de Champotón que se encuentra en una selva mediana, se encontró que el ataque por hongos patógenos fue significativamente mayor que en las poblaciones localizadas en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas. Esto podría deberse a que la población localizada en Champotón se encontraba dentro de un fragmento de selva mediana frente al mar, lo que pudo dar lugar a que las condiciones de humedad y temperatura favorecieran el establecimiento y desarrollo de enfermedades causadas por hongos. En contraste, las poblaciones de *C. multilobus* localizadas en Los Tuxtlas, se encontraron en los bordes de la selva junto a pastizales, o a lo largo de los caminos, lo que podría favorecer que las plantas se encontraran expuestas a una mayor temperatura y a una menor humedad y por lo tanto, el desarrollo de patógenos fuera menos favorecido. También se ha sugerido que las lluvias intensas, como las que ocurren en la selva alta de Los Tuxtlas, pueden eliminar las esporas de hongos que se depositen sobre las hojas y por lo tanto impedir el establecimiento de enfermedades (Agrios, 2002). Por otra parte, los individuos de *Cnidocolus* que se encontraban en el borde de los caminos o junto a los pastizales no crecen bajo la copa de árboles grandes que puedan protegerlos de la lluvia y el viento. Por lo tanto, estos individuos podrían estar sufriendo un embate directo de la lluvia y el viento estos elementos podrían arrastrar las esporas de las hojas de *Cnidocolus* e impedir el establecimiento de infecciones. Sin embargo, es necesario llevar a cabo más estudios que permitan comprobar estas ideas.

6.1.1 Insectos herbívoros

Con relación al ataque por insectos herbívoros, el nivel de daño causado por ellos fue muy bajo en todas las especies de *Cnidocolus* estudiadas. Con este tipo de daño también se

observó una variación interpoblacional. Particularmente, en el caso de *C. multilobus* se detectó que en la población Norte el daño por herbívoros fue significativamente mayor que en las otras poblaciones. Esto tal vez se pudo deber a que dicha población se encuentra en el borde de la selva junto a un pastizal. En el pastizal, los recursos podrían ser más limitados para los insectos herbívoros que en el borde de la selva donde crecen especies perennifolias, generalmente de crecimiento rápido, con hojas menos defendidas y que por lo tanto podrían ser recursos más atractivos para los herbívoros (Coley & Barone, 1996).

6.1.2 Interacciones planta-herbívoro-hongo patógeno

Aunque hay muchos estudios que han analizado las interacciones planta-patógeno y planta-herbívoro, sólo unos pocos han tratado de analizar las interacciones planta-herbívoro-patógeno (Barbosa, 1991; Hatcher, 1995; Hatcher & Ayres, 1997). En este estudio se consideró evaluar el porcentaje de hojas atacadas por ambos depredadores, insectos herbívoros y hongos patógenos, pensando en el posible papel de los insectos como vectores de enfermedades en *Cnidocolus*. Los insectos herbívoros pueden favorecer la infección por hongos patógenos cuando causan heridas en los tejidos vegetales a través de las cuales penetran los patógenos o bien los insectos pueden jugar un papel como vectores al dispersar las esporas de patógenos en sus partes bucales (Agrios, 2002). Estas interacciones pueden ser directas, por ejemplo, cuando los insectos están consumiendo micelio o esporas, o cuando los hongos se dispersan por insectos vectores. O pueden ser indirecta, cuando las alteraciones de la planta causada por uno de sus enemigos naturales afectan a otro enemigo natural (Hatcher & Ayres, 1997).

En el presente trabajo se encontró que la especie con el mayor porcentaje de hojas atacadas por herbívoros y patógenos fue *C. multilobus*. Esto puede deberse a que, como ya se ha mencionado antes, dicha especie se encuentra en selva alta perennifolia caracterizada por ambientes húmedos y con temperaturas consideradas adecuadas para el crecimiento de organismos patógenos (Gilbert, 2002). Además, al prevalecer las especies perennifolias, los herbívoros y patógenos cuentan con una alta disponibilidad de

alimento durante todo el año. García-Guzmán & Dirzo (2001) documentaron que de un total de 8365 hojas analizadas en plantas del sotobosque de la selva de Los Tuxtlas, el 43% mostró daño por herbívoros y patógenos. Estos autores llevaron a cabo experimentos con una muestra de hongos aislados de hojas afectadas por herbivoría y patógenos, simulando heridas causadas por insectos e inocularon los hongos y encontraron que éstos fueron incapaces de causar infección en ausencia de heridas. Por lo tanto, es muy probable que muchos de los hongos que atacan a las plantas de la selva sean patógenos oportunistas que requieren de las heridas causadas por los herbívoros al alimentarse para poder infectar los tejidos de las plantas.

6.2 Papel de los caracteres foliares en la defensa de *Cnidoscolus*

Se encontró que existen correlaciones entre algunos caracteres foliares y los niveles de daño, principalmente en la densidad de tricomas por haz y envés (Cuadro 4). En este sentido, en *C. souzae* se observó una correlación entre la densidad de tricomas en el haz-envés y los niveles de daño causado por patógenos. En dicha especie la densidad de tricomas en el haz y en el envés fue una de las más altas y aparentemente esto favoreció el establecimiento de patógenos. Sin embargo, estos tricomas no tuvieron un efecto aparente sobre los herbívoros. En el caso de *C. aconitifolius* se encontró una correlación negativa baja entre la densidad de tricomas en el haz y en el envés con el daño por patógenos y solo por el envés en el daño por herbívoros. Es probable que los tricomas actúen como un mecanismo defensivo contra los patógenos, sin embargo la correlación es muy baja lo que, probablemente, demuestre que los tricomas no sean lo suficientemente finos como para impedir el paso de las esporas a la cutícula de la hoja y que al contrario formen una cubierta sobre la hojas que favorezca el mantenimiento de humedad y temperatura adecuadas para la germinación de las esporas y el establecimiento de infección (Agrios, 2002). Los tricomas de las especies de *Cnidoscolus* estudiadas son altamente urticantes y en este aspecto Dillon et al. (1983) sugieren que causan la muerte de algunos insectos. Además, un estudio por Abdala-Robert & Parra-Tabla (2005) sugiere

