



136
2ej
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

FACTORES QUE AFECTAN LA DENSIDAD DE
TRICOMAS URTICANTES EN Wigandia urans
(HYDROPHYLLACEAE)

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

LETICIA B. PEREZ ESTRADA



MEXICO, D. F.

1993

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



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 está 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.

INDICE GENERAL

| INDICE | Página |
|--------------------------|--------|
| AGRADECIMIENTOS | 1 |
| RESUMEN | 2 |
| INTRODUCCION | 4 |
| OBJETIVOS | 13 |
| AREA DE ESTUDIO | 14 |
| SISTEMA DE ESTUDIO | 16 |
| METODOS | 17 |
| RESULTADOS | 23 |
| DISCUSION Y CONCLUSIONES | 43 |
| BIBLIOGRAFIA | 49 |

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer de manera muy especial a Zenón Cano Santana por haberme dirigido el presente trabajo con suma paciencia.

A las siguientes personas por aceptar amablemente revisar el trabajo: Dr. Carlos Vázquez Yanes, Dra. Alma Orozco Segovia, Dr. Alfonso Valiente Banuet y Biól. Eduardo Morales Guillaumin, así como por sus útiles comentarios.

Al Dr. Jorge Soberón M. y a Gaby Jiménez C. por facilitarme amablemente las instalaciones del laboratorio de Ecología Teórica del Centro de Ecología, por los recursos suministrados y por su constante asesoría técnica.

A la Reserva del Pedregal de San Angel (M. en C. Ariel Rojo) por su ayuda en el financiamiento.

El trabajo de campo fue posible gracias a la cooperación y valiosa compañía de muchas personas entre ellas mis amigos: José Luis Castillo, Zenón Cano, Alicia Callejas y Patricia Arroyo y mi cuñado José H. Castañeda L.

Agradezco también a mis compañeros del laboratorio por su apoyo entusiasta: Lety, Claudia, Efraín, José Luis, Arturo, Víctor y Consuelo.

A Cuauhtémoc Chávez T. por su ayuda en el trabajo de cómputo y a Héctor Godínez A. ("Teto") y a Miguel Guevara R. por su ayuda con el GLIM.

RESUMEN

La pubescencia es una característica extendida en muchos grupos taxonómicos de plantas.

Existe una amplia variedad de tricomas en cuanto a formas, tamaños, densidades y funciones, lo cual hace suponer que tal característica puede ser el resultado de presiones selectivas ejercidas por el ambiente. Entre las funciones atribuidas a los tricomas se encuentran la de defensa contra herbívoros, parásitos y patógenos y la de respuesta morfológica ante ambientes secos, donde los tricomas funcionan como una capa protectora contra agentes desecantes como el viento o la radiación solar.

Wigandia urens es una planta fenotípicamente importante en la Reserva del Pedregal de San Angel, ésta especie coloniza las partes perturbadas de la Reserva. Se caracteriza por presentar varios tipos de tricomas, entre los que destacan los tricomas urticantes, los cuales varían en densidad, espacial y temporalmente.

Estudios previos han demostrado que tales tricomas no son un mecanismo de defensa contra insectos herbívoros. En éste trabajo se pretende conocer la función que los tricomas urticantes tienen para las hojas de W. urens y los factores que están determinando su variación. Para lo cual se realizó: 1) un experimento donde se sometieron plantas a riego y a sombra artificial durante la temporada seca, 2) dos censos, donde se trató de establecer los patrones de presencia de la pubescencia en dos tipos de ambientes (sombreado y expuesto al sol), 3) un seguimiento mensual de la

densidad de tricomas urticantes en las hojas jóvenes de varios individuos de ésta especie durante un año y 4) la medición de temperaturas y tasas de transpiración foliares en hojas con diferentes grados de pubescencia.

Los resultados más relevantes fueron los siguientes: 1) el riego y la sombra son dos factores que reducen de manera significativa la densidad de tricomas urticantes en las hojas, 2) los individuos más jóvenes, las hojas más cerca de la base de la planta y las plantas expuestas al sol presentan mayores densidades de tricomas, 3) existe una correlación negativa entre precipitación acumulada y la densidad de tricomas y entre la temperatura media mensual y la densidad de tricomas, de manera que los tricomas urticantes son producidos en la temporada seca que corresponde también a la más fría. Finalmente, 4) las hojas con alta densidad de tricomas presentan menor variación de temperaturas y menores tasas de transpiración durante el día.

Se discute que en ésta especie los tricomas urticantes protegen a la planta de los rayos solares en ausencia de sombra y agua, evitando que sea la transpiración el mecanismo que regule la temperatura foliar, con su consecuente pérdida de agua. Estas presiones, al parecer, son mayores para las plantas pequeñas (con raíces poco profundas) y para las hojas que surgen cerca del suelo (sometidos al calor liberado por radiación del sustrato rocoso característico de la Reserva).

INTRODUCCION

Naturaleza y variación de los tricomas

La epidermis de los órganos de la gran mayoría de las plantas está ornamentada con excrescencias llamadas tricomas (Esau, 1965). Estas presentan un amplio espectro de variación morfológica, existiendo por ejemplo, tricomas aplanados, elongados, ramificados, rectos, espiralados y ganchudos, unicelulares y multicelulares (Esau, 1965; Levin, 1973; Moreno, 1984). Respecto a su desarrollo algunos permanecen metabólicamente activos mientras otros mueren; de éstos algunos permanecen incrustados y otros pueden caerse, algunos maduran rápido pero otros presentan periodos más largos (Johnson, 1975). La velocidad de desarrollo puede deberse tanto a factores ambientales como genéticos (Johnson, 1975; Snyder & Hyatt, 1984).

Todos los grandes grupos taxonómicos de plantas parecen tener o haber tenido la capacidad de desarrollar tricomas, encontrándose su máximo en angiospermas (Johnson, 1975), por lo que cualquier consideración del significado de éstos nos lleva principalmente con miembros de este grupo. La producción de tales estructuras es más conspicua en algunos grupos taxonómicos que en otros, siendo en dicotiledóneas mayor que en monocotiledóneas (Johnson, 1975).

Se ha sugerido que la tendencia casi universal hacia la producción de tricomas en plantas superiores puede estar relacionada con la necesidad de desarrollar "pelos en raíces" (Johnson, 1975).

Debido al amplio espectro de variación morfológica resulta muy difícil clasificar la pubescencia (ver p. ej. Moreno, 1984). Sin embargo, existen algunas clasificaciones como la de Johnson (1975) quien ordena a los tricomas en glandulares y no glandulares, siendo los primeros los que generalmente producen las más densas y conspicuas pubescencias. Los tricomas glandulares exudan un gran número de compuestos tales como taninos, aceites esenciales, mucílago, resinas y otros (Johnson, 1975).

Las cuestiones sobre el significado evolutivo de los tricomas han sido tema de mucha especulación por años. Debe considerarse que el potencial para el desarrollo de una cubierta con tricomas parece estar disponible en la dotación genética de las plantas que ocupan sobre todo los ambientes terrestres (Johnson, 1975). Se puede pensar que si las presiones selectivas han sido importantes para dirigir el desarrollo de la pubescencia, entonces se presentarán patrones entre su presencia y las características físicas de un ambiente particular, así como entre éste último y el tipo de pubescencia presente.

Papel ecológico de los tricomas en las plantas

En una revisión sobre el tema realizada por Johnson (1975) se sugiere que las funciones atribuidas a la pubescencia pueden dividirse en tres categorías que reflejan las fuerzas selectivas implicadas en la evolución de ésta característica: (1) el ambiente biótico, (2) los controles fisiológicos internos y (3) el ambiente físico.

Un papel atribuido a los tricomas es como mecanismo de defensa contra patógenos, parásitos y herbívoros (Levin, 1973; Johnson, 1975). La pubescencia puede disuadir a ciertos herbívoros de alimentarse tanto por mecanismos mecánicos (Gilbert, 1971; Pillemer & Tingey, 1976; Quiring *et al.*, 1992) como químicos (Levin, 1973; Johnson, 1975). Existe gran cantidad de observaciones anecdóticas de insectos atrapados o impedidos, sufriendo desgarres al caminar o alimentarse sobre plantas ornamentadas con tricomas en forma de ganchos (Richardson, 1943; Gilbert, 1971; Pillemer & Tingey, 1976; Quiring *et al.*, 1992). En varias especies de plantas cultivadas (soya, trigo, algodón, papa y tabaco) se ha estudiado la resistencia que confiere la pubescencia contra insectos herbívoros (Levin, 1973; Pelletier, 1990; Quiring *et al.*, 1992; Papp *et al.*, 1992), y desde los primeros trabajos (Poos, 1929) se encontró que las variedades glabras presentan mayor infestación, oviposición y daño que las variedades pubescentes. Otros estudios indican que la densidad, orientación y altura de tricoma son factores primarios en la resistencia (Singh *et al.*, 1971; Broersma, 1972). En algunos casos, el peso y la sobrevivencia de ciertos estadios larvales es significativamente menor en hojas pubescentes que en glabras, lo cual refleja un desbalance en la dieta debido a que los tricomas están compuestos principalmente de celulosa y lignina, sustancias con bajo valor nutritivo (Levin, 1973).

El papel defensivo de la secreción de los tricomas glandulares ha sido probado (Thurston *et al.*, 1966; Gibson, 1971), ya que, mientras algunos organismos son envenenados por las secreciones de

los tricomas, otros son inmovilizados por ellas. Así, los exudados no volátiles, como los alcaloides pueden servir como repelentes gustativos o tener un efecto adverso o tóxico sobre la alimentación y crecimiento larval (Harley & Thorsteinson, 1967). Los taninos responsables del sabor amargo o astringente de muchos tejidos vegetales, los hacen inapetecibles a animales superiores y probablemente a insectos también (Bate-Smith, 1972). Además, la formación de complejos proteínicos con taninos reduce la cantidad de proteínas disponibles en la dieta teniendo un efecto deletéreo sobre el crecimiento de algunas larvas (Bate-Smith & Metcalfe, 1957).

En el caso de Arbutus xalapensis H. B. K. (Ericaceae), el carácter glandular es mantenido por herbivoría diferencial de la larva de un lepidóptero (Gómez et al., 1986; Ezcurra et al., 1987).

El papel defensivo de los tricomas es hasta la fecha un tema altamente explorado no sólo por los efectos de éstas estructuras sobre los herbívoros, sino también por los mecanismos desarrollados por éstos para superar estas defensas de la planta (Rathcke & Poole, 1974; Hulley, 1988).

Significado fisiológico de los tricomas

El significado fisiológico de la pubescencia se considera tanto por su papel en el intercambio de material como en la regulación metabólica (Johnson, 1975). Los tricomas llegan a estar involucrados en actividades asimilatorias o excretorias tales como intercambio de agua, sales y/o compuestos orgánicos (Johnson, 1975;

Alvin, 1987). También pueden estar involucrados en la secreción o almacenamiento de agua, enzimas proteolíticas, ceras, aceites, polisacáridos, ácidos orgánicos y resinas, compuestos que pueden estar funcionando además en mecanismos de protección, eliminación e incluso atracción de insectos (Luttage, 1971; Johnson, 1975; Davidson et al., 1989; Godmaire & Nalewajko, 1990). Se ha demostrado que varios tipos de tricomas especializados participan en transporte activo y regulación de sales, manteniendo constante el balance iónico en algunas plantas (Johnson, 1975).

