

46
201



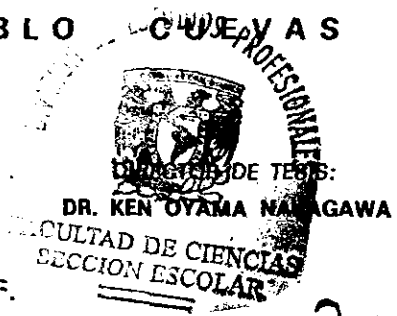
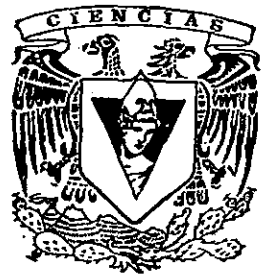
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"PATRONES LOCALES DE LA RIQUEZA DE ESPECIES
DE DOS GREMIOS DE INSECTOS EN LA ESTACION
DE BIOLOGIA CHAJUL EN LA SELVA LACANDONA,
CHIAPAS, MEXICO".



TESIS PROFESIONAL
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :
PABLO CUEVAS REYES



MEXICO, D. F.

1998

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

262934



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
P r e s e n t e

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: "PATRONES LOCALES DE LA RIQUEZA DE ESPECIES DE DOS GREMIOS DE INSECTOS EN LA ESTACION DE BIOLOGIA CHAJUL, EN LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS, MEXICO"

realizado por PABLO CUEVAS REYES

con número de cuenta 8623569-3 , pasante de la carrera de BIOLOGIA

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA

Propietario

DR. MIGUEL MARTINEZ RAMOS

Propietario

DR. ZENON CANO SANTANA

Suplente

DR. JUAN NUÑEZ FARFAN

Suplente

M. EN C. ALICIA CALLEJAS CHAVERO

Consejo Departamental de Biología

INDICE.	Página
AGRADECIMIENTOS	
RESUMEN	
PRESENTACION.....	1
INTRODUCCION.....	3
OBJETIVOS.....	24
MATERIALES Y METODOS.....	25
RESULTADOS.....	30
DISCUSION.....	71
CONCLUSIONES.....	80
LITERATURA CITADA.....	82
APENDICE A.....	89
APENDICE B.....	98
APENDICE C.....	101

AGRADECIMIENTOS

Me complace agradecer a todas las personas que en diferente medida contribuyeron a la realización de este trabajo. En primer lugar agradezco a mis queridísimos padres por el apoyo y sobre todo por su paciencia incondicional que me han demostrado *en todos estos años*.

Quiero agradecer de manera muy especial a mi queridísimo asesor de tesis el Dr. Ken Oyama N. por sus enseñanzas, apoyo y confianza, pero sobre todo por ser una persona tan abierta y comprensiva en todos los momentos difíciles que pase como estudiante y como persona lo largo de este trabajo.

A los sinodales Dr. Miguel Martínez Ramos, Dr. Zenón Cano Santana, Dr. Juan Nuñez Farfan y a la M.en C. Alicia Callejas Chavero por su atención , por sus valiosos comentarios, pero sobre todo por lo accesibles y buena onda que se portaron conmigo.

A mis queridos compañeros Miguel Pérez Pérez, Claudia Ramírez y Antonio González que sin ellos el reverendo trabajo de campo no hubiera sido posible.

A todos mis compañeros de nuestro exlaboratorio de Genética molecular y Evolución: Antonio González ("Banderas") por sus buenos comentarios pero sobre todo por el gran empujón que me dio para acabar este trabajo, Víctor Zarco ("Vicky") por los muy buenos momentos que me brindó y por la buena amistad, Alejandra Serrato por sus consejos y estrategias que aprendí de ella (no tiene apodo), Rosaura Luna (tan poco tiene apodo) por que desde que entre al laboratorio me apoyo y me dio ánimos para terminar mi tesis, Eneida Montesinos por los buenos y malos consejos que me brindó, Sofia Solorzano ("enojitos") por su gran apoyo y por sus tremendos regaños que me dió durante todo este tiempo.

A mi novia querida Adaliz que gracias a ella no me sature de la ciencia y por que siempre estuvo a mi lado en las buenas y en las malas.

A mis intrañables y bien ponderados amigos nocturnos Lucho, Dany, El "tepex", el guero de rancho (Nachito), mi cuñado "chavo" que siempre me sonsacaron a la vida nocturna les agradezco el apoyo y los buenos comentarios que siempre me dieron para culminar mi trabajo.

RESUMEN.

Con la finalidad de explorar algunos patrones de la riqueza de especies de insectos *formadores de agallas* y *minadores de hojas* en función de dos factores abióticos como la calidad del suelo en términos del contenido de nutrimentos y de la humedad relativa de la ambiente, se seleccionó como *sistema de estudio diez sitios con características diferentes* en la composición de especies de plantas y tipos de suelo en la selva Lacandona en el estado de Chiapas.

En este trabajo se evaluó el efecto de la calidad del suelo y la humedad relativa del ambiente sobre la riqueza de especies de insectos *formadores de agallas* y *minadores de hojas*. La primer hipótesis de este trabajo predice que la mayor riqueza y abundancia de especies de insectos *formadores de agallas* y *minadores de hojas* se presenta en sitios donde la calidad del suelo en términos del contenido de nutrimentos es menor, esta hipótesis esta basada principalmente en la idea de que las plantas que se desarrollan en suelos pobres en nutrimentos tienen niveles bajos de defensas, lo cual aumenta la probabilidad de colonización por parte de los insectos *formadores de agallas*. La segunda hipótesis predice una mayor riqueza y abundancia de insectos *formadores de agallas* y *minadores de hojas* en sitios de menor humedad, la cual se basa en la idea de que la *agalla* es una estructura *derivada de la adaptación a condiciones ambientales adversas* como la limitación de agua.

Se encontró un patrón general que muestra que en los sitios con menor calidad de suelo se presenta una *mayor riqueza de especies de insectos formadores de agallas*, en sitios con una mayor calidad de suelo se encontró la *mayor riqueza de especies de insectos minadores*. Otro patrón encontrado es que en sitios con menor *humedad*, la *abundancia de insectos formadores de agallas* es mayor. Para los insectos *minadores* este patrón aún es más consistente, ya que se encontró una *mayor riqueza y abundancia de especies* en sitios de menor *humedad*.

En conclusión, ambos factores determinan en diferente medida la *riqueza y abundancia de especies de ambos gremios de insectos*, aunque es importante recordar que factores bióticos como la *competencia y depredación* que en este trabajo no fueron evaluados son importantes para determinar la estructura de la comunidad de insectos *formadores de agallas y minadores de hojas*.

PRESENTACIÓN

Los insectos formadores de agallas y minadores de hojas constituyen una comunidad estructurada y compleja que mantienen relaciones estrechas tanto con sus plantas hospederas como con sus enemigos naturales (parasitoides). Se ha documentado que factores ecológicos tales como la competencia y la depredación tienen un efecto sobre la riqueza de especies de ambos gremios de insectos folívoros. De tal forma, también, es importante considerar los posibles efectos de los factores abióticos sobre la riqueza de especies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas en una comunidad determinada.

Algunos autores han encontrado patrones generales sobre la riqueza de especies de insectos formadores de agallas en diferentes ecosistemas a partir de estudios en gradientes latitudinales y altitudinales. Sin embargo, es importante considerar el papel de la heterogeneidad ambiental sobre la estructura de las comunidades de insectos formadores de agallas y minadores de hojas a nivel local y regional.