que los tricomas de *C. aconitifolius* defienden a la planta contra los herbívoros, sin embargo los resultados de dicho trabajo no concuerdan con dichas observaciones. Se encontró que en *C. multilobus* existe una correlación negativa entre la densidad de tricomas en el haz respecto a patógenos y una correlación negativa en la densidad de haz-envés para daño por herbívoros. Para *C. tehuacanensis* se obtuvo una correlación negativa entre la densidad de tricomas por haz-envés y el daño por patógenos. Además del estudio mencionado arriba, otros han sugerido que los tricomas pueden defender a las plantas del ataque de los insectos (Levin, 1973; Wagner, 1991). En numerosas especies la densidad de tricomas está correlacionada negativamente con las respuestas de los insectos en la alimentación, la ovoposición y con la nutrición de las larvas. Los tricomas secretores (glandulares) pueden ofrecer una defensa química. Mientras que algunos insectos son envenenados por las secreciones de los tricomas, otros se vuelven inofensivos al quedar inmovilizados en las secreciones (Levin, 1973). Tal vez, los tricomas en varias especies de *Cnidocolus* tengan un mayor efecto contra depredadores de mayor tamaño como mamíferos o aves, pero es necesario llevar a cabo estudios detallados que permitan comprobar esta hipótesis.

Por otra parte, se encontró que el contenido hídrico en *C. souzae* se correlacionó con el daño por herbívoros y patógenos; en *C. tehuacanensis* se observó una correlación con el daño por herbívoros y de manera negativa con patógenos. *C. multilobus* se correlacionó con el daño por herbívoros y negativo con el daño por patógenos. El contenido hídrico de las hojas se encuentra correlacionado con la proporción de mesófilo de la hoja, así como con el contenido de nitrógeno, por lo que las hojas con un mayor contenido hídrico también son más atractivas para los herbívoros y hongos patógenos (Scriber, 1977; Garnier & Laurent, 1994).

Muchos estudios han considerado al látex como un mecanismo defensivo contra los herbívoros (Mithöfer & Boland, 2012). Considerando la presión de selección ejercida por los herbívoros en las plantas tropicales, Lewinsohn, (1991) sugirió que tanto en términos de estimaciones absolutas y proporcionales, las familias de especies tropicales (en

general) son más propensas a producir látex respecto a especies templadas. De hecho, alrededor del 14% de las especies de plantas tropicales producen látex en comparación al 6% de las especies de clima templado, y esta distribución no es independiente de la filogenia de las plantas (Lewinsohn, 1991). Asimismo, el látex se conserva filogenéticamente en familias de plantas bien representadas en los trópicos (Agrawal & Konno, 2009). Particularmente, en este estudio se muestra que el contenido de látex fue mayor en *C. multilobus* que en las otras especies estudiadas y en esta especie también se encontró una correlación entre la cantidad de látex y el daño por herbívoros. Dillon et al. (1983) y D. Torres (obs. pers.) indicaron que en otras especies de *Cnidocolus* existen larvas de lepidópteros que consumen el follaje, pero solo después de rasgar los peciolos de las hojas con el fin de cortar los laticíferos que alimentan la lámina. Aunque no se observó este fenómeno en las especies estudiadas, es posible que ocurra y por eso las hojas son consumidas por algunos insectos, pero también es posible que el látex producido por *C. multilobus* sea poco efectivo como defensa. Sin embargo en *C. aconitifolius* se encontró una correlación negativa respecto al daño por herbívoros, lo que probablemente actúe como defensa para el ataque por herbívoros.

Con respecto al grosor de las hojas y su relación con los niveles de daño, no se observó alguna correlación significativa entre las especies estudiadas. *C. tehuacanensis* fue la especie que mostró hojas de mayor grosor. Varios estudios sugieren que los índices de esclerófila u hoja dura son más altos en especies que crecen en suelos pobres en nutrientes, elevaciones altas y climas secos (Diemer, 1998; Wright et al., 2002; Groom et al., 2004). También se ha propuesto que las hojas esclerófilas pueden ser un elemento de disuasión valiosa contra los herbívoros (Turner, 1994). Por ejemplo, en América del Sur, Bjorkman & Anderson (1990) demostraron que las larvas de mariposa tienden a evitar la alimentación en las hojas endurecidas de la mora (*Rubus bogotensis*).

Algunos estudios sugieren que el costo de asignación de recursos a defensas estructurales es mucho más alto que el de asignación a defensas químicas debido a que las primeras no son reciclables y se construyen a partir del mismo material que la biomasa vegetal

(Skogsmyr & Fagerström, 1992). Sin embargo, otros investigadores sugieren que las defensas estructurales requieren de la inversión de menos recursos que los necesarios para la producción de defensas más especializadas como lo son los metabolitos secundarios (Choong, 1996). El engrosamiento de esclerénquima puede requerir menos recursos limitantes que la síntesis de alcaloides a base de nitrógeno; pero Gulmon & Mooney (1986) indican que la inversión de recursos para la producción de metabolitos secundarios como los compuestos fenólicos, es menor a los costos asociados con la producción de celulosa en tricomas o espinas. La variación en la inversión de recursos a diferentes tipos de defensas químicas o estructurales puede ser una razón por la que Koricheva (2002) no encontró diferencias consistentes en los costos de estos dos tipos de defensa en las plantas.