Pocos trabajos han evaluado simultáneamente el doble papel que pueden estar realizando los tricomas en una misma planta (Woodman & Fernandes, 1991) incluso pocos trabajos han examinado la variación en la pubescencia en poblaciones de plantas silvestres y en condiciones naturales (Gómez et al., 1986; Ezcurra et al., 1987) y han considerado que existe un amplio rango de tricomas generalizados y especializados que pueden estar implicados en algo más que un mecanismo de defensa (Cano-Santana, 1987). Por ejemplo, en el caso de Verbascum thapsus (Scrophulariaceae) los tricomas funcionan como defensa contra herbívoros y como una barrera contra pérdida de agua (Woodman & Fernandes, 1991).

El papel de los tricomas al que se ha dado mayor énfasis, es el concerniente a la eficiencia en uso de agua en la planta (Turner & Kramer, 1980; Givnish, 1986). Una capa de tricomas disminuye el movimiento de aire contiguo a la superficie impidiendo la difusión de agua (Wooley, 1964).

La temperatura de los órganos de las plantas tiende a ser igual

que la del medio circundante (Daubenmire, 1979), siendo comúnmente la transpiración el mecanismo que logra controlar la temperatura (Givnish, 1986). Sin embargo, en zonas con baja disponibilidad de agua, la radiación solar puede constituir un serio problema, ya que el exceso de luz absorbida se convierte en calor, que ejerce un efecto nocivo en el balance interno de agua afectando procesos fisiológicos como la fotosíntesis y la respiración (Daubenmire, 1979). Los órganos fotosintéticos de las plantas insoladas utilizan varios mecanismos alternativos para evitar el daño de sus tejidos: elevan la tasa de transpiración o cambian su orientación (Daubenmire, 1979), presentan hojas más pequeñas y delgadas (Givnish & Vermeij, 1976) o bien, presentan superficies blanquecinas, cubiertas con tricomas vivos o muertos o con costras epidérmicas que reflejan la luz solar (Daubenmire, 1979; Koleff, 1991). En otros casos la presencia de hojas marcescentes provee un aislamiento de la temperatura (Givnish, 1986). En cactáceas, características tales como el diámetro del tallo (Nobel, 1980), la pubescencia apical y la alta densidad de espinas cerca de los meristemas (Nobel, 1978), así como la orientación diferencial e inclinación de los cladodios (Cano-Santana *et al.*, 1992), pueden ser interpretadas como mecanismos reguladores de la temperatura.

Se ha propuesto que la pubescencia puede participar en la regulación de la temperatura de las superficies transpirantes ya sea al reducir la absorción de la energía radiante o al incrementar su disipación una vez que ha sido absorbida, reduciendo así la temperatura y bajando las pérdidas transpirativas (Ehleringer,

1982; Ehleringer & Mooney, 1978, Givnish, 1986; Ehleringer & Cook, 1990).

La vegetación en zonas secas tiene una apariencia grisácea blanquecina donde dominan las especies pubescentes. Se ha observado que existen especies en las que sus formas pubescentes reflejan el 50% de la luz incidente, mientras que las no pubescentes sólo del 10 al 20% (Johnson, 1975). Sin embargo, al considerar la reflectancia en el espectro de la luz visible, debe considerarse la radiación de longitud de onda larga que es también una importante fuente de energía (Johnson, 1975).

En ambientes secos o con altas cargas de radiación terrestre se presenta una asociación entre la pubescencia y la absorbancia y reflectancia de la luz, lo cual puede tener efectos significativos sobre la temperatura y las tasas de pérdida de agua de las plantas (Johnson, 1975; Ehleringer, 1990).

Procesos tales como la fotosíntesis y la cinética enzimática, son afectados sensiblemente por la temperatura, por lo cual el mantenimiento de niveles adecuados de temperatura es necesario para sobrevivir bajo condiciones extremas y para mantener en óptimo dichos procesos (Ehleringer & Mooney, 1978; Turner & Kramer, 1980).

Cabe señalar que los órganos de las plantas cuyas superficies están cubiertas de pelos cerosos densos, pueden resistir temperaturas muy frías durante un tiempo relativamente largo sin que dentro de sus tejidos se forme hielo (Daubenmire, 1979).

Los factores que pueden afectar la pubescencia de las plantas son: la temperatura del aire, el potencial hídrico foliar, la

historia previa del meristemo apical y el régimen hidrico, lo cual ha sido probado para Encelia farinosa (Asteraceae) (Ehleringer, 1982; Ehleringer & Mooney, 1978). Sin embargo, otros factores como el daño mecánico pueden estar también involucrados en el desarrollo de la pubescencia (Ezcurra et al., 1987; Pullin & Gilbert, 1989).

Pubescencia en Wigandia urens

Wigandia urens Ruiz & Pavón H. B. K. es una especie ruderal de la familia Hydrophyllaceae de amplia distribución en México. Es común en pedregales, en zonas de marcado disturbio, en laderas secas y asoleadas, en terrenos baldíos, a la orilla de carreteras y en grietas y taludes (Ochoa, 1985). Una característica importante de esta especie es su pubescencia, destacando la presencia de dos tipos de tricomas principalmente, los urticantes, que miden entre tres y siete mm de longitud, de apariencia cristalina y puntiagudos que al tocarlos liberan hipodérmicamente un líquido que produce dolor y escosor y en ocasiones irritación y formación de vesículas en la piel, y los glandulares, más pequeños, que miden entre 0.7 y 1 mm de longitud, con una cabeza multicelular que produce una secreción viscosa cuya coloración va obscureciéndose a medida que la edad de la hoja avanza (Cano-Santana, 1987). Ambos tipos se pueden clasificar como glandulares pero para términos prácticos los consideraremos con los nombres ya mencionados.

Los tricomas urticantes se presentan en todas las estructuras aéreas de la planta, pero existe gran variación en su distribución, lo cual ocasionó que hubiera problemas en la descripción taxonómica

de la especie, al utilizar como carácter distintivo la presencia o ausencia de éstos, denominándolos como setas (Ochoa, 1976; Nash, 1979), pero las observaciones realizadas sobre la variación de este rasgo dentro de un mismo individuo, las diferencias en la distribución geográfica y el hecho de que la proporción de hojas lisas (con tricomas glandulares) y hojas hispidas (con tricomas glandulares y urticantes) en la población sea variable estacionalmente, han llevado a concluir que se trata de una sola especie con variación morfológica en ésta característica, tanto en tipo (urticante y glandular) como en densidad, entre órganos, entre individuos e incluso estacionalmente dentro de un mismo individuo (Ochoa, 1976; Cano-Santana, 1987).

Estudios previos (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana & Oyama, 1992a, 1992b) han sugerido que los tricomas urticantes de W. urens, no son una barrera defensiva contra las catorce especies de insectos que la utilizan como alimento en la Reserva del Pedregal de San Angel. Las hojas hispidas sufren las mayores tasas de herbivoría, lo cual parece estar correlacionado con la riqueza nutricional de dichas hojas, puesto que presentan mayor contenido de Nitrógeno, Fósforo y agua (Cano-Santana & Oyama, 1992a). Las larvas de Sphinx lugens Walk (Lepidoptera: Sphingidae) presentan una mayor tasa de crecimiento al ser alimentadas con hojas hispidas que con hojas lisas (Cano-Santana & Oyama, 1993). Asimismo, las larvas de Lophoceramica pyrrha (Druce) (Lepidoptera: Noctuidae) no son afectadas en su tasa de crecimiento y en sus preferencias alimenticias por la presencia de tricomas urticantes (Cano-Santana

& Oyama, 1992b). Existe sólo un caso, el de Collaria sp (Hemiptera: Miridae) que parece evadir las hojas hispidas, aunque tal hecho parece no estar asociado con la presencia de tricomas urticantes dado el pequeño tamaño de estas chinches (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana & Oyama, en preparación).

OBJETIVOS

Los objetivos principales de éste trabajo son (1) explorar el papel que están jugando los tricomas urticantes de la población de Wigandia urens presente en la Reserva del Pedregal de San Angel, y (2) explorar los factores que están determinando su variación. A partir de estos objetivos generales, se pretende cumplir los siguientes objetivos particulares:

1. Conocer el efecto del riego y la sombra artificial sobre la densidad de tricomas urticantes en hojas de individuos monopodiales menores de 1 m de longitud y el efecto del riego sobre individuos de longitud mayor de 1 m de Wigandia urens.
2. Conocer la variación estacional de la densidad de tricomas urticantes en las hojas de Wigandia urens.
3. Descubrir la posible existencia de patrones de variación en la densidad de tricomas urticantes foliares.
4. Conocer las temperaturas y tasas de transpiración que experimentan las hojas de Wigandia urens de acuerdo con su grado de pubescencia.

AREA DE ESTUDIO

El presente trabajo se realizó en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel, D. F. localizada en el SW de la Cuenca del Valle de México a 19° 19' N y 99° 14' W. Los límites altitudinales donde se localiza van de los 2250 a los 3100 m s.n.m. (Alvarez et al., 1982). Esta es una zona con una gran heterogeneidad microambiental, con un sustrato rocoso formado por basalto del cuaternario con agrupaciones de roca desnuda, rugosa, que forman grietas, hoyos y hondonadas y que presenta vegetación diversa como reflejo de las variaciones del microclima y del sustrato (Rzedowski, 1954).