En esta tesis se examinó el papel que desempeñan dos factores abióticos sobre la riqueza de especies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas. Los factores que se analizaron fueron la calidad del suelo y la humedad relativa en sitios específicos y contrastantes en el interior de una selva alta húmeda. En particular, se pusieron a prueba dos hipótesis, la primera que predice que una mayor riqueza y abundancia de especies de insectos formadores de agallas e insectos minadores se presenta en sitios donde la calidad del suelo (en términos de nutrientes) es menor, y la segunda que predice una mayor riqueza y abundancia de especies de insectos formadores de agallas y minadores en sitios de menor humedad relativa.

Esta investigación se realizó en la Estación de Biología Chajul en la Selva Lacandona en el estado de Chiapas. En esta región, una de las características más aparentes es la gran heterogeneidad de la selva dominada por distintas especies vegetales.

Los sitios elegidos para este estudio, tienen la peculiaridad de presentar diferencias muy marcadas en la composición de especies de plantas y tipos de suelo (sitios inundables, lomeríos bajos, cársticos o de montaña, sabanas y aluviones).

En estos sitios se realizaron muestreos aleatorios de todas las especies de plantas con alturas de hasta dos metros (árboles y arbustos) que presentaron y que no presentaron

daños aparentes por insectos formadores de agallas y minadores de hojas, determinando la riqueza y abundancia de especies de ambos gremios de insectos.

INTRODUCCIÓN

Generalidades.

Los insectos folívoros exhiben varios grados de “encubrimiento” (“concealment”) los cuales afectan sus probabilidades de sobrevivencia (Cornell, 1990). Los ectófagos que se alimentan de tejidos externos de las hojas pueden estar más expuestos a ataques de sus enemigos naturales y estar sometidos a algunos procesos de desecación. Los endófagos que se alimentan del tejido mesófilo de las hojas son cubiertos al mismo tiempo por los tejidos de la hoja.

Entre los endófagos encontramos a los insectos minadores de hojas y los insectos que forman agallas. El hábitat entre ambos gremios de insectos es muy parecido en el sentido de que se alimentan de los tejidos y nutrimentos de sus plantas hospederas existiendo la diferencia en que unos tienen la capacidad de formar agallas. Los huevos de ambos gremios no están protegidos por las minas o las agallas (aunque si están cubiertos por los tejidos de la planta) y los adultos en general son de vida libre, algunas diferencias en la mortalidad se deben a la presencia o ausencia de las agallas (Cornell, 1990).

Las interacciones entre los gremios de insectos formadores de agallas e insectos minadores de hojas y sus plantas hospederas son uno de los componentes más conspicuos en las comunidades naturales (Weis y Walton, 1988). Una de las características más sobresalientes en este tipo de interacciones es el alto grado de especificidad entre los insectos y sus plantas hospederas (Cornell, 1990).

Los enemigos naturales son la mayor fuente de mortalidad tanto para insectos minadores como para insectos formadores de agallas. Los minadores son atacados por una mayor comunidad de parasitoides que los formadores de agallas y también comparten muchas especies de parasitoides, lo cual indica que los parasitoides pueden ser generalistas y que la tasa de mortalidad para este gremio es alta, mientras que los insectos agalleros son atacados por parasitoides especialistas (Cornell, 1990).

Por ejemplo, los parasitoides específicos que se encuentran asociados a avispas cinípidas formadoras de agallas y para el caso de los insectos minadores pertenecientes al género *Phyllonorycter* que incluyen tanto parasitoides específicos y polípagos (Askew, 1980).

Formación y desarrollo de la agalla.

La formación de agallas en las plantas representa un fenómeno específico y complejo. Muchas plantas responden a estímulos inducidos por insectos fitófagos, produciendo un crecimiento y un desarrollo anormal, resultando en muchos casos, en alteraciones metabólicas en los tejidos que culminan en la formación de una agalla (Ananthkrishan, 1984; Hartley, 1998). La formación de agallas es también llamada cecidogénesis, que involucra la interacción química entre el estímulo del insecto y la liberación de sustancias de las plantas resultando en la formación de una estructura (*e.g.*, la agalla) que permite el desarrollo adecuado (*e.g.*, maduración y reproducción) de los insectos pero que también puede considerarse como una respuesta defensiva de las plantas (Ananthkrishan, 1984).

Los mecanismos específicos involucrados en esta interacción química-ecológica no han sido claramente estudiados (Rosenthal y Janzen, 1979) aunque se considera que la respuesta específica de la planta es el resultado de un metabolismo alterado por la acción de un intruso que estimula químicamente provocando alteraciones celulares y metabólicas en el área de alimentación como resultado de la oviposición y alimentación. La sustancia activa en la secreción de la larva y de las hembras al ovipositar puede ser análoga a las auxinas de las plantas (Ananthkrishan, 1984).

La morfogénesis de las agallas ocurre comúnmente en lapsos cortos de tiempo durante el periodo de desarrollo de las partes de la planta; para los insectos, el fracaso de la oviposición durante este periodo puede disminuir las probabilidades de éxito de sus procesos reproductivos (Weis, 1988).

Este tipo de interacción entre insectos y plantas se ha considerado que involucra una serie de adaptaciones para ambos interactuantes. Las agallas proporcionan a los insectos un microclima favorable, dándoles un ambiente óptimo para llevar a cabo su desarrollo y reproducción, así como protección ante cambios climáticos y ataques de enemigos naturales (Ananthkrishan, 1984). En particular, Fernandes & Price (1988) sugieren que la formación de agallas se encuentra asociada a un estrés de agua, lo cual le confiere una ventaja adaptativa a los insectos debido a que les proporciona un ambiente sin limitaciones de agua para su desarrollo.

La presencia de los insectos formadores de agallas influye en el desarrollo de las plantas ya que desvían los recursos asignados para el crecimiento en la formación de las agallas (Ananthakrishan, 1984). Esto puede agudizarse en función de la actividad reproductiva de los insectos formadores de agallas. Sin embargo, existen pocos estudios experimentales que documenten el efecto directo de los insectos formadores de agallas en la adecuación de las plantas.

La alta dependencia de los insectos formadores de agallas con sus plantas hospederas pudo originarse como un medio de defensa de las plantas “restringiendo” a los insectos a desarrollarse dentro de las agallas. La última defensa de la planta contra un formador de agallas obligado es no activarse y no encapsular al insecto (Fernandes y Price, 1988). A su vez, los insectos probablemente desarrollaron la habilidad de formar agallas para realzar su adecuación.

En síntesis, este tipo de interacción resulta en varios beneficios para los insectos con la formación de la agalla tales como alimentación, protección ante depredadores, desecación y refugio para la reproducción. Sin embargo, para las plantas, esta interacción origina costos fisiológicos en el desarrollo de sus órganos, en los recursos asignados a la defensa química, a las pérdidas de sustancias esenciales y a cambios en la dirección del crecimiento.

El crecimiento de una planta puede ser regulado por los insectos formadores de agallas y extenderse a controlar la composición química de los tejidos donde se encuentra la agalla (Hartley, 1998). Por ejemplo, muchas especies de avispas de la familia Cynipidae regulan el crecimiento de sus plantas hospederas del género *Quercus*, en donde inicialmente las agallas formadas pueden ser el resultado de una reacción defensiva por parte de la planta, pero en el curso de su desarrollo subsecuente es controlado por estas avispas, modificando el crecimiento de la planta en la producción de agallas (Ananthakrishan, 1984; Fernandes y Price, 1988).