7. CONCLUSIÓN

El análisis de los caracteres foliares refleja que las cuatro especies invierten en tricomas y látex, sin embargo en este trabajo dichos caracteres en general no tuvieron un efecto significativo en los niveles de ataque por herbívoros y patógenos. Existen correlaciones entre los caracteres y el daño foliar ocasionado por herbívoros y patógenos, sin embargo son muy bajas, y tal vez no refleje la defensa contra herbívoros y patógenos.

Cnidoscolus multilobus fue la especie que presentó el mayor daños en comparación con las otras especies, al mismo tiempo tuvo un mayor contenido hídrico y de látex, sin embargo estos caracteres defensivos al parecer no contrarrestan el daño foliar

En el futuro, sería importante identificar cuáles son los mecanismos defensivos que ayudan a contrarrestar el ataque por hongos patógenos y herbívoros en el género *Cnidoscolus*, pero particularmente hacen falta estudios sobre los metabolitos secundarios o los compuestos que contiene el látex de las diversas especies del género y determinar si realmente estos compuestos defienden a las plantas contra sus depredadores, y si éstos utilizan estrategias que les permitan evadir dichas defensas. Considero que es necesario investigar cuáles son las especies de hongos patógenos e insectos herbívoros asociados a las diferentes especies de *Cnidoscolus* en México y determinar cómo estos depredadores afectan los ciclos de vida de las plantas y finalmente su dinámica de poblaciones.

8. LITERATURA CITADA

Abdala, L. & Parra, V. (2005). Artificial defoliation induces trichomes production in the tropical shrub *Cnidocolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Biotropica*. 37:251- 257.

Agrawal, A.A. & Fishbein, M. (2006). Plant defense syndromes. *Ecology*. 87:S132-S149.

Agrawal, A. A. & Fishbein, M. (2008). Phylogenetic escalation and decline of plant defense strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 105:10057–60.

Agrawal A.A. & Konno K. (2009). Latex: A model for understanding mechanisms ecology, and evolution of plant defense against herbivory. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic*. 40:311-31.

Agren, J. & Schemske, D.W. (1993). The cost of defense against herbivores: an experimental study of trichome production in *Brassica rapa*. *American Naturalist*. 141:338–350.

Agrios, G.N. (1997). Plant pathology. *Academic Press*, San Diego, California, USA.

Agrios, G.N. (2002). Fitopatología. Ed. Limusa. 2ª edición. Pp. 283-285.

Alarcón, A., González-Chávez, M. C. & Ferrera-Cerrato, R. (2006). Aspectos ecológicos y aplicación de hongos micorrízicos arbusculares en agroecosistemas. *In*: Fuentes-Dávila, G., Ferrera-Cerrato, R. (eds.). Ecología de la raíz. Sociedad Mexicana de Fitopatología. Ciudad Obregón, Sonora. Pp. 27-46.

Augspurger, C. K. (1984). Seedlings survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology*. 65:1705-1712.

Augspurger, C.K. & Kitajima, K. (1992). Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology*. 73:1270-1284.

Ayres, P.G., & Paul, N.D. (1986). Foliar pathogens alter water relations of their hosts with consequences for both host and pathogen. Pages 267–285 *In*: P. G. Ayres and L. Boddy, (eds.). *Water, fungi and plants*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. Pp. 413.

Barbosa, P. (1991). Plant pathogens and non-vector herbivores. *In*: Barbosa P, Krischik VA, Jones CG (eds) *Microbial mediation of plant-herbivore interactions*. Wiley, New York, Pp. 341-382.

Barone, J.A. (1994). Herbivores and herbivory in the canopy and understory on Barro Colorado Island, Panama. 1st Int. Canopy Conf., Selby Botanical. Garden, Sarasota, FL.

Barone, J.A. (1998). Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *Journal of Animal Ecology*. 67:400–409.

Barone, J.A. (2000). Comparison of herbivores and herbivory in the canopy and understory of two tropical tree species. *Biotropica*. 32:307–317.

Basset, Y. (2001). Do specific arthropods forage in the upper canopy layer of rainforests? Examples from the closed forests of Africa. *In*: Ganeshaiah K.N., Uma Shaanker R.U. and

Bawa K.S. (eds.), *Tropical ecosystems: Structure, diversity and human welfare*. Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi. Pp. 395–398.

Bauerle, P., Rutherford, P. & Lanfranco, D. (1997). Defoliadores de roble (*Nothofagus obliqua*), raulí (*N. alpina*), coigüe (*N. dombeyi*) y lenga (*N. pumilio*). Instituto de Silvicultura. *Bosque*. 18:97-107.

Becklin, M.K. (2008). A coevolutionary arms race: Understanding plant-herbivore interactions. *The American Biology Teacher*. 70:288-292.

Belliure, B., Janssen, A., Maris, P.C., Peters, D. & Sabelis, M.W. (2005). Herbivore arthropods benefit from vectoring plant viruses. *Ecology Letters*. 8:70–79.

Berenbaum, M.R., Nitao, J.K. & Zangerl, A.R. (1991). Adaptive significance of furanocoumarin diversity in *Pastinaca sativa* (Apiaceae). *Journal of Chemical Ecology*. 17:207-215.

Bernays E.A. & Janzen D.H. (1988). Saturniid and sphingid caterpillars: two ways to eat leaves. *Ecology*. 69:1153–60.