El clima de la Reserva, según el sistema modificado de García a la clasificación climática de Koëppen corresponde a Cb(w1)(w) es decir, templado subhúmedo con régimen de lluvias en verano la temperatura media anual es de 15.5°C, la precipitación pluvial de 870 mm anuales, mientras que la evaporación es en promedio de 1702 mm anuales (Valiente-Banuet & De Luna, 1990; Soberón et al., 1991). El área original de la Reserva ha sido reducida de 4000 a 147 ha (Soberón et al., 1991). La vegetación del Pedregal de San Angel dentro de la asociación Senecionetum praecocis es clasificada dentro de los matorrales xerófilos (Rzedowski, 1983), los cuales responden a condiciones de aridez, en este caso a una aridez edáfica (Rzedowski & Rzedowski, 1985). En la Reserva se encuentra actualmente un total de 301 especies de angiospermas agrupadas en 61 familias (Valiente-Banuet & De Luna, 1990). Entre las especies

más importantes fisonómicamente en la Reserva están Verbesina virgata Cav. (Asteraceae), Eupatorium petiolare Moc. (Asteraceae), Senecio praecox D.C. (Asteraceae), Opuntia tomentosa Salm-Dick (Cactaceae) y Wigandia urens Ruiz & Pavón H.B.K. (Hydrophyllaceae) para el estrato arbustivo, Buddleia cordata H.B.K., B. parviflora (Loganiaceae), Eysenhardtia polystachya (Ort.) Sarg. (Leguminosae) y Dodonaea viscosa Jacq. (Sapindaceae) para el estrato arbóreo y Muhlenbergia robusta (Fourn.) Hitchc. (Poaceae) y Echeveria gibbiflora D.C. (Crasulaceae) en el estrato herbáceo (Cano-Santana, com. pers.). Las herbáceas representan la forma de crecimiento más abundante (77%) mientras que los arbustos y árboles representan un porcentaje minoritario, existe un exceso de terofitas (plantas que pasan la época difícil como semillas) (Soberón et al., 1991). La fenología de la comunidad vegetal es descrita cualitativamente en Rzedowski (1954). A finales de mayo muchas especies vegetales herbáceas reanudan su desarrollo, asimismo en el periodo de mayo a agosto aumenta el volumen total de la vegetación y la cantidad de organismos en reproducción. El máximo de la floración y fructificación se presenta de agosto a octubre (Valiente-Banuet & De Luna 1990). En octubre decrece la intensidad de la fotosíntesis, mientras que de noviembre a enero se reproducen muchas especies a pesar de que la actividad vegetativa se restringe prácticamente a leñosas y suculentas, los meses de febrero a mayo se caracterizan por un número muy reducido de formas activas en general, aunque la reproducción de los árboles coincide precisamente con esta época (Rzedowski, 1954). Esta fenología describe la presencia de una

marcada temporada de sequía que aunada a un sustrato pobre y muy poroso, determina una comunidad xérica (Soberón *et al.*, 1991).

SISTEMA DE ESTUDIO

Wigandia urens Ruiz & Pavón H.B.K. (Hydrophyllaceae) es una planta perenne y arbustiva que llega a medir hasta 6 m de altura, sus hojas son alternas de un largo de 5.5 cm a 50 cm y de 3.5 cm a 37 cm de ancho; sus flores están dispuestas en cimas escorpioideas terminales con corolas lila-blanquecinas a moradas, sus frutos son de tipo capsular con dehiscencia loculicida, con numerosas y pequeñas y semillas (Ochoa, 1985). Su distribución comprende Durango, San Luis Potosí, Sinaloa, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Morelos, Hidalgo, Puebla, Veracruz y Oaxaca además del Valle de México (Ochoa, 1976; 1985). Un caracter variable importante en la especie es su pubescencia, la cual varía tanto en tipo como en densidad, entre órganos, entre individuos e incluso estacionalmente en un mismo individuo (Ochoa, 1976; Cano-Santana, 1987). W. urens es una planta típica de vegetaciones sucesionales o secundarias enfrentándose por lo tanto, a ambientes cambiantes y la variación morfológica probablemente sea una respuesta que permita a la especie sobrevivir en lugares perturbados (Cano-Santana, 1987).

METODOS

Estimación de la densidad de tricomas urticantes

Para poder estimar la densidad de tricomas en el haz de hojas de W. urens se eligieron 103 hojas jóvenes en el campo. El criterio para elegir estas hojas era que éstas tuvieran el peciolo desarrollado de tal manera que a las horas del día con mayor radiación solar (13:00) la lámina de la hoja presentara una posición perpendicular a la incidencia de tal radiación. En cada una de ellas se ubicó en la zona central (considerando la vena central), una tarjeta de cartulina con una perforación de 1.41 cm², se usó líquido corrector (II DIXON) para resaltar la presencia de los tricomas urticantes y poder contar fácilmente los que se encontraban presentes en el área mencionada y se dibujó el borde de cada hoja para posteriormente medir el área en un medidor de áreas foliares DELTA-T mod. RS232C. Puesto que la distribución de estos tricomas en la hoja no es uniforme, a todas las hojas se les contó el número de tricomas urticantes presentes en el haz de toda la lámina foliar. Con los datos se realizó un análisis de regresión lineal para obtener la ecuación que permite estimar densidad de tricomas urticantes (D.T.) a partir del número obtenido del área de 1.41 cm², para ser usado en los registros en el campo.

Efecto del riego y la sombra sobre la densidad de tricomas

Experimento 1. Con el fin de conocer el efecto del riego y la sombra sobre la densidad de tricomas (D.T.) en las hojas de W.

urens se buscaron 20 individuos monopodiales de 20 a 30 cm de altura en un sitio plano abierto (es decir, expuesto al sol) y con alta densidad de plantas de ésta especie, dentro de la Reserva del Pedregal de San Angel cerca del Jardín Botánico Exterior, de modo que presentaran una exposición a la luz solar el mayor tiempo posible durante el día. El diseño experimental empleado para ello es un factorial de 2 X 2, cada factor con dos niveles correspondientes a presencia o ausencia de riego, y expuesto a la luz y sombra artificial. La unidad experimental consistió en la hoja nueva producida por cada planta. La hipótesis nula considera que no hay un cambio en la D.T. al aplicar sombra o riego.

La sombra se construyó con malla de alambre de 2 cm de diámetro y con ramas secas de manera que simulara el efecto de la sombra que producen los eucaliptos en los camellones de Ciudad Universitaria, de modo que a la hora crítica del día (12:00 a 13:00) ingresara aproximadamente el 38 % de la radiación fotosintéticamente activa (aprox. $386 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{seg}$). El riego se realizó diariamente a cada uno de los individuos bajo tratamiento con la cantidad de 5 l de agua, en un área de 50 cm de diámetro, que corresponde a 25.5 mm de precipitación, durante el período comprendido de febrero 13 de 1991 a mayo 11 de 1991, es decir, durante la temporada seca. Los registros de D.T. se realizaron cada siete días. Con los datos experimentales y procesados seguidos durante 7 semanas antes de que se presentara la primera lluvia se hicieron gráficas de D.T. con respecto al tiempo de tratamiento.

Experimento 2. Para conocer el efecto del riego sobre las

plantas mayores de 1 m se seleccionaron dentro del mismo sitio descrito anteriormente 10 individuos de 1.00 a 1.50 m de altura, dentro de cada individuo se marcaron 5 ramas al azar y se utilizó un diseño de 1 X 2 teniendo dos niveles de riego (presencia o ausencia), la unidad experimental consistió en la hoja nueva producida por cada brote. La hipótesis nula considera que no hay efecto del riego sobre la D.T. de cada hoja nueva producida.

Se regó a cada uno de los individuos bajo tratamiento de riego con 5 l de agua por día durante el periodo comprendido de febrero 18 de 1991 a mayo 11 de 1991, es decir, durante la temporada seca. Los registros de D.T. estimados mediante el método descrito anteriormente, se realizaron cada quince días.

El análisis del efecto del riego sobre la D.T. de plantas de 1.00 a 1.50 m se realizó mediante análisis de varianza usando el paquete estadístico GLIM 3.77, asumiendo como función de ligamiento la identidad y error normal (Zar, 1974; Healey, 1988). Con los datos analizados se hizo una gráfica de D.T. para cada tiempo con respecto a la D.T. original.

Variación estacional de la densidad de tricomas

Para llegar a conocer la variación estacional en la D.T. urticantes, se seleccionaron 30 plantas dentro de la Reserva del Pedregal de San Angel en un sitio con alta densidad de éstas, con una altura de 30 a 100 cm. En estas plantas se registraba la D.T. estimada mediante el método del área central, de la hoja más joven cada 30 días, durante el periodo comprendido de febrero de 1991 a

enero de 1992. En el registro de febrero se tomaron los datos de sólo 15 plantas. Los registros promedio de cada mes se correlacionaron (Zar, 1974) con los datos de precipitación acumulada y temperatura media obtenidos de la estación meteorológica del Colegio de Geografía de la Facultad de Filosofía y Letras de la U.N.A.M., localizada a un 1 Km del sitio de estudio y con los datos promediados se construyeron gráficas de D.T. promedio y precipitación mensual acumulada y temperatura media mensual para cada mes.

Patrones de variación en la densidad de tricomas

Para descubrir la posible existencia de patrones en la D.T. se llevaron a cabo dos censos de hojas jóvenes, en dos ambientes contrastantes y en dos estaciones del año. El primero durante la estación seca en los meses de febrero y marzo de 1991 y el segundo en la estación lluviosa en los meses de agosto y septiembre de 1991. Los ambientes elegidos fueron dos zonas abiertas dentro de la Reserva, cada sitio de 30 m x 20 m, caracterizadas por su elevada radiación fotosintéticamente activa (RFA) de las 12:00 a las 13:00 (1950 hasta 2440 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) y alta densidad de plantas de W. urens y dos sitios de la misma área caracterizados por presentar una alta densidad de eucaliptos que producen un efecto de sombra sobre las plantas vecinas presentes dentro del campus de Ciudad Universitaria con una RFA de 130 a 1090 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Para cada hoja joven registrada en el sitio se tomaron los siguientes datos:

- a) altura de la planta

b) altura de la hoja

c) número de yemas foliares producidas después de la hoja seleccionada, y

d) D.T. real, contando todos los tricomas del haz y midiendo el área foliar.

Los datos que nos proporcionaron estos censos fueron analizados mediante análisis de correlación múltiple (GLIM 3.77), utilizando la función de ligamiento identidad y error normal (Zar, 1974; Healey, 1988), para determinar la posible relación entre las variables enlistadas y la D.T., sin que ésta sea necesariamente de dependencia.

Variación diurna de la temperatura y transpiración foliar

Con el fin de conocer las temperaturas y tasas de transpiración que experimentan hojas hispidas y lisas a lo largo de un día soleado en dos ambientes contrastantes, se eligieron cuatro hojas sin tricomas urticantes (lisas) y cuatro con tricomas urticantes (hispidas) en diferentes individuos, tal que las hojas se encontraron de la siguiente manera:

- a) Dos hispidas en ambiente expuesto.
- b) Dos hispidas en ambiente sombreado.
- c) Dos lisas en ambiente expuesto.
- d) Dos lisas en ambiente sombreado.

Con un Porómetro LICOR-1600 se realizaron medidas de temperatura foliar y de la tasa de transpiración de las ocho hojas cada hora a partir de las 8:00 hasta las 15:00, el día 15 de marzo de 1992.

Adicionalmente se tomaron las temperaturas ambientales en ese periodo, así como la humedad relativa y RFA de cada sitio. Con los datos obtenidos se realizaron gráficas de transpiración y temperatura ambiente con respecto a la hora del día.

Relación entre transpiración y la densidad de tricomas

Para conocer si existen diferencias en la tasa de transpiración de las hojas en función de su D.T. en un sitio sombreado, se seleccionó un día de alta radiación solar así como la hora crítica (13:00) el día 17 de marzo de 1992 y usando el Porómetro LICOR-1600, se realizaron mediciones de temperatura del haz foliar, de la tasa de transpiración y de la RFA que afectaba a 50 hojas seleccionadas al azar, y categorizándolas como hojas con alta D.T. (>2), y baja D.T. (0 a 2), en una zona sombreada con alta densidad de plantas de W. urens. Se tomó como criterio que la hoja fuese joven, que tuviera una inclinación perpendicular a los rayos del sol. Estas hojas se cortaron y se les registró la D.T. real en laboratorio. Una vez obtenidos los datos se sometieron a un análisis de correlación (Zar, 1974) y se construyó una gráfica con los datos registrados.