Experimentos en donde se han utilizado indicadores radioactivos muestran que algunos psílidos formadores de agallas inyectan saliva dentro de las plantas donde estos se alimentan. Esta saliva, en especies como *Trioza apicalis* y *Psylla pyricola* puede ser trasladada en la planta (Williams & Benson, 1966). Existe una pequeña porción de la saliva

inyectada que estimula la formación de la agalla, pero la naturaleza exacta del componente de la saliva que induce la *cecidogénesis* no es conocida.

En las avispas cinípidas, las agallas pueden ser formadas sobre raíces, tallos, hojas, yemas o partes de la flor. Estas se pueden originar por un estímulo del ovipositor y por una irrigación causada por secreciones producidas por la hembra durante la oviposición, induciendo la formación de la agalla. Las larvas de las avispas que emergen de los huevos producen secreciones que actúan sobre el tejido de la planta produciendo hipertrofia e hiperplasia resultando en la producción de un tipo específico de agalla para cada especie de avispa (Ananthakrishan, 1984).

La formación de las agallas es considerada también como una adaptación para la explotación de los tejidos nutricionales de las plantas debido a la formación de una zona celular nutritiva bien determinada en la agalla (que presenta altos contenidos de nitrógeno soluble, azúcares y aminoácidos), cada zona forma parches aislados de células organizadas alrededor de las agallas como en el caso de algunos insectos cecidómidos y cinípidos (Ananthakrishan, 1984).

El hecho de encontrar una mayor cantidad de nutrimentos y menores cantidades de metabolitos secundarios en estas zonas, ha permitido formular la hipótesis nutricional para la naturaleza adaptativa de las agallas, la cual propone mayores ventajas para los insectos agalleros (en comparación con otros herbívoros) debido a la alta calidad del alimento encontrado en la zona de la agalla (Price et al. 1986. 1987; Harley, 1998).

En el caso de los áfidos, la formación de la agalla les confiere otras ventajas, debido a que poseen ciclos de vida muy complejos y no utilizan a la agalla como una estructura que les proporcione nutrición y protección sino solamente como un incubador reproductivo en donde cada genotipo es multiplicado partenogenéticamente. Estas características junto con la compleja interacción que mantienen con las plantas involucran la producción de agallas.

En la gran mayoría de las especies de la superfamilia Coccoidea, la formación de las agallas aparentemente se inicia con el establecimiento del primer estado larval. La formación de la agalla es iniciada y mantenida por secreciones salivales. Una vez iniciada la formación de la agalla, las hembras pasan toda su vida dentro de la agalla, en contraste, los machos maduros dejan sus agallas y buscan hembras receptivas produciendo agallas

separadas. Las agallas de los machos son generalmente más pequeñas que las agallas de hembras (Ananthkrishnan, 1984).

Morfología de agallas.

Se ha podido determinar que existen distintos tipos de agallas en diferentes grupos de insectos, así como diferencias en su anatomía y desarrollo morfológico. En áfidos se han descrito formas elongadas, globulares, ramificadas y cónicas, encontrándose desde un solo áfido por agalla (familia Phylloxeridae) hasta más de cien áfidos por agalla (Adelgidae). En los psílidos (Homoptera) las agallas forman hoyos profundos y depresiones cóncavas en la lámina de las hojas, formas esféricas o cóncavas en los tallos (Ananthkrishnan, 1984). En los cococcideos (Homoptera) existen agallas con formas alargadas, cilíndricas, tubulares, circulares o esféricas y de paredes rígidas y lisas (Bearsley, 1982).

Cada tipo de morfoagalla representa a una especie diferente de insecto siempre y cuando se encuentren localizadas en un sólo órgano de la planta hospedera (Ananthkrishnan, 1984; Hartley, 1998). Sin embargo, algunos insectos formadores de agallas presentan heterogonia o alternancia de generaciones desarrollando la fase unisexual y bisexual en diferentes órganos de la planta teniendo como resultado dos formas de agallas diferentes.

Un ejemplo clásico de esto es en *Biorrhiza pallida* sobre una especie del género *Quercus*, donde la generación bisexual se forma en las yemas, alternando con la generación unisexual con agallas en las raíces (Ananthkrishnan, 1984).

Otro caso similar pasa en algunos miembros de la familia Cynipidae como *Dipholepis* spp. que forman agallas en *Quercus-folii* (Linn.), la generación bisexual esta representada por agallas en las hojas, y en cada generación, las agallas de las generaciones uni y bisexuales son morfológicamente diferentes (Ananthkrishnan, 1984).

Dodson y George (1986) encontraron que una mosca perteneciente a la familia Tephritidae forma agallas en dos subespecies de *Chysothamnus nauseosus* (Compositae). Se percataron de la existencia de dos formas diferentes de agallas en donde los adultos que emergen de éstas presentan diferencias morfológicas. Mediante análisis electroforéticos determinaron que existe flujo de un gen entre estas y junto con otros parámetros (preferencia de hospedero e historias de vida) concluyeron que los dos tipos de insectos se

trataban de especies diferentes, lo cual sugiere algunas implicaciones evolutivas tales como una posible divergencia evolutiva entre estos procesos de especiación.

En muchos áfidos se ha determinado que la formación de las agallas es específica y que cada especie produce diferentes tipos de agallas sobre su planta hospedera (Koach y Wool, 1977), lo cual se puede generalizar para los distintos grupos de insectos formadores de agallas (Ananthkrishnan, 1984).

Existen casos donde algunas especies de insectos formadores de agallas atacan a la misma especie de planta, en cada caso, los tejidos de la planta se reorganizan produciendo agallas estructuralmente diferentes (específicas para cada especie de insecto) (Hartley, 1998).

Ecología de los insectos agalleros.

La colonización y el establecimiento de los insectos formadores de agallas depende de una serie de factores ecológicos como la heterogeneidad de un hábitat, que es una característica visible en los ambientes naturales, el contenido de poblaciones animales y vegetales persiste en un tipo de mosaico de sitios ocupados y no ocupados. Los parches ocupados en una área pueden ser sitios en donde la inmigración, reproducción local y sobrevivencia sean los suficientes como para superar las emigraciones y presiones de extinción. Este balance positivo está influenciado por diferentes factores en donde se incluyen los recursos, interacciones con otras especies, disponibilidad de propagación y el potencial de colonización para las poblaciones (Washburn, 1981).

El grado de especialización que existe entre el gremio de los insectos formadores de agallas y sus plantas hospederas se refleja en las características que presentan sus ciclos e historias de vida, así como la sincronización entre el crecimiento de las partes de la planta con el tiempo de emergencia de los insectos adultos, la oviposición, salida de larvas y el tiempo de aparición de los insectos agalleros (Ananthkrishnan, 1984), la fisiología de la morfogénesis de la agalla requiere de que los insectos estimulen los tejidos indiferenciados de la planta, que estén presente solo en determinado tiempo durante cierta estación, que exista un nivel fuerte de sincronía entre el huésped y la fenología de la formación de la agalla (Weis, 1988).

En el caso de los ciclos de vida de los diferentes grupos de insectos formadores de agallas encontramos ciertas variantes, las cuales les han permitido mantener esa especialización sobre las plantas hospederas.