Bernays, E.A. (1991). Evolution of insect morphology in relation to plants. *Philosophical Transactions Real Society London Series*. 333:257–64.

Bjorkman, C. & Anderson, D.B. (1990). Trade off among antiherbivore defenses in a South American blackberry (*Rubus bogotensis*). *Oecologia*. 85:247–249.

Blanche, K.R. (2000). Diversity of insect-induced galls along a temperature-rainfall gradient in the tropical savannah region of the Northern Territory, Australia. *Austral Ecology*. 25:311-318.

Brattsten, L.B. (1988). Enzymatic adaptation in leaf-feeding insects to host-plant allelochemicals. *Journal of Chemical Ecology*. 14:1919-40.

Breckon, G.L. (1979). Studies in *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae) I. *Jatropha tubulosa*, *J. Liebmanni* and allied taxa from central Mexico. *Brittonia*. 31:125-148.

Broadway, R.M. & Duffey, S.S. (1988). The effects of plant protein quality on insect digestive physiology and the toxicity of plant proteinase inhibitors. *Journal of Insect Physiology*. 34:1111–1118.

Bryant J.P., Chapin F.S. III & Klein D.R. (1983). Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*. 40:357–368.

Burdon, J.J. (1987). Diseases and plant population biology. Cambridge University Press, Cambridge, UK. Pp. 208.

Burdon, J.J. (1993). The structure of pathogen populations in natural plant communities. *Annual Review of Phytopathology*. 31:305–323.

Burdon, J.J. & Chilvers, G.A. (1982). Host density as a factor in plant disease ecology. *Annual Review of Phytopathology*. 20:143-166.

Carroll, S.P. & Boyd, C. (1992). Host race radiation in the soapberry bug: natural history with the history. *Evolution*. 46:1052–69.

Carroll, S.P., Dingle, H. & Klassen, S.P. (1997). Genetic differentiation of fitness-associated traits among rapidly evolving populations of the soapberry bug. *Evolution*. 51:1182–1188.

Carroll S.P., Klassen, S.P. & Dingle, H. (1998). Rapidly evolving adaptations to host ecology and nutrition in the soapberry bug. *Evolution & Ecology*. 12:955–968.

Choong, M.F., (1996). What makes a leaf tough and how this affects the pattern of *Castanopsis fissa* leaf consumption by caterpillars. *Functional Ecology*. 10:668–674.

Cifuentes, R., Pöll, E., Bressani, R. & Yurrita, S. (2010). Caracterización botánica, molecular, agronómica y química de los cultivares de chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*) de Guatemala. Revista 21 de la Universidad del Valle de Guatemala. Pp. 33-49.

Coley, P.D. (1983). Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*. 53:209-234.

Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin, F.S. (1985). Resource availability plant antiherbivore defense. *Science*. 230:895-899.

Coley, P.D. (1987a). Interspecific variation in plant antiherbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist*. 106:251–263.

Coley, P.D. (1987b). Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia*. 74:531-536.

Coley, P.D. & Aide, T.M. (1991). A comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. See Ref. 173:25-49.

Coley, P.D. & Barone, J.A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forest. *Annual Review Of Ecology, Evolution and Systematics*. 27:305-335.

CONANP. (2006). Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Pp. 25-37.

Corff, J.L. & Marquis, R.J. (1999). Differences between understory and canopy in herbivore community composition and leaf quality for two oak species in Missouri. *Ecological Entomology*. 24:46-58.

Cornelissen, T. & Stiling, P. (2009). Spatial, bottom-up, and top-down effects on the abundance of leaf miner. *Ecography*. 32:459-467.

Crawley, J.M. (1983). *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. University of California Press. Series: Studies in ecology, Vol. 10. Pp. 437.

Cronin, G. & Hay, M. (1996). Induction of seaweed chemical defenses by amphipod grazing. *Ecology*. 77:2287-2301.

Croteau, R., Kutchan, T.M. & Lewis, N.G. (2000). Natural products (secondary metabolites). Pp. 1250-1380. *In*: B. Buchanan., W. Grisse., and R. Jones R. (eds.). *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. Vol. 24. American Society of Plant Physiologist. Maryland, USA.

Cuevas-Reyes, P., Quesada, M., Hanson, P., Dirzo, R. & Oyama, K. (2004). Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology*. 92:707-716.

Dalin, P. & Bjorkman, C. (2003). Adult beetle induces willow trichome defense against subsequent larval feeding. *Oecologia*. 134:112-118.

Dávila Aranda, P. (1993). *Listados Florísticos de México. X Flora del Valle de Tehuacán Cuicatlán*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología.

Dávila, P., Arizmendi, M.C., Valiente-Banuet, A., Villaseñor, J., Casas, A. & Lira, R. (2002). Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Biodiversity and Conservation*. 11: 421-442.

Diemer, M., (1998). Life span and dynamics of leaves of herbaceous perennials in high-elevation environments – news from the elephant's leg. *Functional Ecology*. 12:413–425.