RESULTADOS

Estimación de la densidad de tricomas urticantes

Del análisis de regresión para el cálculo de la D.T. a partir del número de tricomas contenido en el área de 1.41 cm^2 se encontró que la D.T. esperada está dada por la ecuación:

$$D.T. \text{ esperada} = D.T. \text{ estimada} * (0.458) + 1.54$$

donde D.T. estimada es el número de tricomas/ 1.41 cm^2 ($r^2 = 0.804$, g.l. = 101, $p < 0.01$).

Efecto del riego y la sombra sobre la densidad de tricomas

En la Tabla 1 se presentan los datos resumidos que se obtuvieron del experimento para probar si el riego y la sombra son factores que reducen la D.T., se puede observar que existe una variación en la D.T. registrada cada semana aún en el lote control. La pubescencia inicial de las plantas en todos los tratamientos fué de 5.89 a 5.94 tricomas/ cm^2 . En las hojas control la D.T. alcanzó un valor de 17.19 tricomas/ cm^2 en la semana 6, en tanto que, en las hojas de plantas sometidas a sombra y riego disminuyó a 3.49 tricomas/ cm^2 en la semana 5. Asimismo la pubescencia máxima alcanzada en las plantas de los tratamientos restantes durante el periodo de estudio, fué de 6.55 y 7.95 tricomas/ cm^2 en expuesto-riego y sombra-seco, respectivamente (ver Fig. 1).

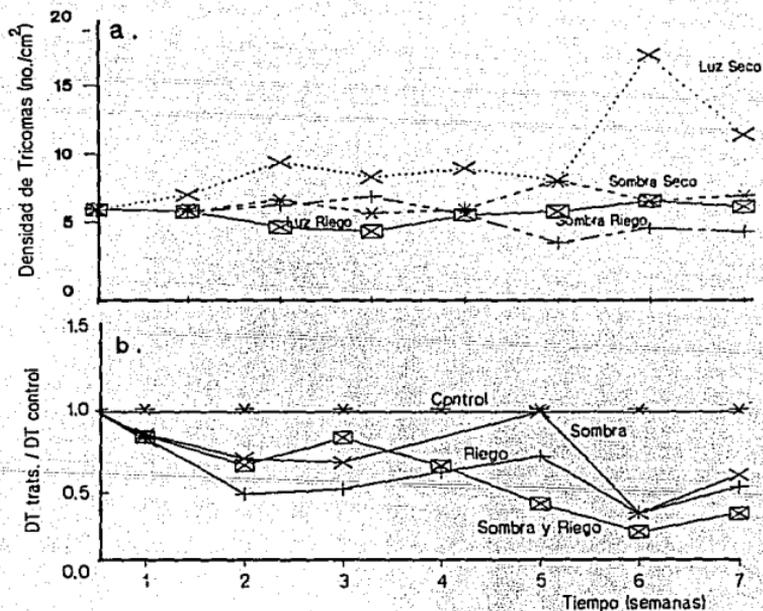


Fig. 1. Efecto del riego y la sombra sobre la Densidad de Tricomas urticantes en hojas de plantas menores de 1m de *Wigandia urens*.

a. Densidad de tricomas promedio en cada tratamiento.

b. Respuesta de tratamientos con respecto al control.

Tabla 1. Densidad de Tricomas en plantas de Wigandia urens sometidas a dos tratamientos de riego y a dos tratamientos de sombra en un experimento realizado en la época seca de 1991 en el Pedregal de San Angel.

| Densidad de Tricomas \pm E.E. (no/cm ²) | | | | |
|---|-------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| Tiempo semanas | Expuesto Seco* | Expuesto Riego | Sombra Seco | Sombra Riego |
| 0 | 5.94 (± 0.69) | 5.90 (± 0.68) | 5.94 (± 0.69) | 5.89 (± 0.69) |
| 1 | 6.98 (± 0.74) | 5.77 (± 0.68) | 5.95 (± 0.69) | 5.81 (± 0.44) |
| 2 | 9.40 (± 0.72) | 4.62 (± 0.19) | 6.16 (± 0.46) | 6.22 (± 0.63) |
| 3 | 8.29 (± 0.71) | 4.31 (± 0.28) | 5.64 (± 0.46) | 6.87 (± 0.78) |
| 4 | 8.89 (± 0.05) | 5.52 (± 0.90) | 5.88 (± 0.68) | 5.86 (± 0.70) |
| 5 | 8.07 (± 0.21) | 5.76 (± 0.29) | 7.95 (± 0.21) | 3.49 (± 0.77) |
| 6 | 17.19 (± 0.85) | 6.55 (± 0.19) | 6.47 (± 0.70) | 4.55 (± 0.62) |
| 7 | 11.42 (± 0.64) | 6.13 (± 0.8) | 6.92 (± 0.37) | 4.31 (± 0.30) |

*Control

Al realizar un análisis de varianza para los datos obtenidos se encontró que el riego ($F=25.63$, g.l.=1,182, $P<0.01$) y la sombra ($F=13.04$, g.l.=1,182, $P<0.01$) son factores ambientales que reducen de manera significativa la densidad de tricomas urticantes de Wigandia urens (Tabla 2).

Así mismo se encontró que las interacciones sombra X riego ($F=9.91$, g.l.=1,182, $P<0.01$) y sombra X tiempo ($F=3.90$, g.l.=1,182, $P<0.05$) son significativas. No se encontró efecto significativo de

la interacción riego X tiempo sobre la D.T. ($F=0.10$, g.l.=1,182, $P>0.05$). Al observar el cambio de la D.T. en el tiempo para los tratamientos suministrados a las plantas de 10 a 30 cm de longitud se observa que existe una respuesta diferencial, pero que ambos factores tanto la sombra como el riego actúan de manera significativa en el tiempo, reduciendo la pubescencia de las plantas de W. urens, incluso a la primer semana de tratamiento puede ya observarse un descenso en la D.T. de los tratamientos con respecto al control (Figs. 1a, b).

Al graficar la razón de los tratamientos con respecto al control puede observarse que a la primer semana de tratamiento existe respuesta en la D.T. de los diferentes tratamientos (Fig. 1b). Se puede observar que el tratamiento de sombra y riego es el que más difiere respecto al control hacia las 5 a 7 semanas. Además se pudo observar que en las plantas bajo tratamiento de riego se aumentó la producción foliar.

Efecto del riego sobre plantas mayores de 1 m

En la Fig. 2 se observa el efecto del riego sobre las plantas mayores de 1 m. Debido a que la D.T. promedio inicial fue diferente entre tratamientos (4.2 tricomas/cm² ± 0.3 para el control y 7.0 tricomas/cm² ± 0.5 para el lote bajo riego), se hicieron las comparaciones sobre la D.T. de cada tratamiento respecto a su D.T. inicial. La velocidad de decremento de la D.T. es mayor bajo riego (interacción riego X tiempo: $F=5.42$, g.l.=1,141, $P<0.01$), lo que indica que las pendientes de las líneas de la Fig. 2, son

diferentes significativamente, aunque no se observen diferencias evidentes en los primeros 28 días de tratamiento.

Tabla 2. Análisis de varianza que expone el efecto del riego y sombra artificial sobre la densidad de tricomas urticantes de *Wigandia urens* ($\chi^2=0.27$). Las interacciones de tres factores no se incluyen por no poder atribuirle una interpretación biológica.

| FUENTE | SC | gl | CM | F | P |
|---------------|--------|-----|-------|-------|-------|
| Riego | 197.6 | 1 | 197.6 | 25.63 | <0.01 |
| Sombra | 100.5 | 1 | 100.5 | 13.04 | <0.01 |
| Tiempo | 104.9 | 1 | 104.9 | 13.61 | <0.01 |
| Sombra*Riego | 76.4 | 1 | 76.4 | 9.91 | <0.01 |
| Sombra*Tiempo | 30.1 | 1 | 30.1 | 3.90 | <0.05 |
| Riego*Tiempo | 0.8 | 1 | 0.8 | 0.10 | >0.05 |
| Error | 1403.0 | 182 | 7.71 | | |
| Total | 1913.3 | 188 | | | |

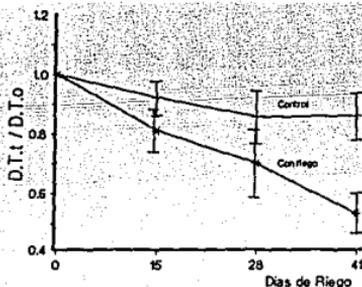


Fig. 2. Efecto del riego sobre la Densidad de Tricomas urticantes en hojas de plantas de *Wigandia urens* mayores de 1m.

Las barras denotan error estándar.

DTt=densidad de tricomas al tiempo t,

DTo=densidad de tricomas inicial para cada tratamiento.

Variación estacional de la densidad de tricomas

Existe una correlación inversa entre la precipitación mensual acumulada y la D.T. promedio de la población ($r=-0.295$, g.l.=341, $P<0.001$; Fig. 3). Sin embargo, la correlación entre la precipitación quincenal acumulada previa al registro de la pubescencia y la D.T. es mayor ($r=-0.366$, g.l.=341, $P<0.001$). El mes en que se presentó la máxima precipitación para el año de 1991 fue julio, sin embargo, la D.T. mínima se presentó en el mes de octubre, la cual no difiere significativamente de la de los meses de septiembre y noviembre, pero sí es claro que la D.T. de la población fue hasta cuatro veces mayor en el mes de marzo de ese mismo año, en el cual la precipitación fue de 0.0 mm (Fig. 3).

Por otro lado, se encontró una correlación inversa entre la temperatura media mensual y la D.T. ($r=-0.109$, g.l.=341, $P<0.001$) como se muestra en la Fig. 4, donde se observa también que la temperatura media máxima para ese año se presentó en el mes de junio, que corresponde a un valor bajo en la D.T. de la población y en los meses con bajos valores de temperatura media, se incrementa la D.T.

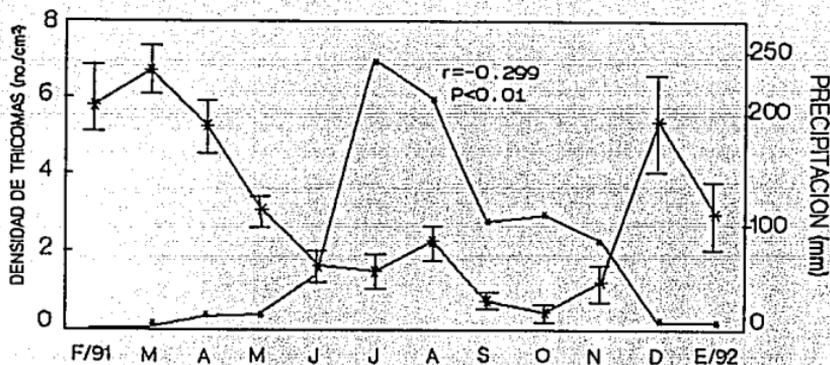


Fig. 3. Variación en la Densidad de Tricomas promedio de la población y la Precipitación Acumulada Mensual. Las barras denotan e.e.