En muchos insectos de la familia Coccoidea la formación de la agalla es iniciada por el primer estadio larval, las hembras usualmente dedican toda su vida a la agalla, mientras que los machos maduros tienen que salirse de estas y buscar hembras receptoras. En todos los Coccoidea la fase de dispersión del ciclo de vida es primeramente la maduración de la larva, las cuales son dispersadas por corrientes de aire, lo que les permite viajar de una planta a otra y al mismo tiempo recorrer distancias grandes (Beardsley y González, 1975).

Otra variante en el ciclo de vida de los insectos formadores de agallas se puede encontrar en las avispas de la familia Cynipidae que presentan una alternancia de generaciones o heterogonia, la cual consiste en tener una generación sexual de machos y hembras alternada con una generación agámica formada sólo por hembras. Su ciclo de vida involucra dos tipos de hembras que difieren considerablemente no sólo en su modo de reproducción sino en su morfología y tipos de agallas formadas. La alternancia de generaciones es un fenómeno asociado a la especialización que mantienen las avispas formadoras de agallas con sus plantas hospederas específicas. En particular, encontramos que los cinípidos de los encinos son los más complejos debido a que involucran especies bisexuales univoltinas y bivoltinas, especies unisexuales univoltinas y bivoltinas, especies heterogónicas y partenogenéticas (Ananthakrishnan, 1984), existiendo una tendencia entre los insectos formadores de agallas hacia historias de vida univoltinas (Weis, 1988).

Otro factor importante en la ecología de los insectos formadores de agallas es el éxito en la oviposición de las hembras, debido a que la utilización de las plantas por parte de los insectos agalleros involucra el que la planta tiene que ser reconocida y aceptada por la hembra para ovipositar y alimentarse. Además, el hospedero tiene que ser apropiado para el desarrollo y reproducción de los individuos. La resistencia y defensa de las plantas hacia el herbívoro puede ser exitosa si cualquiera de estos dos puntos fracasa (Craig et al., 1989).

El suministro de recursos para la planta hospedera puede afectar la preferencia de oviposición y el funcionamiento diferencial de las larvas en diferentes genotipos de la planta (Horner, 1992) ya que existe un gran número de características de la planta que

pueden afectar la sobrevivencia y desarrollo de las larvas. Estas incluyen atributos como el contenido de agua, defensas químicas, contenido de nutrimentos como nitrógeno (Hare, 1992), presencia de feromonas como reductores de la digestibilidad que pueden ejercer efectos subletales deteriorando el crecimiento y disminuyendo la resistencia a enfermedades y reduciendo la fecundidad de los insectos (Price et al. 1980).

Las características de la calidad de la planta hospedera son consecuencia de la interacción genotipo de la planta y el ambiente físico en el que se desarrolla, lo cual puede influir en la composición química de la planta (Hare, 1992).

Algunos estudios han demostrado que la preferencia de un hábitat por parte de los insectos formadores de agallas se basa en la calidad de la planta hospedera (e.g. contenido de nitrógeno, fenoles, azúcares), el número de hojas que presenta la planta y en el tamaño de las mismas. En hojas grandes se ha encontrado que el número de abortos es mínimo y que el éxito de emergencia de adultos es elevado (Weis y Walton, 1988).

En áfidos como *Pemphigus betae* se encontró que no inducen azarosamente la formación de agallas en las hojas de sus plantas hospederas (*Populus augustifolia*), sino que el número de la progenie, el desarrollo y la maduración de la misma está correlacionado positivamente con el tamaño y la maduración de las hojas, existiendo un gradiente de concentración de fenoles (glucósidos y flavonoides). Al parecer estos gradientes de concentración de fenoles juegan un papel importante en la selección del microhábitat por parte de los insectos formadores de agallas debido a que se ha detectado que el contenido de fenoles en una planta está correlacionado con la resistencia ante ataques de insectos formadores de agallas y correlacionado negativamente con la sobrevivencia, lo cual puede sugerir que el contenido de niveles altos de fenoles en el hospedero puede ser una defensa contra los agalleros (Zucker, 1982; Hartley, 1998).

Otro aspecto importante en la ecología de los insectos formadores de agallas es el papel que desempeñan los niveles tróficos superiores e inferiores debido a que la mayor parte de la mortalidad de los insectos formadores de agallas se debe a la presencia de insectos parasitoides, depredadores como vertebrados (e.g. aves) y algunos hongos (Carroll, 1988; Price, 1991). Justamente los insectos formadores de agallas son especialistas a sus plantas hospederas, de igual forma los parasitoides tienden a ser especialistas sobre ellos (Washburn, 1981).

Los parasitoides pueden encontrar a sus hospederos mediante la acción de feromonas (e.g. kairomonas), las cuales se incorporan en los olores corporales de los herbívoros (Price, 1986)

Taper-Case (1987) sugieren que los taninos pueden ayudar a defender a la larva de los hiperparásitos, herbívoros, patógenos, o alguna combinación de estos factores.

Otro componente importante que influye sobre la riqueza de especies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas es el número de especies de plantas hospederas encontradas en la comunidad, lo cual puede estar asociado a la composición del suelo en donde se desarrollen estas plantas hospederas.

Para la mayoría de los autores los componentes del suelo están fuertemente relacionados con la diversidad de especies de plantas (Clinebell et al., 1995) y particularmente con la estructura y composición del bosque tropical lluvioso (Siebe et al. en prensa), aunque existe la idea de que estos componentes del suelo son importantes en forma secundaria para explicar la riqueza de especies (Huston, 1980).

En relación a los nutrientes del suelo, estos tienen un efecto sobre el crecimiento (arquitectura) de las plantas y sobre la abundancia de algunos insectos; en plantas que se desarrollan en suelos con una mayor cantidad de nutrientes se ha encontrado una mayor abundancia de insectos (e.g. especies del género *Phyllocolpa* (Tenthredinidae). Aunque en otros grupos como ácaros se ha encontrado una mayor abundancia en plantas que crecen en situaciones de estrés de nutrientes en el suelo (Orían & Fritz, 1996), por lo que no hay un patrón consistente en cuanto a la relación entre los nutrientes del suelo y la diversidad de especies de insectos formadores de agallas.

De tal forma, es posible que las especies de plantas que se desarrollan en suelos con niveles bajos de nutrientes (e.g. esclerófilas) tengan pocas sustancias nutritivas debido a que los recursos necesarios para su desarrollo son limitados, este tipo de plantas tienen ciertas adaptaciones para almacenar los nutrientes tales como el desarrollo de hojas con una longevidad amplia. Los nutrientes son concentrados en los tejidos de hojas que presentan agallas y se compensan con los niveles bajos de las demás hojas que no tienen agallas (Price, 1991).

En especies de plantas cuya concentración de nutrimentos es elevada, los nutrimentos se convierten en tóxicos para los insectos formadores de agallas, por lo que la colonización y sobrevivencia a este tipo de hospederos es bloqueada por los compuestos secundarios (Carrol, 1988). A pesar de esto, los insectos agalleros pueden ser capaces de evitar las defensas de las plantas y obtener un recurso alimenticio no tóxico y un hábitat que les confiera protección ante patógenos y el medio ambiente (Price, 1991).

Aunado a esto, la variación genotípica de las plantas también desempeña un papel importante para regular la abundancia de insectos herbívoros tanto en plantas de cosecha como en sistemas naturales. Sin embargo un punto contrastante es el de que factores abióticos como el clima u otras variables ambientales determinan en gran medida la abundancia de insectos formadores de agallas y la calidad del hospedero.