- Dillon, P.M., Lowrie, S. & McKey, D. (1983). Disarming the “evil woman”: petiole constriction by a sphingid larva circumvents mechanical defenses of its host plant, *Cnidoscolus urens* (Euphorbiaceae). *Biotropica*. 15:112-116.
- 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. *Journal of Ecology*. 70:101–117.
- Dirzo, R. & Miranda, A. (1990). Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity - A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology*. 4: 444-447.
- Dirzo, R., Horvitz, C.C., Quevedo, H. & López, M.A. (1992). The effects of gap size and age on the understory herb community of tropical Mexican rain forest. *Journal of Ecology*. 80: 809-822.
- Doss, R.P., Shanks, C.H., Chamberlain, J.D. & Garth, J.K.L. (1987). Role of leaf hairs in resistance of a clone of beach strawberry, *Fragaria chiloensis*, to feeding by adult black vine weevil, *Otiorhynchus sulcatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Environmental Entomology*. 16:764–768.
- Duffey, S.S. & Stout, M.J. (1996). Antinutritive and toxic components of plant defense against insects. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*. 32:3–37.
- Dussourd, D.E. (1999). Behavioral sabotage of plant defense: Do vein cuts and trenches reduce insect exposure to exudates?. *Journal of Insect Behavior*. 12:501–515.
- Dussourd, D.E. & Denno, R.F. (1991). Deactivation of plant defense: correspondence between insect behavior and secretory canal architecture. *Ecology*. 72:1383–1396.
- Dussourd, D.E. & Denno, R.F. (1994). Host range of generalist caterpillars: Trenching permits feeding on plants with secretory canals. *Ecology*. 75:69–78.
- Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. (1964). Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution*. 18:586-608.

Ehleringer, J.R., Björkman, O. & Mooney, H.A. (1976). Leaf pubescence: Effects on absorptance and photosynthesis in a desert shrub. *Science*. 192:376–377.

Ehleringer, J.R. (1984). Intraspecific competitive on water relations, growth and reproduction in *Encelia farionsa*. *Oecologia*. 63:153-158.

Eisner, T., Eisner, M. & Hoebeker, E.R. (1998). When defense backfires: Detrimental effect of a plant's protective trichomes on an insect beneficial to the plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 95:4410–4414.

Emory, C.C., Vidabelle, O.C. (1957). Composition of the seed and oil of *Cnidoscolus texanus*. *Journal of the American Oil Chemists Society*. 34:611-612.

Esau, K. (1965). Plant anatomy. 2nd. Ed. Wiley and Sons, New York. Pp. 767.

Fahn, A. (1986). Structural and Functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Annals of Botany*. 57:631-637.

Fahn A, Cutler, D.F. (1992). Xerophytes. Berlin: Gebrüder Borntraeger.

Farrell, B. D, Dussourd, D. E. & Mitter, C. (1991). Escalation of plant defense: Do latex and resin canals spur plant diversification. *America Nature*. 138:881–900.

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.

Felton, G.W. & Eichenseer, H. (1999). Herbivore saliva and its effect on plant defense against herbivores and pathogens. Pp. 19–36. *In: Induced Plant Defenses Against Pathogens and Herbivores: Biochemistry, Ecology, and Agriculture*. (eds.) Agrawal, S., Tuzun, E., Bent. St. Paul, MN: *American of Phytopathology Society*. Pp. 390.

Fernandes, G.W. & Price, P.W. (1988). Biographical gradients in galling species richness. Test of hypotheses. *Oecologia*. 76:161-167.

Fernandes, G.W. (1994). Plant mechanical defenses against insect herbivory. *Revista Brasileira de Entomologia*. 38:421–433.

- Fernández-Casas, F.J. (2007). *Cnidoscolorum notulæ*: *C. aconitifolius* (Miller) I. M. Johnston subsp. *aconitifolius*. *Adumbr. Summæ Ed.* 21: 1-46.
- Fernández-Casas, F.J. (2008). *Cnidoscolorum notulae* (Euphorbiaceae), 41-44. *Fontqueria*, 55:481-514.
- Fernández-Casas, F.J. (2013). *Cnidoscolorum notulæ*: *C. multilobus* (Pax) I. M. Johnston (1923). *Adumbr. Summæ*. 48: 1-80.
- Feyereisen, R. (1999). Insect P450 enzymes. *Annual Review of Entomology*. 44:507–33.
- García, E. (1981). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (3a ed.). México.
- García-Guzmán, G., & Dirzo, R. (2001). Patterns of leaf pathogen infection in the understory of a Mexican rain forest: Incidence, spatiotemporal variation, and mechanisms of infection. *American Journal of Botany*. 88:634–645.
- García-Guzmán, G. & Dirzo, R. (2004). Incidence of leaf pathogens in the canopy of a Mexican tropical wet forest. *Plant Ecology*. 172:41–50.
- García-Guzmán, G. & Morales, E. (2007). Life-history strategies of plant pathogens: distribution patterns and phylogenetic analysis. *Ecology*. 88:589-596.
- Garnier, E., Laurent, G. (1994). Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist*. 128:725-736.
- Gatehouse, J.A. (2002). Plant resistance towards insect herbivores: A dynamic interaction. *New Phytologist*. 156:145-169.
- Gilbert, G.S. (1995). Rain forest plant diseases: The canopy-understory connection. *Selbyana*. 16:75–77.
- Gilbert, G.S., Harms, K.E., Hamill, D.N. & Hubbell, S.P. (2001). Effects of seedling size, El Niño drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6- year survival of *Ocotea whitei* seedlings in Panama. *Oecologia*. 127:509–16.

Gilbert, G.S. (2002). Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual Review of Phytopathology*. 40:13–43.

Gilbert, G.S. & Sousa., W.P. (2002). Host specialization among wood-decay polypore fungi in a Caribbean mangrove forest. *Biotropica*. In press.

Gratton, C. & Denno, R.F. (2003). Seasonal shift from bottom-up to top-down impact in phytophagous insect populations. *Oecologia*. 134:487-495.

Gray Herbarium of Harvard University. (1923). *Cnidoscolus aconitifolius* (Mill.) I.M. Johnst. Consultado 13 de Noviembre del 2013 en Harvard University Herbaria, URL <http://www.tropicos.org>.