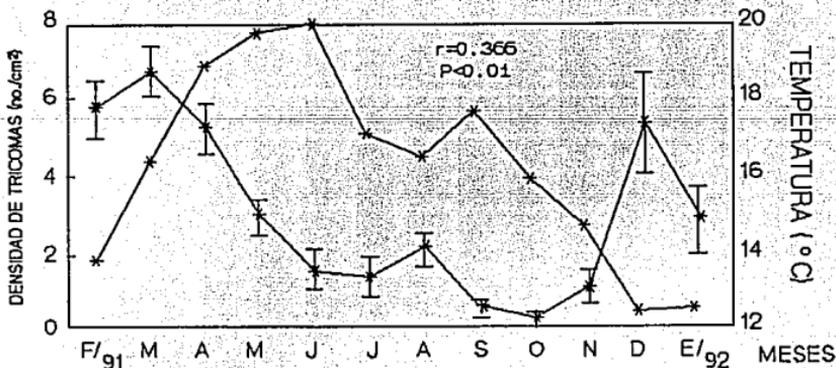


Fig. 4. Variación en la Densidad de Tricomas promedio de la población y la Temperatura Media Mensual. Las barras denotan e.e.

Patrones de variación en la densidad de tricomas urticantes

Existen patrones de variación de la D.T. con los siguientes factores medidos, expuestos en la Tabla 3. Los resultados indican que el ambiente donde se encuentren las plantas de Wigandia urens es un factor correlacionado significativamente con la D.T. urticantes presente en sus hojas ($F=156.14$, g.l.=1,730, $P<0.01$), las hojas de las plantas de ambientes sombreados tienden a presentar menores D.T. (2.8 ± 0.4 y 0.2 ± 0.1 tricomas/cm² en secas y lluvias, respectivamente; Fig. 5) que las de plantas en ambientes expuestos (8.7 ± 0.7 y 5.6 ± 0.6 tricomas/cm²). La época del año durante la cual las hojas son producidas es también un factor que determina qué tan pubescentes serán ($F=42.74$, g.l.=1,730, $P<0.01$) siendo la época seca durante la cual se produce mayor número de tricomas urticantes en las hojas (Fig. 5). La altura de la planta considerada para nuestros fines como un indicativo de edad, es otro factor que debe considerarse para la variación en la D.T., las plantas más jóvenes y, por tanto, de menor altura, tienden a presentar mayores D.T. que las plantas de alturas mayores ($F=32.19$, g.l.=1,730, $P<0.01$; Fig. 6), lo cual se observa con mayor claridad en las plantas del censo de los sitios expuestos en la época seca (Fig. 6a). Pocos puntos presentes que representan plantas altas con bajas D.T. permiten entrever esta correlación en las Figs. 6b (expuesto-lluvias) y 6d (lluvias-sombra). La altura a la que se encuentre la hoja es también determinante, ya que, al parecer las hojas que surgen de brotes basales tienen la tendencia a presentar mayores D.T. que las hojas de brotes superiores ($F=4.93$,

Patrones de variación en la densidad de tricomas urticantes

Existen patrones de variación de la D.T. con los siguientes factores medidos, expuestos en la Tabla 3. Los resultados indican que el ambiente donde se encuentran las plantas de *Wigandia urens* es un factor correlacionado significativamente con la D.T. urticantes presente en sus hojas ($F=156.14$, g.l.=1,730, $P<0.01$), las hojas de las plantas de ambientes sombreados tienden a presentar menores D.T. (2.8 ± 0.4 y 0.2 ± 0.1 tricomas/cm² en secas y lluvias, respectivamente; Fig. 5) que las de plantas en ambientes expuestos (8.7 ± 0.7 y 5.6 ± 0.6 tricomas/cm²). La época del año durante la cual las hojas son producidas es también un factor que determina qué tan pubescentes serán ($F=42.74$, g.l.=1,730, $P<0.01$) siendo la época seca durante la cual se produce mayor número de tricomas urticantes en las hojas (Fig. 5). La altura de la planta considerada para nuestros fines como un indicativo de edad, es otro factor que debe considerarse para la variación en la D.T., las plantas más jóvenes y, por tanto, de menor altura, tienden a presentar mayores D.T. que las plantas de alturas mayores ($F=32.19$, g.l.=1,730, $P<0.01$; Fig. 6), lo cual se observa con mayor claridad en las plantas del censo de los sitios expuestos en la época seca (Fig. 6a). Pocos puntos presentes que representan plantas altas con bajas D.T. permiten entrever esta correlación en las Figs. 6b (expuesto-lluvias) y 6d (lluvias-sombra). La altura a la que se encuentre la hoja es también determinante, ya que, al parecer las hojas que surgen de brotes basales tienen la tendencia a presentar mayores D.T. que las hojas de brotes superiores ($F=4.93$,

g.l.=1,730, $P<0.05$; Fig. 7), lo cual se observa de manera clara en los censos de expuesto-secas (Fig. 7a) y sombra-lluvia (Fig. 7d). Otro factor correlacionado con la D.T. es el número de yemas foliares presentes en el brote, ya que cuando hay mayor número de yemas producidas después de la hoja con el peciolo completamente desarrollado la hoja presenta mayor D.T., lo cual se observa evidentemente en el censo de plantas en los ambientes expuestos durante la temporada de secas ($F=8.02$, g.l.=1,730, $P<0.025$; Tablas 3 y 4). Se esperaba que el número de yemas foliares pudiera estar relacionado con la disponibilidad de agua, ya que al haber mayor agua disponible la D.T. podría disminuir. Los resultados obtenidos fueron contrarios a los esperados, por lo que el origen de esta tendencia no se puede explicar con la información que se tiene al momento. La interacción del ambiente X la altura de la planta es un factor que está determinando también el grado de pubescencia presente en las hojas de W. urens ($F=12.95$, g.l.=1,730, $P<0.01$). La interacción ambiente por altura de la planta nos indica que plantas de W. urens de la misma altura tendrán diferente D.T. dependiendo del ambiente donde se les encuentre, ya que cada uno de estos dos factores contribuye de manera diferente a la variación de la D.T.

Además al correlacionar cada uno de los factores mencionados con la D. T. se encontró que para cada época y cada ambiente habrá un factor que esté mejor correlacionado. En el caso de la época seca en ambiente con luz, la D.T. está correlacionada con la altura de la planta ($r=-0.428$, g.l.=148, $P<0.01$), con la altura a la que se encuentre la hoja ($r=-0.383$, g.l.=148, $P<0.01$), pero no con el

número de yemas foliares presentes en la rama ($r=0.126$, g.l.=148, $P>0.05$). De igual manera, para el ambiente sombreado en esa temporada, existe correlación entre la D.T. y la altura de la planta ($r=-0.244$, g.l.=184, $P<0.01$), la altura de la hoja ($r=-0.293$, g.l.=184, $P<0.01$), pero no con el número de yemas foliares ($r=0.023$, g.l.=184, $P>0.05$). En el caso de la época de lluvias en el ambiente con luz no existe correlación entre la D.T. y la altura de la planta ($r=-0.008$, g.l.=194, $P>0.05$), ni para la altura de la hoja ($r=-0.002$, g.l.=194, $P>0.05$), ni para el número de yemas foliares ($r=0.017$, g.l.=194, $P>0.05$), mientras que para el ambiente con sombra existe una correlación entre la D.T. y la altura de la planta ($r=-0.165$, g.l.=202, $P<0.025$), y para altura de la hoja ($r=-0.134$, g.l.=202, $P<0.05$) pero no existe correlación con el número de yemas foliares ($r=0.052$, g.l.=202, $P>0.05$) (Figs. 6 y 7, Tabla 3). Cabe destacar que en el análisis separado el número de yemas foliares no estuvo correlacionado con la D.T. en ninguno de los censos realizados.

Todos estos factores juntos, tal y como se estudiaron, explican sólo una parte del total de la variación ($r^2=0.27$). Pero se puede observar que el ambiente explica la mayor parte de dicha variación ($r^2=0.17$), la época explica un poco ($r^2=0.04$), la altura de la planta un poco menos ($r^2=0.03$) y los otros factores explican sólo el 1% de la variación cada uno. Por ello, se puede pensar que pueden existir otra u otras variables como condiciones del suelo, que pueden constituir una variable importante en la variación de la D.T. de las plantas de W. urens.

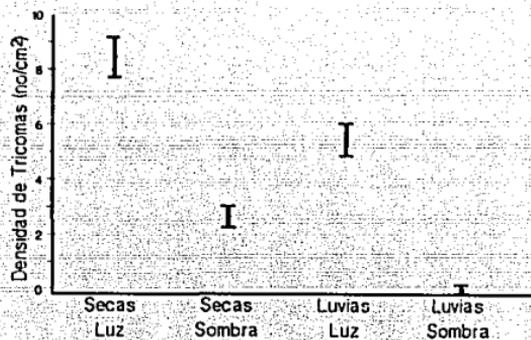


Fig. 5. Comparación de la Densidad de Trichomas en dos estaciones y dos tipos de ambiente. Las barras denotan e.e.

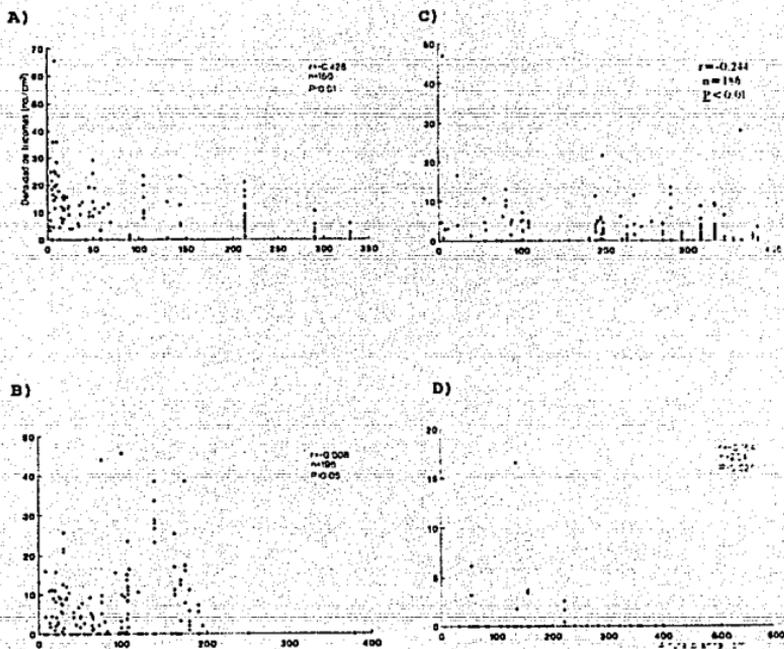


Fig. 6. Densidad de tricomas con respecto a la altura de las plantas en dos épocas y dos ambientes diferentes. A) Época seca, ambiente expuesto a la luz. B) Época lluviosa, ambiente expuesto a la luz. C) Época seca, ambiente sombreado. D) Época lluviosa ambiente sombreado.