Stiling y Rossi (1996) en un estudio experimental encuentran que existe un efecto significativo del ambiente sobre la abundancia y mortalidad de insectos formadores de agallas; un efecto genético sobre la abundancia y mortalidad de los mismos y un efecto significativo en la interacción genotipo-ambiente. Los efectos del ambiente son usualmente más fuertes que el efecto del genotipo y en los sitios donde se encontró la mayor abundancia de agallas encontró niveles más altos de nitrógeno, tallos más grandes y agallas más grandes. Las agallas más grandes tienen menos parasitismo por que las especies de parasitoides más comunes son pequeñas y excluidos en su mayoría por las agallas grandes.

Otro factor importante que puede determinar la estructura de la comunidad de los insectos formadores de agallas es la presencia de humedad relativa en el ambiente, ya que Fernandes y Price. (1992) encuentran una correlación entre los hábitats húmedos y las poblaciones de insectos formadores de agallas, ellos sugieren que el tamaño de la población para la mayoría de los taxa de insectos agalleros es significativamente más grande en hábitats xéricos que en hábitats mésicos, encontrando que la abundancia de insectos agalleros en estos hábitats se debe principalmente a factores como la mortalidad y sobrevivencia que es significativamente mayor en poblaciones que habitan en sitios mésicos que en sitios xéricos

Finalmente podemos mencionar que tanto las propiedades de la planta, la arquitectura desarrollada (complejidad estructural), el nivel taxonómico y la distribución

geográfica de las plantas hospederas pueden ser otras de las características importantes que pueden influir sobre las comunidades de insectos.

Las propiedades de la planta pueden ser básicas para la estructura de la comunidad de insectos agalleros, es por eso que la diversidad de especies depende de los sitios de "reacción" (formación de la agalla) y factores indirectos como el clima que pueden alterar estos sitios y modificar la estructura de la comunidad de insectos formadores de agallas (Weis, 1988).

Riqueza de especies de insectos formadores de agallas.

Los insectos formadores de agallas pueden diversificarse en ambientes con limitaciones de agua. La riqueza de especies de insectos formadores de agallas aparentemente es mayor conforme aumenta la falta de agua en el ambiente (Price et al., 1991).

El incremento de la diversidad de especies con el decremento latitudinal está bien establecido en muchos grupos de organismos (e.g. el número de especies de hormigas se incrementa desde parte de Alaska habiendo siete especies hasta Trinidad donde encontramos 134 especies (Price et al., 1991).

La riqueza de especies de insectos formadores de agallas sobre árboles, arbustos y hierbas se incrementa conforme existe un decremento latitudinal. (Fernandes y Price, 1988).

Para sitios tropicales la riqueza de especies de insectos formadores de agallas se incrementa conforme existe un decremento altitudinal (Price et al., 1991).

En sitios templados se ha encontrado una mayor riqueza de especies de insectos formadores de agallas (en relación a la humedad encontrada en el ambiente) en sitios xéricos y menor riqueza en sitios méxicos, esto sugiere que los insectos formadores de agallas se encuentran fuertemente asociados con hábitats secos. Además se ha documentado que en los sitios secos el factor de mortalidad por depredadores y parasitismo (e.g. hongos) es menor que en sitios con mayor humedad (Price , et al.1991)

Fernández (1993) encuentra una relación inversa entre el número de especies de insectos formadores de agallas con respecto a la altitud en los trópicos.

Otros factores importantes que influyen sobre la riqueza de especies de insectos formadores de agallas son la riqueza y distribución de hospederos, la complejidad estructural de la planta hospedera (arquitectura), diversidad del hábitat (Price, 1980; Cornell, 1986).

En avispas cinípidas formadoras de agallas en hospederos del género *Quercus*, la distribución geográfica del hospedero es el factor más importante que explica la riqueza regional en este grupo (Cornell, 1985) y en particular se ha encontrado que la riqueza de especies de insectos formadores de agallas en árboles del género *Quercus* en la región de Inglaterra depende principalmente de la distribución geográfica del hospedero (Cornell & Washburn, 1979).

Características como el tamaño del hospedero (e.g. doseles grandes o pequeños) no muestra una correlación con la riqueza de especies de avispas cinípidas formadoras de agallas (Cornell, 1986).

Por otra parte, es importante considerar que existen procesos a escala local que pueden tener efectos sobre la estructura de la comunidad de insectos, entre estos se mencionan procesos de depredación, exclusión competitiva y adaptación que pueden promover extinciones locales, mientras que a escala regional tenemos procesos de formación de especies, dispersión y colonización (Ricklefs, 1987).

La regionalidad se refiere a todo el intervalo geográfico de la planta hospedera; la riqueza regional de herbívoros está definida como el número total de especies de herbívoros que se encuentran asociados a hospederos en una o varias partes de cierto intervalo geográfico, la riqueza local (diversidad alfa) está definida como el número de especies de herbívoros presentes en una sola población de hospederos en un sitio específico (Cornell, 1986). Cuando diversas muestras son repetidas en las comunidades locales adyacentes (*intercambio de especies en diferentes localidades*), éstas pueden ser usadas para estimar cambios espaciales de especies entre las comunidades (diversidad beta). Niveles elevados de diversidad alfa y beta resultan en una gran diversidad regional (diversidad gama) (Cornell, 1986).

Taxonomía de insectos formadores de agallas y su distribución geográfica.

Existe un alto grado de especificidad entre los diferentes géneros de insectos formadores de agallas con géneros específicos de plantas (Ananthkrishnan, 1984).

Diversos insectos son reconocidos como formadores de agallas, los grupos más importantes son los órdenes: Hymenoptera en donde se incluyen avispas pertenecientes a las familias Chalcidae, Cynipidae y Symphytae.

Los himenópteros mejor representados son los pertenecientes a la familia Cynipidae y subfamilia Cynipinae. Se pueden dividir en tres grupos: el grupo *Aylax* pertenecientes a la tribu Aylaxini que son formadores de agallas sobre especies de *Rosa* y *Quercus*; el segundo grupo es llamado *Diplolepis* que pertenece a la tribu Rhoditini que forma agallas sobre especies de *Rosa*; y el grupo *Cynips* perteneciente a la tribu Cynipini que forma agallas sobre especies de *Quercus* y se encuentra asociado a la familia Fagaceae (Quinlan y Evenhuis, 1980).

La asociación entre las avispas formadoras de agallas y sus plantas hospederas es muy específica. El género *Quercus* es atacado por todos los cinipidos (88.2% de las especies de América y 75.3% de las especies en Europa). Los miembros de la tribu Aylaxini se asocian a las familias Compositae, Labiatae, Papaveraceae, Valerianaceae, Umbelliferae, Rosaceae y Aceraceae (Ananthkrishnan, 1984).

Los cinipidos son encontrados principalmente en regiones templadas, la gran mayoría de las especies descritas pertenecen a Europa y Norte América, en contraste, se han determinado muy pocas especies en América del Sur, Africa, India y la región oriental y algunas especies endémicas en Australia (Ananthkrishnan, 1984).

Otro orden importante es el Homoptera que incluye a las familias Aphidae, Aleurodidae, Coccidae y Psyllidae, los cuales se muestran en la tabla 1.

Tabla 1. Listado de taxos de Homoptera formadoras de agallas.