Groom, P.K., Lamont, B.B., Leighton, S., Leighton, P., Burrows, C. (2004). Heat damage in sclerophylls is influenced by their leaf properties and plant environment. *Ecoscience*. 11:94–101.

Gulmon, S.L., Mooney, H.A., (1986). Costs of defence and their effects on plant productivity. In: Givnish, T.J. (Ed.), *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 681–698.

Gunasena, G.H., Vinson, S.B., Williams, H.J. & Stipanovic, R.D. (1988). Effects of caryophyllene, caryophyllene oxide, and their interaction with gossypol on the growth and development of *Heliothis virescens* (F) (Lepidoptera, Noctuidae). *Journal of Economic Entomology*. 81:93–97.

Gutschick, V.P. (1999). Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytologist*. 143:3–18.

Haberlandt, G. (1914). *Physiological plant anatomy*. McMillan, London. Pp. 780.

Haddad, N.M. & Hicks, W.M. (2000). Host pubescence and the behavior and performance of the butterfly *Papilio troilus* (Lepidoptera: Papilionidae). *Environmental Entomology*. 29:299–303.

Hagen, R.H., Chabot, J.F. (1986). Leaf anatomy of maples (*Acer*) and host use by Lepidoptera larvae. *Oikos*. 47:335–45.

Hammond-Kosack, K. E., & Jones, J.D.G. (1996). Resistance gene-dependent plant defenses responses. *Plant Cell*. 8:1773-1791.

Handley, R., Ekbom, B. & A Gren, J. (2005). Variation in trichome density and resistance against a specialist insect herbivore in natural populations of *Arabidopsis thaliana*. *Ecological Entomology*. 30:284–292.

Hatcher, P.E. (1995) Three-way interactions between plant pathogenic fungi, herbivorous insects and their host plants. *Biological Reviews*. 70:639-694.

Hatcher, P.E., Ayres, P.G. (1997). Indirect interactions between insect herbivores and pathogenic fungi on leaves. In: Gange AC, Brown VK (eds) Multitrophic interactions in terrestrial systems. 36th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell, London, Pp 133-149.

Herms, D.A. & Mattson, W.J. (1992). The dilemma of plants: To grow or defend. *Quarterly Review of Biology*. 67:283–335.

Hunter, J. (1994). Reconsidering the functions of latex. *Trees-Structure and Function*. 9:1–5

Huntly, N. (1991). Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 22:477-503.

Hyvärinen, M., Koopmann, R., Hormi, O., & Tuomi, J. (2000). Phenols in reproductive and somatic structures of lichens: a case of optimal defense? *Oikos*. 91:371–375.

Ibarra-Márquez, G., Ricker, M., Angeles, G., Sinaca-Colín, S. & Sinaca-Colin, M.A. (1997). Useful plants of the Los Tuxtlas Rain Forest (Veracruz, Mexico): Consideration of their market potential. *Economy Botany*. 51:362-376.

INEGI. 1981. Carta Climática de México, 1: 1,000,000.

INEGI. 1984. Carta Fisiografica de México, 1: 1,000,000.

Instituto para el Federalismo y Desarrollo Municipal. (2002). Sistema Nacional de Información Municipal. México. Consultado el 7 de Noviembre del 2013 en http://www.e-local.gob.mx/wb/ELOCAL/EMM_yucatan

Instituto para el Federalismo y Desarrollo Municipal. (2005). Sistema Nacional de Información Municipal. México. Consultado el 7 de Noviembre del 2013 en http://www.e-local.gob.mx/wb/ELOCAL/EMM_yucatan

Instituto para el Federalismo y Desarrollo Municipal. (2010). Sistema Nacional de Información Municipal. México. Consultado el 7 de Noviembre del 2013 en http://www.e-local.gob.mx/wb/ELOCAL/EMM_yucatan

Janzen, D.H. (1981). Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica*. 13:271:282.

Jarosz, M.A. & Davelos, L.A. (1995). Effects of disease in wild plant populations and the evolution pathogens aggressiveness. *New Phytologist*. 129:371-387

Karban, R. & Agrawal, .A.A. (2002). Herbivore offense. *Annual Review of Ecological Systems* 33:641-664.

Kliebenstein, D.J. (2004). Secondary metabolites and plant/environment interactions: A view through *Arabidopsis thaliana* tinged glasses. *Plant, Cell & Environment*. 27:675-684.

Koricheva, J., (2002). Meta-analysis of sources of variation in fitness costs of plant antiherbivore defences. *Ecology*. 83:176–190.

Labandeira, C. C. (1997). Insect mouthparts: ascertaining the paleobiology of insect feeding strategies. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 28:153–93

Lerdau, M., Litvak, M. & Monson, R. (1994). Plant chemical defense: Monoterpenes and the growth-difference balance hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*. 9:58-61.

Levin, A.D. (1973). The role of trichomes in plant defense. *The Quarterly Review of Biology*. 48:3-15.

Lewinsohn, T. M. (1991). The geographical distribution of plant latex. *Chemoecology*. 2:64–68.

Lewinsohn, T.M., Novotny, V. & Basset, Y. (2005). Insects on plants: Diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 36:597-620.

Lewinsohn, T.M. & Roslin, T. (2008). Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters*. 1:398-416.

Lowman, M.D. (1984). An assessment of techniques for measuring herbivory: Is rainforest defoliation more intense than we thought? *Biotropica*. 16:264–68

Luxmoore, R.J. (1991). A source-sink framework for coupling water, carbon, and nutrient dynamics of vegetation. *Tree Physiology*. 9:267–280.

Manetas, Y. (2003). The importance of being hairy: the adverse effects of hair removal on stem photosynthesis of *Verbascum speciosum* are due to solar UV-B radiation. *New Phytologist*. 158:503–508.