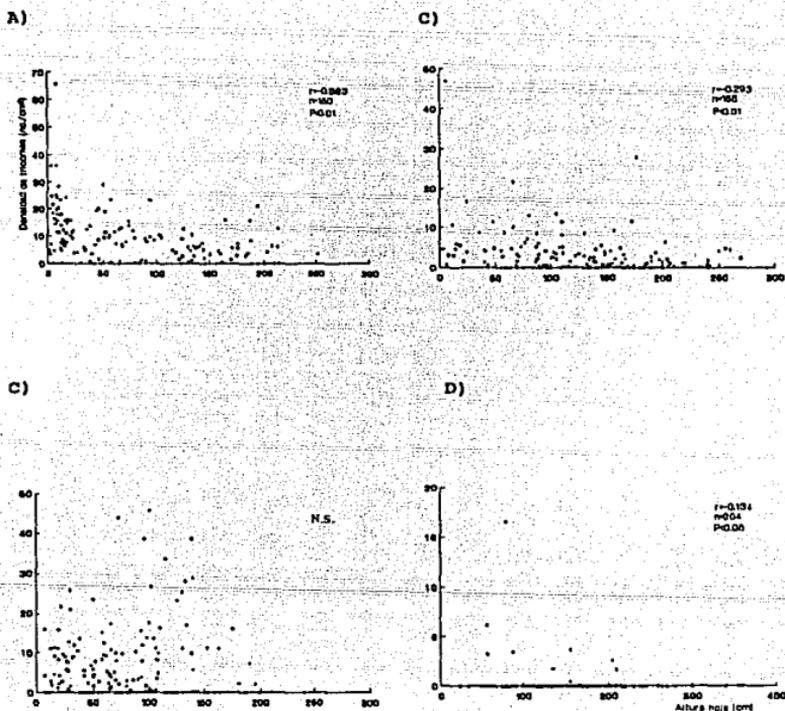


Fig. 7. Densidad de tricomas con respecto a la altura de la hoja en dos épocas y dos ambientes diferentes. A) Epoca seca, ambiente expuesto a la luz. B) Epoca lluviosa, ambiente expuesto a la luz. C) Epoca seca, ambiente sombreado. D) Epoca lluviosa, ambiente sombreado.

Tabla 3. Análisis de varianza que representa los factores que están correlacionados con la densidad de tricomas urticantes de las hojas de *Migandia urens* ($r^2=0.27$). Sólo se incluyen las interacciones significativas.

| FUENTE | SC | gl | CM | F | P |
|-----------------------------|-------|-----|-------|--------|--------|
| Ambiente | 6258 | 1 | 6258 | 156.14 | <0.01 |
| Epoca | 1713 | 1 | 1713 | 42.74 | <0.01 |
| Altura planta | 1290 | 1 | 1290 | 32.19 | <0.01 |
| No. de yemas | 321.6 | 1 | 321.6 | 8.02 | <0.025 |
| Altura hoja | 197.8 | 1 | 197.8 | 4.93 | <0.05 |
| Ambiente X Altura planta | 519.2 | 1 | 519.2 | 12.95 | <0.01 |
| Error | 29258 | 730 | 40.1 | | |
| Total | 39558 | 736 | | | |

Tabla 4. Relación entre Densidad de Tricomas promedio y Número de Yemas Foliare presentes en el brote en diferentes épocas y ambientes.

| EPOCA Ambiente | DT \pm E.E. (no./cm ²)* | | | |
|-------------------|---------------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|
| | NUMERO DE YEMAS FOLIARES | | | |
| | 0 | 1 | 2 | 3 |
| SECAS Luz | 7.286 ± 3.749 (n=3) | 8.065 ± 1.342 (n=50) | 9.674 ± 1.029 (n=72) | 11.378 ± 1.374 (n=18) |
| SECAS Sombra | 2.150 ± 1.030 (n=100) | 2.832 ± 0.599 (n=100) | 2.734 ± 0.377 (n=65) | N.D. |
| LLUVIAS Luz | 4.520 ± 3.219 (n=2) | 4.452 ± 0.659 (n=99) | 7.038 ± 1.078 (n=92) | 0.000 (n=1) |
| LLUVIAS Sombra | 0.359 ± 0.241 (n=19) | 0.963 ± 0.053 (n=143) | 0.435 ± 0.382 (n=43) | N.D. |

*N.D. denota ausencia de datos.

Densidad de tricomas y variación diurna en temperatura ambiente y en la transpiración

Al analizar la variación diurna de la transpiración en hojas hispidas y lisas de plantas de *W. urens* junto con la temperatura ambiente, se puede observar que en ambos tipos de hojas se reduce la transpiración conforme aumenta la temperatura (Figs. 8a y 8b). Se observa además que el error estándar en transpiración en hojas hispidas es mayor que en hojas lisas, hecho relacionado probablemente con las diferencias en la D.T. en las hojas hispidas. Además se puede observar que, en ambos ambientes, las hojas hispidas tienden a presentar menor tasa de transpiración que las hojas lisas a determinadas horas del día, a las 11:00 en el ambiente expuesto a la luz la tasa de transpiración de las hojas lisas es de $62.4 \pm e.e. 1.03 \mu\text{g H}_2\text{O cm}^{-2}\text{s}^{-1}$ mientras que para las hojas hispidas es de 54.2 ± 4.13 y para el ambiente sombreado a las 12:00 se tiene que las hojas lisas presentan una tasa de 63.0 ± 0.26 y las hispidas $48.8 \pm 2.56 \mu\text{g H}_2\text{O cm}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Relación entre transpiración y la densidad de tricomas urticantes

En la época seca (marzo de 1992), existe una correlación inversa significativa entre la D.T. que presente una hoja y su tasa de transpiración ($r = -0.281$, g.l.=48, $P < 0.05$) (Fig. 9), las hojas menos pubescentes alcanzan tasas transpiratorias de hasta $62.0 \mu\text{g H}_2\text{O cm}^{-2}\text{s}^{-1}$, mientras que el valor de la hoja más pubescente fué de $34.8 \mu\text{g H}_2\text{O cm}^{-2}\text{s}^{-1}$.

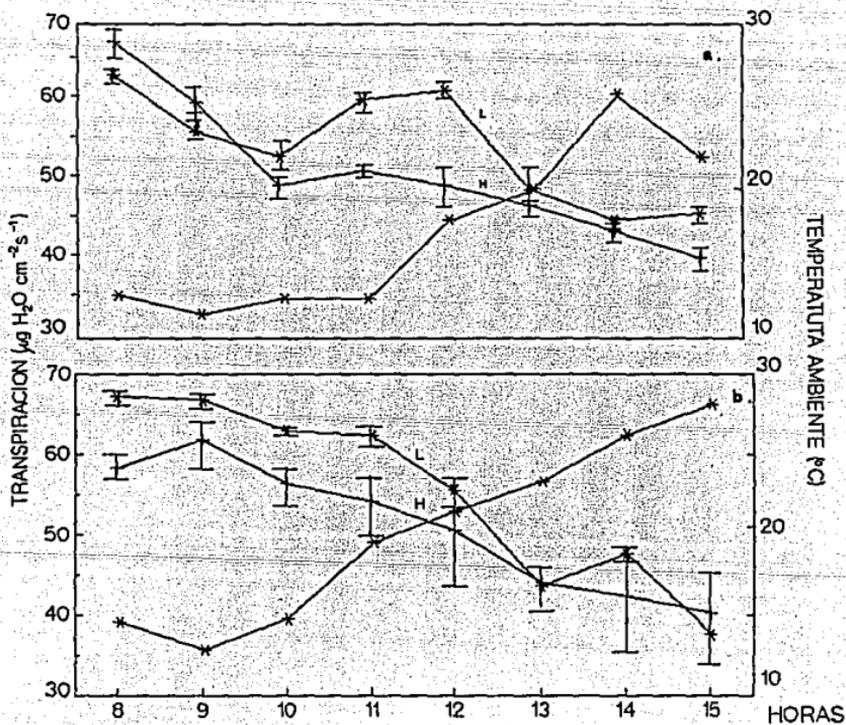


Fig. 8. Transpiración en hojas lisas (L) e hispidas (H) en dos ambientes diferentes. a. Ambiente sombreado. b. Ambiente expuesto a la luz. Las barras denotan e. e.

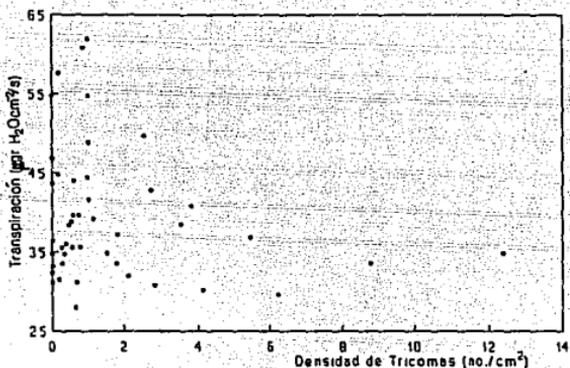


Fig. 9. Correlación entre transpiración y densidad de tricomas en hojas de *Wigandia urens* en un sitio sombreado ($r = -0.281$, $gl = 48$, $P < 0.05$). Aunque la correlación es significativa se observa que la tendencia no es lineal.

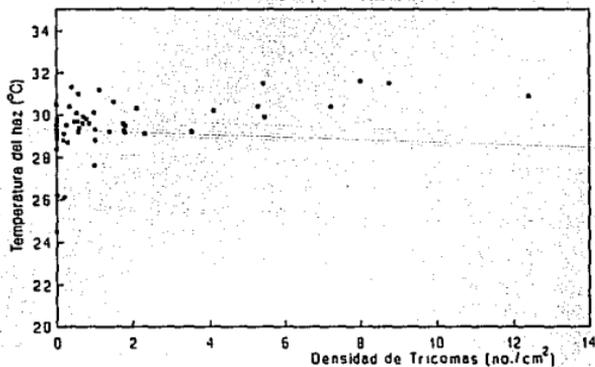


Fig. 10. Correlación entre temperatura foliar y densidad de tricomas en ambiente sombreado ($r = 0.353$, $gl = 48$, $P < 0.025$).

Relación entre temperatura foliar y densidad de tricomas

Por otro lado, estos mismos datos mostraron que las hojas con altas densidades de tricomas (>2 tricomas/cm²) varían menos en su temperatura que las hojas con bajas densidades de tricomas (<2 tricomas /cm²), las cuales tienden a cambiar su temperatura fácilmente (comparación de varianzas; $F=2.719$, g.l. 37, 18, $P<0.05$; Fig. 10).