Superfamilia	Familia	Subfamilia	Familia de planta hospedera
Aphidae	Eriosomatidae	Eriosomatinae	Ulmaceae (<i>Ulmus</i>)
		Pemphiginae	Salicaceae (<i>Populus</i>)
		Homaphidinae	Styracaceae (<i>Styrax</i>)
			Hamamelidaceae (<i>Hamamelis</i>)
		Melaphinae	Anacardiaceae (<i>Rhus</i>)
		Fordinae	Anacardiaceae (<i>Pistacia</i>)
Adelgidae	Adelginae	Pinaceae (<i>Picea</i>)	
	Phylloxeridae	Phylloxerinae	Fagaceae (<i>Quercus</i>), Vitaceae (<i>Vitis</i>)
Psylloidea	Psyllidae		
	Triozidae		
	Aphalaridae		
	Spondyliaspidae		
	Homotomidae		
	Calophyidae		
	Phacopteronidae		
Coccoidea	Margaroridae		Araucariaceae (<i>Araucaria</i>), Pinaceae (<i>Pinus</i>)
	Pseudococcidae		Tiliaceae (<i>Grewia</i>), Myrtaceae (<i>Eugenia</i>), Urticaceae (<i>Urera</i>)
	Eriococcidae		Myrtaceae (<i>Eucalyptus</i>), Compositae (<i>Celmisia</i>), Casuarinaceae (<i>Casuarina</i>) Tamaricaceae (<i>Tamarix</i>)
			Fagaceae (<i>Quercus</i>)
			Vitaceae (<i>Cissus</i>)
	Kermesidae		Vitaceae (<i>Cissus</i>)
	Coccidae		Leguminosae (<i>Acacia</i>), Guttiferae (<i>Callophyllum</i>),
	Asterolecaniidae		Euphorbiaceae (<i>Euphorbia</i>)
			Myrtaceae (<i>Leptospermus</i>)
	Lecanodiaspididae		Magnoliaceae (<i>Liriodendron</i>), Verbenaceae (<i>Premna</i>)
Diaspididae			

Muchas especies de áfidos son conocidas en todos los continentes, excepto en la Antártida, su distribución geográfica presenta considerables problemas debido a la complejidad de sus ciclos de vida.

El ciclo de vida de los áfidos involucra dos hospederos: las agallas se forman solamente en el hospedero primario y por lo tanto la distribución de estos esta limitada por

la distribución de las plantas hospederas. La presencia de áfidos en hospederos secundarios (donde nunca se forman agallas) se debe a la falta de hospederos primarios y del mismo modo la distribución del hospedero limita a las comunidades de áfidos (Eastop y Hille Ris Lambers, 1976).

Es importante mencionar que la gran mayoría de los psílidos están estrechamente relacionados con sus plantas hospederas, usualmente se alimentan de un solo género de una familia en particular (e.g. *Megatrioza palmicola* y *Eutrioza opima* se alimentan sobre *Pritchardia* (Palmae) y *Pinus* (Coniferae) respectivamente (Ananthkrishan, 1984).

Una de las familias más importantes de la superfamilia Coccoidea es Eriococcidae con 400 especies descritas, muchas de éstas se distribuyen en regiones tropicales de América, incluyendo a México. La mayoría de estas son formadoras de agallas e incluye a 17 géneros. En general, todos los miembros de esta familia tienden a tener hospederos muy específicos y ningún formador de agallas se conoce que tenga más de un hospedero (Miller y Howard, 1981). Otros órdenes importantes se muestran en la tabla 2

Tabla 2. Ordenes principales de insectos formadores de agallas.

Orden	Familia
Diptera	Cecidomyiidae
	Agromyzidae
	Tephritidae
	Antomyiidae
Thysanoptera	Curculionidae
Coleoptera	Chrysomelidae

En general, la distribución de los insectos formadores de agallas está determinada en función de los patrones de distribución de sus plantas hospederas debido a las relaciones tan estrechas que mantienen con éstas.

Muchos insectos agalleros son claramente inmigrantes recientes, dos ejemplos de estos son *Mayetiola destructor* (Cecidomyiidae) que llegó de Europa a América del Norte y *Phylloxera vitifoliae* (Phylloxeridae) que llegó a Europa y Australia proveniente de América (Ananthkrishan, 1984).

Insectos minadores.

Las minas pueden ser definidas como canales de alimentación formados por larvas de insectos que se encuentran en el interior de los tejidos de las plantas, en donde la epidermis permanece sin daño. Los minadores son insectos que se alimentan del tejido mesófilo en estos canales (Claridge & Wilson, 1982).

Las larvas de los minadores se alimentan de diferentes formas, algunos muerden e ingieren mayormente células del mesófilo las cuales se encuentran en el interior de la hoja, otros penetran desde afuera taladrando y succionando con las partes bucales el contenido celular (Claridge & Wilson, 1982).

La distribución de la mina está determinada por la preferencia en la oviposición del adulto. El estado larval dura de cuarenta a setenta días dependiendo del hospedero, al final de esto, la larva corta pequeñas porciones de la epidermis de la hoja y emerge; esta baja hasta el suelo y pupa en el mantillo, teniendo una vida corta los adultos (Mopper et al., 1984).

Al igual que los insectos formadores de agallas, la mayor mortalidad de los insectos minadores se debe a la presencia de insectos parasitoides (Cornell, 1990). Las hojas con diversas minas pueden ser más vistosas y por lo tanto susceptibles a mayores ataques por parasitoides y depredadores. El área de la hoja puede ser crítica para la sobrevivencia del herbívoro; la elección correcta de la hoja es crucial cuando el herbívoro esta confinado a una sola hoja para desarrollar toda su vida como es el caso de los insectos minadores. Estas hojas eventualmente llegan a tener densidades poblacionales altas.

Se ha encontrado que la incidencia de depredadores en los insectos minadores está correlacionada negativamente con la densidad de los minadores, los parasitoides responden positivamente ante la densidad de los minadores y cuando los depredadores y los parasitoides están combinados resulta la misma tasa de mortalidad. (Mopper et al., 1984).

Riqueza de especies de insectos minadores.

Al igual que los insectos formadores de agallas, los insectos minadores mantienen una relación estrecha con sus plantas hospederas, la riqueza de especies de insectos minadores depende de algunos factores, tales como las propiedades de las plantas, la

distribución geográfica del hospedero, complejidad estructural y número de plantas que se encuentran relacionadas cercanamente (Godfray, 1984).

En general se ha encontrado que más del 50% de la variación encontrada en la diversidad de insectos es explicada por la relación área- número de especies, además existen otros factores como la complejidad estructural de la planta, distribución local, aislamiento taxonómico y el tiempo de establecimiento que pueden incrementar esta variación encontrada (Leather, 1986). Estudios particulares (Leather, 1986) muestran que el número de especies de lepidópteros, himenópteros, homópteros y dípteros que se alimentan de plantas pertenecientes a la familia Rosaceae generalmente incrementan su número cuando el intervalo geográfico de planta hospedera y la complejidad morfológica es mayor. Fowler & Lawton (1982) muestran que el número de especies de agromizidos y la abundancia de éstos se incrementa al aumentar el intervalo geográfico de la planta hospedera (Umbelliferae).

Godfray (1984) realizó un estudio sobre la relación entre el número de especies de insectos minadores que atacan a cada género de angiosperma nativas en Inglaterra considerando algunas propiedades de las plantas como la distribución geográfica, aislamiento taxonómico, géneros y el tamaño de la planta. Sus resultados muestran que el aislamiento taxonómico explica en gran medida los patrones de distribución de los insectos minadores.