Marquis, R. J., Diniz, I.R., & Morais, H. C. (2001). Patterns and correlates of interspecific variation in foliar insect herbivory and pathogen attack in Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology*. 17:127–148.

Martínez, G.M., Jiménez, R.J., Cruz, D.R., Juárez, A.E., García, R., Cervantes, A. & Mejía, H.R. (2002). Los géneros de la familia Euphorbiaceae en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 73:155-281.

Martínez, S.E., Sousa-Sánchez M. & Ramos Álvarez, C.H. (2001). Listado Florístico de la Región de Calakmul. Consultado el 9 de Abril del 2014. <http://www.tropicos.org/Name/12805001?tab=distribution>

Mauricio, R. (1998). Cost of resistance to natural enemies in field populations of the annual plant *Arabidopsis thaliana*. *The American Naturalist*. 151:20-28.

Méndez-Larios, I., Ortiz, E. & Villaseñor, J. L. (2004). Las Magnoliophytas endémicas de la porción xerofítica de la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Anales*

del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica. 75:87-104.

Metcalf, C. R. (1967). Distribution of latex in the plant kingdom. *Economic Botany*. 21:115–27

McKey, D. (1974). Adaptive patterns in alkaloid physiology. *American Naturalist*. 108:305–320.

McKey, D. (1979). The distribution of secondary compounds within plants. *In: Herbivores: Their interactions with secondary plant metabolites*, (eds.) by G. A. Rosenthal and D. H. Janzen. New York: Academic Press. Pp. 55–133

McNaughton, S.J., Oesterheld, M., Frank, D.A. & Williams, K.J. (1989). Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*. 341:142-144.

McVaugh, R. (1944). The genus *Cnidoscolus*: Generic limits and intrageneric groups. *Bulletin of The Torrey Botanical Club*. 71:457-474.

Mendonça, M.S. (2001). Galling insect diversity: the resource synchronisation hypothesis. *Oikos*. 95:171-176.

Mithöfer, A. & Boland, W. (2012). Plant defense against herbivores: Chemical aspects. *The Annual Review of Plant Biology*. 63:431–50.

Ohgushi, T. (2005). Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 36:81–105.

Parra-Tabla, V., Rico-Gray, V. & Carbajal, M. (2004). Effect of leaf defoliation on leaf growth, sexual expression and reproductive success of *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Plant Ecology*. 173:153-160.

Parker, I.M., Gilbert, G.S. (2004). The evolutionary ecology of novel plant-pathogen interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 35:675-700.

Pirozynski, K. A. & Hawksworth, D. L. (1988). Coevolution of fungi with plants and animals. Academic Press. London. Pp. 285.

Quiring, D.T., Timmins, P.R. & Park, S.J. (1992). Effect of variations in hooked trichome densities of *Phaseolus vulgaris* on longevity of *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) adults. *Environmental Entomology*. 21:1357–1361.

Ramírez, R.F. (1999). Flora y Vegetación de la Sierra de Santa Marta, Veracruz. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. Pp. 409.

Rhoades, D.F. (1979). Evolution of plant chemical defense against herbivores. *In*: Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites, edited by G A Rosenthal and D H Janzen. New York: Academic Press. Pp. 1–55

Ribeiro, S.P. & Basset, Y. (2007). Gall-forming and free-feeding herbivory along vertical gradients in a lowland tropical rainforest: The importance of leaf sclerophylly. *Ecography*. 30:663-672.

Rodríguez, E., Healey, P.L. & Mentha, I. (1984). Biology and chemistry of plant trichomes. Plenum Press, New York, Pp. 255.

Romeo, J.T., Saunders, J.A. & Barbosa, P. (eds). (1996). Phytochemical diversity and redundancy in ecological interactions. Plenum Press, New York, New York, USA. Pp. 1-24.

Root, R.B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecological Monographs*. 43:95-124.

Ross-Ibarra, J. (2003). Origen y domesticación de la chaya (*Cnidoscolus aconitifolius* Mill I. M. Johnst): La espinaca Maya. *University California Press*. 19:287-302.

Rzedowski, J. (1978). Vegetación de México. México: Limusa. Pp. 160-168.

Sánchez, G.D., Puga, R.P. & Escorcía, B.H. (2008). Ecología de la herbivoría. *Revista Chapingo. Series Ciencias Forestales y del Ambiente*. 14:51-63.

Schimper, A.F.W., (1903). *Plant Geography upon a Physiological Basis*. Fisher, W.R. (Transl.). Clarendon Press, Oxford.

Scriber, J.M. (1997). Limiting effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae). *Oecologia*. (Berl.), 28:269-287.

Seigler, D.S. (1991). Cyanide and cyanogenic glycosides. Pp. 35-77 *In*: G. A. Rosenthal, and M. R. Berenbaum (eds), *The Chemical Participants (Herbivores: Their interactions with secondary plant metabolites, 2nd Ed., Vol. 1)*. Academic, San Diego, CA.

Sepúlveda-Jiménez, G., Porta-Ducoing, H. & Rocha-Sosa, M. (2003). La participación de los metabolitos secundarios en la defensa de las plantas. *Revista Mexicana de Fitopatología*. 21:355-363.

Shukla, O. P. & Krishna, C. R. (1971). The biochemistry of plant latex. *Journal of Scientific & Industrial Research*. 30:640–662.

Siemens, D.H., Garner, S.H., Mitchell-Olds, T. & Callaway, R.M. (2002). Cost defense in the context of plant competition: *Brassica rapa* may grow and defend. *Ecology*. 83:505-517.