Las temperaturas foliares de hojas lisas (con D.T.=0) van de 24 a 31°C mientras que las hojas hispidas (con D.T. >0) experimentan temperaturas foliares que van de los 26 a casi 32°C. Existe una correlación positiva significativa entre temperatura y la D.T. presente ($r=0.353$, g.l.=48, $P<0.025$), lo cual puede estar relacionado con que las hojas pubescentes se presentan en sitios con alta radiación (ver Fig. 11).

Relación entre radiación fotosintéticamente activa y densidad de tricomas

Existe también una correlación positiva significativa entre la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y la D.T. es decir, que donde existe mayor RFA las plantas de W. urens presentan mayores densidades de tricomas ($r=0.313$, g.l.=48, $P<0.05$), tomando en cuenta que estas mediciones se realizaron en un mismo ambiente y a la misma hora del día (Fig. 11).

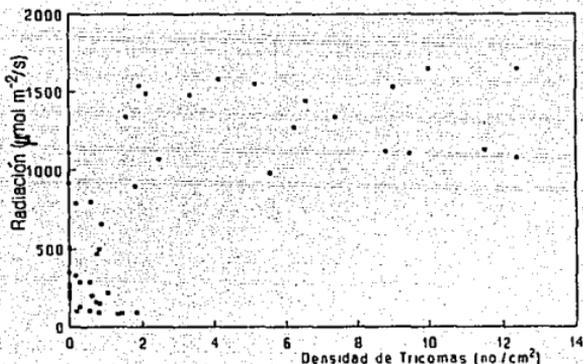


Fig. 11. Correlación entre radiación fotosintéticamente activa y Densidad de tricomas en ambiente sombreado ($r=0.313$, $gl=48$, $P<0.05$). A pesar de que la correlación es significativa, la tendencia parece no ser lineal.

Comparación de temperaturas foliares

No se encontraron diferencias significativas entre las temperaturas foliares que experimentan hojas hispidas y lisas en dos ambientes, sombreado y expuesto a la luz como se muestra en la Tabla 5.

Tabla 5. Comparación de la Temperatura foliar diurna promedio en hojas hispidas y lisas de W. urens en dos tipos de ambiente.

| Ambiente | Temperatura Promedio °C | | | |
|-----------|-------------------------|-------|-----------|-------|
| | Expuesto a la luz | | Sombreado | |
| Hora/Tipo | Hispida | Lisa | Hispida | Lisa |
| 8:00 | 13.60 | 13.16 | 13.60 | 13.20 |
| 9:00 | 15.65 | 15.30 | 15.40 | 15.75 |
| 10:00 | 18.10 | 18.45 | 17.15 | 17.75 |
| 11:00 | 19.15 | 19.75 | 20.65 | 21.30 |
| 12:00 | 21.35 | 21.75 | 22.55 | 23.00 |
| 13:00 | 23.25 | 23.05 | 24.25 | 23.85 |
| 14:00 | 26.40 | 25.10 | 26.00 | 23.85 |
| 15:00 | 24.65 | 23.70 | 25.65 | 26.00 |

Observaciones

En el trabajo de campo se presentaron ciertos factores que permiten hacer ciertas observaciones, Ochoa (1976) menciona que los tricomas urticantes son esparcidos en el haz y densos en el envés de la lámina foliar pero nuestras observaciones indican lo contrario, duplicándose en varias ocasiones el número en el haz con respecto al envés (373 casos observados), además, los tricomas urticantes se distribuyen preferencialmente en la zona basal de la hoja así como en las nervaduras.

Se observó también que con el riego se aumenta la producción foliar, ya que en los registros semanales de los experimentos durante la época seca, en las plantas sin riego, el número de muestra era inferior al de plantas bajo riego.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Al suministrar un tratamiento de riego o sombra se logra disminuir la densidad de tricomas urticantes en las hojas nuevas que se vayan produciendo. El riego y la sombra son dos factores que disminuyen significativamente la densidad de tricomas urticantes en las hojas de W. urens.

Existen patrones en la variación espacio-temporal de la pubescencia foliar de W. urens debido sobre todo a que el ambiente afecta la pubescencia. Una determinada disponibilidad de agua y nivel de temperatura determinan qué tan pubescentes serán las hojas, encontrándose las hojas más pubescentes en los ambientes con mayores niveles de radiación. Esto puede ser debido a que las hojas más pubescentes presentan una menor absorbancia de luz que podría convertirse en calor y representar un problema en actividades fisiológicas de la planta, lo cual ha sido demostrado que sucede en Encelia farinosa (Johnson, 1975; Ehleringer, 1982; Daubenmire, 1979; Ehleringer & Mooney, 1978; Ehleringer & Cook, 1990). Existe un patrón respecto a la época del año en que se estén produciendo las hojas que también involucra ciertas características de los factores físicos ya mencionados. Las hojas más pubescentes se producen durante la época seca, lo cual puede deberse a que los tricomas urticantes están funcionando como un mecanismo termorregulador para Wigandia urens, tal como ha sido sugerido para otras plantas (Johnson, 1975; Daubenmire, 1979; Ehleringer & Mooney, 1978; Ehleringer, 1982; Woodman & Fernandes 1991), ya que

los tricomas actúan como una barrera evapotranspirativa contra la pérdida de agua, siendo la época seca cuando su ocurrencia es mayor, confiriéndole ventajas a la planta en relación al ahorro de agua. Asimismo, W. urens presenta una variación estacional marcada en su D.T. (Figs. 3 y 4). La densidad de tricomas está correlacionada negativamente con la precipitación acumulada así como a la temperatura ambiental. La precipitación pluvial permite una recarga de agua al suelo que la hace disponible a las plantas. Al parecer, este factor permite a W. urens mantener sus hojas lisas frescas durante la temporada de lluvias. Sin embargo hay que considerar que la temporada seca, también es la más fría del año, y la que presenta las mayores variaciones diurnas en temperatura. Los tricomas urticantes que se desarrollan en las hojas de W. urens pueden servir adicionalmente como un amortiguador de estos cambios y como un protector contra el frío, tal como ha sido sugerido como papel de los tricomas en la literatura (Daubenmire, 1979; Turner & Kraner, 1980). Sin embargo son necesarios otros estudios que pongan a prueba éste último factor.

Existen patrones de variación intrapoblacional de la pubescencia. Se encontró que la edad (o altura) de la planta afecta la D.T. puesto que entre más joven es la planta más pubescentes serán sus hojas, lo cual puede estar relacionado con el hecho de que las plantas de mayor altura cuentan con raíces a una mayor profundidad, lo que, a su vez, incrementa la eficiencia de la planta para captar agua.

Se presenta un patrón de variación intraindividual con respecto

a la altura a la cual se estén produciendo las hojas. Las hojas que surgen de brotes a mayor altura tienden a ser menos pubescentes que las que surgen de ramas más cercanas a la base de la planta, sin embargo, para algunas hierbas ha sido reportado que las hojas de tallos superiores tienden a ser más pubescentes que las de tallos o yemas inferiores (Johnson, 1975). La mayor D.T. de las hojas de las ramas basales puede atribuirse a un mayor calentamiento debido al calor emitido por el sustrato, generalmente rocoso, típico de la Reserva del Pedregal. Esta hipótesis requiere, sin embargo, de estudios más detallados para su comprobación.

Además con el número de yemas foliares después de la hoja extendida, al hacer el análisis global se encontró que en las ramas donde se han producido menos hojas después de la hoja a la cual se le registró la pubescencia, tienen menor D.T. que las hojas de las ramas donde hay más yemas foliares, pero al hacer el análisis para cada época y ambiente, sólo en la época seca parece presentarse el patrón, aunque no hay en ningún censo, una correlación entre número de yemas y D.T. Probablemente esta variable es la más artificial de todas las que se utilizaron, ya que el régimen hídrico no solo está relacionado con el número de yemas foliares totalmente extendidas, sino con el número total de hojas y yemas (extendidas o no) que soporta un brote. En los experimentos, las plantas sometidas a riego presentaron una mayor producción foliar.

La presencia de tricomas urticantes en las hojas reduce las tasas de transpiración, las cuales presentan una variación diurna (Fig. 8). Asimismo, las hojas lisas o con D.T. muy bajas (0.1 a 2.0

tricomas/cm²) presentan altas variaciones en temperatura, tal como se ha visto en otras plantas (Daubentire, 1979). Sin embargo, en ambos tipos de hojas y tanto en ambiente sombreado como en ambiente con luz, se observa una tendencia a disminuir de las tasas de transpiración a las horas que se presenta mayor temperatura ambiental, lo cual puede atribuirse a cierre estomático, lo cual es consistente con las observaciones realizadas por algunos autores (Daubentire, 1979). Lo anterior sugiere que los tricomas urticantes pueden estar funcionando como una barrera contra pérdida de agua, teniendo en cuenta el hecho de que las hojas hispidas se presentan sobre todo en zonas con alta radiación fotosintéticamente activa, de modo que los tricomas urticantes de W. urens pueden estar jugando un papel importante como un mecanismo de termorregulación.

Los factores estudiados en el análisis de regresión múltiple explican sólo el 27% de la variación, lo cual indica que, para predecir la D.T. de las hojas de W. urens, es necesario conocer los niveles exactos de disponibilidad de agua, medida como potencial hídrico, y de radiación. Asimismo pueden estar involucradas otras variables asociadas con las condiciones y características del suelo.

Actualmente en la Reserva del Pedregal de San Angel, existen catorce especies de insectos herbívoros que utilizan a W. urens como alimento, existiendo diferentes grados de asentamiento y preferencia alimenticia de acuerdo con su pubescencia, siendo las hojas con tricomas urticantes más ricas en agua, Nitrógeno y Fósforo (Cano-Santana & Oyama, 1992a). Sin embargo, la época en la

cual se presentan las hojas más pubescentes no coincide con la época de alta densidad de los insectos que la utilizan (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana & Oyama, 1992a). Levin (1973) menciona que los tricomas urticantes en algunas especies de Hydrophyllaceae, Urticaceae, Euphorbiaceae y Loasaceae son efectivos disuasores de alimentación para grandes herbívoros. En Xalapa, Ver., el ganado ovino es alimentado con hojas lisas (sin tricomas urticantes) de W. urens (J. Domínguez-Aburto, com. pers.). Si este tipo de tricomas estuvieran funcionando como una defensa, esto nos sugiere que tanto las plantas más jóvenes (de menor altura), como los brotes basales, podrían estar mejor defendidos por el futuro aporte de Carbono que implicarían para la planta (Harper, 1989). No perdiendo de vista el hecho de que existen tricomas que pueden estar desempeñando una doble función (Woodman & Fernandes, 1991).

En conclusión, la presencia de tricomas urticantes en las hojas de W. urens, parece cumplir un papel termorregulador preponderante, debido a sus probables propiedades para reflejar la radiación solar y/o disipar el calor absorbido. La baja disponibilidad de agua puede ser el factor que provoca que los meristemos de ésta planta produzcan hojas hispidas, los cuales detectan ésta baja disponibilidad por las diferencias en el potencial hídrico (Ehleringer, 1982). En los ambientes sombreados, no se requiere reflejar la luz solar, sino incrementar la eficiencia de intercepción de luz para llevar a cabo la fotosíntesis, lo cual está aunado al hecho de que en esos ambientes la humedad es más alta y la radiación que se recibe es difusa por lo que la presencia

de tricomas urticantes puede ser dispensable.