Mientras que Opler (1974) sugiere que la distribución geográfica de las especies de plantas tiene un gran efecto sobre los patrones de distribución de los insectos minadores, de tal modo, es posible que no solo un factor sea determinante en la distribución de especies de insectos minadores, sino que en conjunto pueden explicar esta variación encontrada.

La relación existente entre las especies de insectos minadores y el área de distribución de las plantas hospederas puede ser utilizada para comparar diversidad entre regiones geográficas o hábitats distintos en un amplio rango. Esto puede ser usado para investigar otras variables en donde el área pueda afectar la riqueza de especies de insectos minadores (Claridge & Wilson, 1982). Otro factor importante que puede determinar la riqueza de especies de insectos herbívoros es la complejidad arquitectónica de las plantas (Fowler, 1985).

Diferentes especies de plantas son hospederos de una amplia gama de insectos (e.g. si se comparan plantas con crecimiento similar, los hospederos generalistas soportan una mayor variedad de especies de insectos que los hospederos raros). Sin embargo, correlaciones entre la riqueza de especies de insectos y el tamaño de la planta hospedera tienen resultados muy variables.

Para un cierto intervalo geográfico las especies de plantas con una gran complejidad estructural (e.g. árboles) tienden a ser más atacadas por una mayor variedad de especies de insectos que plantas que presentan una complejidad arquitectónica menor. La riqueza de especies de insectos herbívoros en plantas cuya arquitectura es menos compleja (Fowler, 1985).

Lawton y Price (1979) encuentran mediante regresiones del número de especies de agromizidos (Diptera: Agromyzidae) sobre el intervalo de distribución geográfica de cada planta diferencias significativas, aunque sólo explica el 32 % de la variación, argumentan que algunos otros factores como las características de la planta, forma y tamaño de la hoja, abundancia, densidad y número de diferentes nichos que ocupa una planta, la química de la planta, pueden incrementar esta variación. Además, la relación área de plantas contra número de especies de agromizidos estadísticamente es muy significativo.

Por otra parte, la fauna de insectos minadores para la región de Inglaterra es considerada como reciente, debido a que probablemente los insectos colonizaron esta zona durante los últimos diez mil años. Considerando al grupo de los insectos minadores como especialistas, su historia reciente y el rango de distribución de una planta pueden tener influencia sobre el potencial de colonización alcanzado en la región de Inglaterra aunque en tamaño del "pool" de colonizadores potenciales probablemente determine el número de insectos minadores encontrados en Inglaterra, particularmente en el género *Quercus* (Cornell y Washburn, 1979).

El número de especies de insectos minadores de hojas encontrados en árboles del género *Quercus* en Inglaterra está significativamente correlacionado con el número de minadores encontrado en el mismo género a lo largo de Europa (Godfray, 1984).

Taxonomía de insectos minadores.

El gremio de los insectos minadores (en la región Europea los insectos minadores se encuentran restringidos a los ordenes Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera) está asociado a una amplia gama de hospederos mostrando patrones similares de especificidad. Este gremio tiende a ser dominado por las relaciones específicas que mantienen con sus plantas hospederas, por lo tanto, la diversidad de plantas hospederas es determinante para la riqueza y diversidad de especies de minadores (Claridge & Wilson, 1982).

Para Inglaterra se conocen aproximadamente 239 especies de minadores de hojas que atacan a 37 especies de árboles y arbustos, de estos 199 son lepidópteros, 21 son coleópteros, 15 son himenópteros y 12 son dípteros. Los mejor representados son los géneros *Stigmella*, *Caloptillia*, *Coleophora*, *Eriocrania*, *Phyllonorycter*, *Stigmella* (todos éstos lepidópteros); *Rhamphus*, *Rhynchaenus*, *Rhynchites* y *Zeugophora* (coleópteros); *Fenusa*, *Heterarthrus* (himenópteros) y por último los géneros *Agromyza*, *Paraphytomyza* y *Phytomyza* (dípteros) (Claridge & Wilson, 1982).

Para Inglaterra todos los insectos minadores conocidos pertenecen a la subfamilia Thyphlocybynae, se conocen aproximadamente 52 especies de insectos minadores de hojas en árboles y arbustos en Inglaterra. Entre las familias de plantas hospederas asociadas a estos minadores encontramos a las que se listan en la tabla 3.

Tabla 3. Revisión de familias de plantas hospederas atacadas por insectos minadores. Tomado de Claridge & Wilson, (1981).

Familia de planta hospedera	Especie de planta hospedera	Especie de minador
Pinaceae	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Aguriahana germani</i>
Tiliaceae	<i>Tilia cordata</i>	<i>Fagocyba cruenta</i> y <i>Edwardsiana lethierryi</i>
Aceraceae	<i>Acer campestre</i>	<i>Alnetoidia alneti</i> y <i>Alebra wahlbergi</i>
	<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Fagocyba cruenta</i> , <i>Altenodia alneti</i>
Hippocastanaceae	<i>Aesculus hippocastanum</i>	<i>Fagocyba cruenta</i> , <i>Alebra wahlbergi</i> y <i>Edwardsiana lethierryi</i>
Aquifoliaceae	<i>Ilex aquifolium</i>	algunas especies del género <i>Zygina</i>
Rhamnaceae	<i>Frangula alnus</i>	<i>Zygina suavis</i>
Rosaceae	especies de los géneros <i>Pronus</i> , <i>Sorbus</i> , <i>Malus</i> y <i>Rosa</i>	<i>Alnetoidia alneti</i> , <i>Fagocyba cruenta</i> , <i>Typhlocyba quercus</i> y <i>Edwardsiana rosae</i>
Cornaceae	<i>Thelycrania sanguinea</i>	<i>Alnetoidia alneti</i> y <i>Edwardsiana diversa</i>
Ulmaceae	especies de <i>Ulmus</i>	<i>Fagocyba cruenta</i> , <i>Edwardsiana plebeja</i> , <i>Typhlocyba bifasciata</i>
Betulaceae	especies de <i>Betula</i>	<i>Kybos betulicona</i> , <i>Linnavuoriana decempunctata</i> , <i>Lindbergina aurovittata</i> , <i>Fagocyba cruenta</i> , <i>Edwardsiana bergmani</i> , <i>Alebra wahlbergi</i> ,
Corylaceae	especies de <i>Corylus</i>	<i>Fagocyba cruenta</i> , y <i>Edwardsiana avellanae</i>
Fagaceae	especies de los géneros <i>Nothofagus</i>	<i>Lindbergina aurovittata</i> , <i>Edwardsiana frustrator</i>
	<i>Quercus</i>	<i>Alebra albostriella</i> , <i>Typhlocyba quercus</i>
	especies de los géneros <i>Populus</i>	<i>Kybos populi</i> , <i>Edwardsiana candidula</i>
Salicaceae	<i>Salix</i>	<i>Kybos butlery</i> , <i>K. Strigilifer</i>
	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Zygina</i>

En este estudio contemplamos dos hipótesis para tratar de entender la variación local de la riqueza y abundancia de especies de insectos agalleros y minadores sobre la estructura del bosque tropical lluvioso en la región de Chajul, en el estado de Chiapas, considerando dos variables abióticas (humedad relativa y calidad del suelo).

Ambas hipótesis son propuestas en términos del efecto que tienen factores abióticos sobre la riqueza y abundancia de especies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas.