Silliman, B.R., Van de Koppel, J., Bertness, M.D, Stanton, L.E. & Mendelsshon, I.A. (2005). Drought, snails, and large-scale die-off of southern US salt marshes. *Science*. 310:1803-1806.

Skogsmyr, I., Fagerström, T., (1992). The cost of anti-herbivory defence: an evaluation of some ecological and physiological factors. *Oikos*. 64:451–457.

Soto, E.M. & Gama, L. (1997). Climas. Pages 7-23 in S. E. González, Dirzo, R. & Vogt, R.C. (eds). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Southwood, T.R.E. (1986). Plant surfaces and insects—an overview. Pp 1–22 *In*: *Insects and plant surface*. Eds. B. Juniper and T.R.E. Southwood. Edward Arnold, London. 360 p.

Stamp, N. (2003). Out of quagmire of plant defenses hypotheses. *The Quarterly Review of Biology* 78:23-55.

Stapley, L. (1998). The interaction of thorns and symbiotic ants as an effective defense mechanism of swollen-thorn acacias. *Oecologia*. 115:401–405.

Steinberg, P. D. (1984). Algal chemical defense against herbivores: allocation of phenolic compounds in the kelp *Alaria marginata*. *Science*. 223:405–406.

Stowe, K.A., Marquis, R.J., Hochwender, G.C. & Simms, L.E. (2000). The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 31:565-595.

Strauss, S.Y. & Zangerl, A.R. (2002). Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems. *In*: Herrera, C.M. and Pellmyr, O. (eds.), *Plant animal interactions: An evolutionary approach*. Pp. 77-106. Blackwell. Oxford.

Toledo, V. (1985). A critical evaluation of the floristic knowledge in Latin America and the Caribbean. A Report Presented to The Nature Conservancy International Program. Washington, DC, Pp. 108.

Torres, G.D. (2013). Estudio comparativo de los caracteres defensivos de tres especies del género *Cnidocolus* (Euphorbiaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, Pp. 33.

Torres-González, D., García-Guzmán, G. Análisis del papel de los caracteres foliares de *Cnidocolus* (Euphorbiaceae) en la defensa contra herbívoros y patógenos. TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas. En prensa.

Tuomi, J., Niemela, P., Chapin, F. S., III, Bryant, J.P. & Sire´n, S. (1988). Defensive responses of trees in relation to their carbon/nutrient balance. Pp. 57–72 *In*: *Mechanisms of Woody Plant Defenses Against Insects: Search for Pattern*, edited by W .J. Mattson et al. New York: Springer.

Tuomi, J., Ilvessalo, H., Niemela, P., Sire´n, S., & Jormalainen, V. (1989). Within-plant variation in phenolic content and toughness of the brown alga *Fucus vesiculosus* L. *Botanica Marina*. 32:505–509.

Tuomi, J., Fagerstrom, T. & Niemela, P. (1991). Carbon allocation, phenotypic plasticity, and induced defenses. Pp. 85–104 *In: Phytochemical Induction by Herbivores*, edited by D W Tallamy and M J Raupp. New York: Wiley

Turner, I.M. (1994). Sclerophylly: primarily protective?. *Functional Ecology*. 6:669-675.

Van Alstyne, K. L., McCarthy, J.J.I., Hustead, C. L., & Kearns, L.J. (1999). Phlorotannin allocation among tissues of northeastern Pacific kelps and rockweeds. *Journal of Phycology*. 35:483–492.

Van Dam, N.M. & Vrieling, K. (1994). Genetic variation in constitutive and inducible pyrrolizidine alkaloid levels in *Cynoglossum officinale* L. *Oecologia*. 99:374–378.

Vrieling, K. & Van Wijk, C.A.M. (1994). Cost assessment of the production of pyrrolizidine alkaloids in ragwort (*Senecio jacobaea* L.). *Oecologia*. 97:541–546.

Wagner, J.G. (1991). Secreting glandular trichomes: more than just hairs. *American Society of Plant Biologists*. 3:675-679.

Webster, G.L. (2009). *Cnidoscolus* Pohl. Consultado el 16 de Marzo del 2014 en Missouri Botanical Garden, URL <http://www.tropicos.org>

Werker, E. (2000). Trichome diversity and development. *Advances Botanical Research*. 31:1–35.

Westerbergh, A. & Nyberg, A.B. (1995). Selective grazing of hairless *Silene dioica* plants by land gastropods. *Oikos*. 73:289–298.

Wirth, R., Meyer, S.T., Leal, I.R. & Tabarelli, M. (2008). Plant Herbivore Interactions at the Forest Edge. *Progress in Botany*. 69:423-448.

Wright, M.G. & Samways, M.J., (1996). Gall- insect species richness in African Fynbos and Karoo vegetation: the importance of plant species richness. *Biodiversity Letters*. 3:151-155.

Wright, M.G. & Samways, M.J. (1998). Insect species richness tracking plant species richness in a diverse flora: gall-insect in the Cape Floristic Region, South Africa. *Oecologia*. 115: 427-433.

Wright, I.J., Westoby, M., Reich, P.B. (2002). Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal Ecology*. 90:534–543.

Woodman, R.L. & Fernandes, G.W. (1991). Differential mechanical defense: herbivory, evapotranspiration, and leaf-hairs. *Oikos*. 60:11–19.

Zangerl, A.R. & Berenbaum, M.R. (1990). Furanocoumarin induction in wild parsnip: genetics and population variation. *Ecology*. 71:193–198.

Zangerl, A.R. & Bazzaz, F.A. (1992). Theory and pattern in plant defense allocation. Pp. 363–391 *In: Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics*, (eds.) R S Fritz and E L Simms. Chicago (IL): University of Chicago Press.