Es importante reconocer mediante trabajo experimental aquellas características morfofisiológicas de las plantas que ayudan a resolver el dilema entre recibir altos niveles de radiación fotosintéticamente activa y evitar el sobrecalentamiento. Se requieren estudios que nos aporten mayores evidencias al respecto, como registros de propiedades como la reflectancia y absorbancia con el uso de instrumentos (esfera de integración) para verificar si existen diferencias en ellas, en función de la densidad de tricomas urticantes. No se observaron diferencias significativas en las temperaturas foliares de W. urens con diferentes grados de pubescencia, lo cual nos sugiere que existe un mecanismo alternativo a la transpiración para lograr tener la misma temperatura y éste es presentar tricomas urticantes, aunque es necesario hacer mediciones finas de temperaturas foliares internas, asimismo, es necesario explorar el papel que estos tricomas pudieran tener para evitar el enfriamiento de las hojas, puesto que la mayor pubescencia se presenta en la temporada seca, que es también la que presenta las temperaturas más frías.

BIBLIOGRAFIA

- Alvarez, S. F., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar y A. Valiente. 1988. Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Angel, Fac. Ciencias, UNAM.
- Alvin, K. L. 1987. Leaf anatomy of Androstachys johnsonii Prain and its functional significance. *Annals of Botany* 59:579-591.
- Bate-Smith, E. C. 1972. Attractants and repellents in higher plants. *Phytochemical Ecology*. Academic press, New York. In Levin, D. A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *Q. Rev. Biol.* 48 (1):3-15.
- Bate-Smith, E. C. & C. R. Metcalfe. 1957. In Levin, D. A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *Q. Rev. Biol.* 48 (1):3-15.
- Bermúdez, J. 1987. Rescate del Malpais de San Angel. *Ciencia y Tecnología*. México, 2:23-25.
- Broersma, D. B., R. L. Bernard & W. H. Lockmann. 1972. Some effects of soybean pubescence on populations of potato leafhopper. *J. Econ. Entomol.* 65:78-82.
- Cano-Santana, Z. 1987. Ecología de la relación entre Wigandia urens (Hydrophyllaceae) y sus herbívoros en el Pedregal de San Angel, D.F. (México). Tesis Profesional. Fac. Ciencias, UNAM, México.
- Cano-Santana, Z. & K. Oyama. 1992a. Variation in leaf trichomes and nutrients of Wigandia urens (Hydrophyllaceae) and its

- implications for herbivory. *Oecologia* 92:405-409.
- Cano-Santana, Z. & K. Oyama. 1992b. Trichomas foliares, calidad del alimento y eficiencias de alimentación y crecimiento de Lophoceramica pyrrrha. *Southwest. Entomol.* 17 (4):333-339.
- Cano-Santana, Z. & K. Oyama. 1993b. Crecimiento de Sphinx lugens Walk. (Lepidoptera: Sphingidae) bajo una dieta de hojas hispidas y lisas de Wigandia urens (Ruiz & Pavon) HBK (Hydrophyllaceae). *Folia Entomol. Mex.* 87 (en prensa).
- Cano-Santana, Z., C. Cordero & E. Ezcurra. 1992. Termorregulación y eficiencia de intercepción de luz en Opuntia pilifera Weber (Cactaceae). *Acta Bot. Mex.* 19:63-72.
- Davidson, D. W. 1989. Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. *Biotropica.* 21(1):64-73.
- Daubenmire, R. F. 1979. *Ecología vegetal. Tratado de autoecología de plantas.* Limusa, México. 496 p.
- Ehleringer, J. R. 1982. The influence of water stress and temperature on leaf pubescence development in Encelia farinosa. *Amer. J. Bot.* 69(5):670-675.
- Ehleringer, J. R. and H. A. Mooney. 1978. Leaf hairs: effects on physiological activity and adaptative value to a desert shrub. *Oecologia* 37:183-200.
- Ehleringer, J. R. & C. S. Cook. 1990. Characteristics of Encelia species differing in leaf reflectance and transpiration rate under common garden conditions. *Oecologia* 82:484-489.
- Esau, K. 1965. *Plant Anatomy.* John Willey & Sons, New York.

- Ezcurra, E., J. C. Gómez & J. Becerra. 1987. Diverging patterns of host use by phytophagous insects in relation to leaf pubescence in Arbutus xalapensis (Ericaceae). *Oecologia* 72: 479-480.
- Gilbert, L. 1971. Butterfly-plant coevolution: Has Passiflora adenopoda won the selectional race with Heliconine butterflies? *Science* 172:585-586.
- Gibson, R. W. 1971. Glandular hairs providing resistance to aphids in certain wild potato species. *Ann. Appl. Biol.* 68:113-119.
- Givnish, T. J. 1986. On the economy of plant form and function. Cambridge Univ. Press, Cambridge. p: 381-411.
- Givnish, T. J. & G. J. Vermeij, 1976. Sizes and shapes of liane leaves. *Amer. Nat.* 110:743-778.
- Godmaire, H. & C. Nalewajko. 1990. Structure and development of secretory trichomes on Myriophyllum spicatum L. *Aquatic Botany* 37:99-121.
- Gómez, J. L., E. Ezcurra y J. Becerra. 1986. Respuesta de una comunidad de insectos fitófagos a la pubescencia foliar en el "madroño", Arbutus xalapensis H.B.K. *Folia Ent. Mex.* 70:99-105.
- Harley, J. L. S. & A. J. Thorsteinson. 1967. The influence of plant chemicals on the feeding behavior, development and survival of the two-striped grasshopper, Melanopus bivittus (Say) Acrididae: Orthoptera. *Canad. J. Zool.* 45:305-318.
- Harper, J. L. 1989. The value of a leaf. *Oecologia (Berl.)* 80:53-

- Healey, M. J. R. 1988. GLIM an Introduction. Oxford Science Pub. Oxford Univ. Press.
- Hulley, P. E. 1988. Caterpillar attacks plant mechanical defence by mowing trichomes before feeding. *Ecol. Entom.* 13:239-241.
- Johnson, H. B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *Bot. Rev.* 41 (3):233-258.
- Koleff, O. P. 1991. Relaciones hídricas de las plantas. *Temas de Investigación y Posgrado 2* (1):15-34.
- Levin, D. A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *Q. Rev. Biol.* 48 (1):3-15.
- Luttage, U. 1971. Structure and function of plant glands. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22:23-44.
- Moreno, N. P. 1984. *Glosario botánico ilustrado*. Continental, México. INIREB. 300 pp.
- Nash, D. L. 1979. Hydrophyllaceae. In Gómez-Pompa, A. *et al.* *Flora de Veracruz*. 5. INIREB, Xalapa, Ver., México.
- Nobel, P. S. 1978. Surface temperatures of cacti-influences of environmental and morphological factors. *Ecology* 59:986-996.
- Nobel, P. S. 1980. Morphology, surface temperatures and northern limits of columnar cacti in the Sonoran desert. *Ecology* 61:1-17.
- Ochoa, G. S. 1976. La familia Hydrophyllaceae en el Valle de México. Tesis Profesional. Esc. Nal. Cien. Biol. IPN, México.
- Ochoa, G. S. 1985. Hydrophyllaceae. In Rzedowski, J. & G. C. Rzedowski. 1985. *Flora fanerogámica del Valle de México*.

Continental, México.

- Papp, M., J. Kolarov & A. Mesterhazy. 1992. Relation between pubescence of seedling and flag leaves of winter wheat and its significance in breeding resistance to cereal leaf beetle (Coleoptera: Crisomelidae). *Environ. Entomol.* 21 (4):700-705.
- Pelletier, Y. 1990. The effect of water stress and leaflet size on the density of trichomes and resistance to Colorado potato beetle larvae (Leptinotarsa decemlineata) Say in Solanum berthaultii Hawkes. *Can. Entomol.* 122 (11-12):1141-1147.
- Pillemer, E. A. & Tingey, W. M. 1976. Hooked trichomes: a physical plant barrier to a major agricultural pest. *Science* 193:482-484.
- Peos, F. W. 1929. Leafhopper injury to legumes. *J. Econ. Entomol.* 22:146-153. In Levin, D. A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *Q. Rev. Biol.* 48 (1):3-15.
- Pullin, A. S. & Gilbert, J. E. 1989. The stinging nettle, Urtica dioica, increases trichome density after herbivore and mechanical damage. *Oikos* 54:275-280.
- Quiring, D. T., P. R. Timmins and S. J. Park. 1992. Effect of variations in hooked trichome densities of Phaseolus vulgaris on longevity of Liriomyza trifolii (Diptera:Agromyzidae) adults. *Environ. Entomol.* 21 (6):1357-1361.
- Rathcke, B. J. & Poole, R. W. 1974. Coevolutionary Race continues: Butterfly larval adaptation to plant trichomes. *Science* 187:175-176.
- Richardson, H. H. 1943. The action of bean leaves against the

- bedbug. J. Econ. Entomol. 36:543-545. In Johnson, H. B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. Bot. Rev. 41 (3):233-258.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel. Ann. Esc. Nac. Cien. Biol., IPN, Méx. 3 (1-2):109-202.
- Rzedowski, J. 1983. Vegetación de México. Limusa, México. 432 pp.
- Rzedowski, J. & G. C. Rzedowski. 1985. Flora fanerogámica del Valle de México. Continental, México.
- Singht, B. B., H. H. Hadley & R. L. Bernard. 1971. Morphology of pubescence in soybeans and its relation to plant vigor. Crop. Sci. 11:13-16. In Levin, D. A. 1973. The role of trichomes in plant defense. Q. Rev. Biol. 48 (1):3-15.
- Soberón, J., M. C. Rosas & G. Jiménez. 1991. Ecología hipotética del Pedregal de San Angel. Ciencia y Desarrollo, México XVII (99):25-38.
- Snyder, J. C. and Hyatt, J. P. 1984. Influence of daylength on trichome densities and leaf volatiles of Lycopersicon species. Plant Sci. Letters 37:177-181.
- Thurston, R., W. T. Smith & B. F. Cooper. 1966. Alkaloid secretion by trichomes of Nicotiana species and resistance to aphids. Entomol. Exp. App. 9:428-432.
- Turner, N. C. & P. J. Kramer. 1980. Adaptation of plants to water and high temperature stress. Wiley-Interscience Pub. John Wiley & Sons, N. Y.
- Valiente-Banuet, A. & E. De Luna-García. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San

- Angel, México, D.F., Acta Botánica Mexicana, 9:13-30.
- Woodman, R. L. & Fernandes, W. 1991. Differential mechanical defense: herbivory, evapotranspiration, and leaf-hairs. Oikos 60:11-19.
- Woolley, J. T. 1964. Water relations of soybean leaf hairs. Agron. J. 56:569-571.
- Zar, J. H. 1974. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. N. J. 718 pp.