La primera de estas se refiere a la relación que puede existir entre la calidad del suelo (en términos de disponibilidad y retención de agua, disponibilidad de nitrógeno, fósforo, sales, contenido de materia orgánica e inorgánica) y la riqueza y abundancia de especies de insectos endófagos de ambos gremios.

Esta hipótesis predice una mayor riqueza de especies de insectos de ambos gremios en sitios donde la calidad del suelo sea menor (menor disponibilidad y retención de agua, disponibilidad de nitrógeno, fósforo, sales, contenido de materia orgánica e inorgánica) que en sitios donde la calidad del suelo sea mayor.

En la segunda hipótesis se trata de poner a prueba el efecto que puede tener otro factor abiótico como la humedad sobre la riqueza y abundancia de especies de ambos gremios de insectos endófagos.

Esta hipótesis predice una mayor riqueza de especies de insectos agalleros y minadores en los sitios más secos que en sitios húmedos o con presencia de agua.

II. OBJETIVOS

Objetivo General.

Determinar si existen patrones generales en la riqueza de especies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas en condiciones variables de humedad relativa, calidad del suelo y cual es el posible efecto de la heterogeneidad del hábitat sobre ambos gremios de insectos a nivel local .

Objetivos particulares.

1. Observar si existe algún patrón consistente que muestre una relación entre la riqueza y abundancia de especies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas y la calidad del suelo.
2. Determinar si variaciones de humedad relativa a nivel local tienen efecto sobre la riqueza y abundancia de especies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas.
3. Determinar si la heterogeneidad del hábitat en una escala local tiene efecto sobre la riqueza de ambos gremios de insectos endófagos.
4. Mostrar si la riqueza y abundancia de especies de insectos formadores de agallas e insectos minadores de hojas está determinada por el número de especies de plantas hospederas a nivel local .
5. Observar si el ámbito de distribución de las plantas hospederas tiene un efecto sobre la riqueza y abundancia local de las especies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Area de estudio.

El área de estudio se ubica en la Estación de Biología Chajul, localizada cerca de la frontera con Guatemala, en la parte sur-este de la Reserva de la Biosfera de los Montes Azules, correspondiente a la Selva Lacandona (entre los 16° y 17° latitud norte y los 90°, 30° y los 91° 30' de longitud oeste), comprendida principalmente dentro de los municipios de Ocosingo, Margaritas y Palenque, en el estado de Chiapas.

La precipitación media anual es de 3000 mm distribuida estacionalmente a lo largo del año. De enero a abril la precipitación es de 60 mm por mes⁻¹, de mayo a octubre es de 100 mm por mes⁻¹ (Meave del Castillo, 1990). La temperatura promedio anual es de 25° C. en donde la diferencia entre el verano y el invierno es de 5° C.

La mayor parte del área de Chajul está cubierta por bosque tropical lluvioso aunque la estructura y composición del bosque varía (Rzedowski, 1981).

En los sitios con suelos aluviales encontramos algunos árboles de más de 50 m de altura, en las colinas y montañas arcillosas que son periódicamente sitios inundados tenemos algunos árboles de hasta 30 m de alto.

Algunas regiones de Chajul están cubiertas por vegetación de tipo sabana (con algunos árboles de hasta 15 m de altura), en donde existe una marcada abundancia de algunas especies de bromelias, pastos y con una dominancia de especies de las familias Graminae y Leguminosae, además es muy frecuente la presencia de claros naturales o formados por perturbaciones recientes (Siebe et al. en prensa).

Algunos autores han sugerido que la vegetación de tipo sabana presente en diferentes regiones de la selva Lacandona se ha desarrollado como producto del establecimiento de grupos humanos durante la época Maya (Siebe et al. en prensa).

El área de estudio estuvo conformada por diez sitios de trabajo, en donde encontramos sitios inundables, lomeríos bajos, cársticos o de montaña, sabanas y aluviones (dos sitios de cada uno) debido a que en estos encontramos diferencias en su calidad de suelo (nutrimentos), humedad y composición de especies de plantas.

Los tipos de suelo según sus horizontes específicos, las características de sus nutrimentos, el agua y el balance de aireación de cada suelo son diferentes en cada sitio (Siebe et al. en prensa).

En general, todos los sitios son ricos en materia orgánica teniendo un alto contenido de nitrógeno. El intercambio de potasio se encuentra en un intervalo de 2.1 a 4.4 meq/kg. La disponibilidad de fósforo en general para todos los sitios es baja. Existe una variación considerable en el pH entre los sitios, encontrando un intervalo de 4.3 a 7.0, seguido por condiciones de drenaje, retención y disponibilidad de agua variables (ver Tabla 4).

Tabla 4. Características principales del suelo en todos los sitios estudiados.

Sitio	Suelo	1	2	3	4	5	6	7	N	Al	pH
		(cm)	[l/m ²]	[l/m ²]	(Vol %)	(Kg/m ²)	[val/m ²]	(mg/Kg)		(%)	
Inun.	Eutrico-planosol	44	79	325	4-9	24.5	56.8	0.22	11	1.5	4.9
Lom.	Humico-acrisol	54	59	231	11-13	26.4	26	< 0.1	12	43	4.6
	Stagni-vertico cambisol	63	81	461	6	38.3	166.6	< 0.1	11	0	5.9
Cars.	Rendzico leptosol	12-18	38	98	14	15	61.0	0.23	11	0	7.0
Sab.	Stagni-vertico cambisol	66	89	416	5	22.2	205.8	< 0.1	11	7	4.4
Aluv.	Eutrico-stagnico Cambisol	36.5	133	413	12	36.5	70	0.95	15	0	5.6
	Haplico luvisol	100	92	366	12	38	134.3	0.36	11	0	5.9

- 1) Profundidad del suelo
- 2) Disponibilidad de agua
- 3) Retención de agua
- 4) Aireación
- 5) Contenido de humus
- 6) Intercambio de bases (Ca, K, Na)
- 7) Disponibilidad de Fósforo

Por otra parte, tenemos que los sitios inundables son los afluentes del río Lacantum, el suelo tiene la característica de presentar sedimentos de arcilla moldeable. El material original de este suelo proviene de arcilla del Eoceno.

La característica distintiva de este tipo de suelo es que tiene condiciones de drenaje deficientes, determinadas por la posición del paisaje y el gran contenido de arcilla especialmente en el subsuelo.

El tipo de vegetación es de un bosque de talla intermedia (árboles de hasta 30 m de alto) en donde predominan dos especies de la familia Palmae llamadas *Bactris balanoides* y

B. trichophylla, árboles de *Pachyra acuatica* (Bombacaceae) y un gran número de especies de aráceas.

Para los lomeríos bajos encontramos un suelo arcilloso, que muestra estructuras angulares dispuestas en bloques, tendiendo a formar prismas en el subsuelo, el material de origen de este tipo de suelo es arcilla.

El otro tipo de suelo encontrado en los lomeríos (lomerío 1) es el humico acrisol, que es un suelo arenoso que provee condiciones desfavorables para el desarrollo de plantas ya que la cantidad de nutrimentos es baja. El material de origen son areniscas del Eoceno.

El tipo de vegetación en los lomeríos bajos es de un bosque intermedio (árboles de 30 m de altura) con abundancia de árboles de *Dialum guianense* (Leguminosae), *Cupania dentata* (Sapindaceae) y *Brosimum costaricanus* (Moraceae).

Los sitios cársticos o de montaña se ubican en pendientes muy elevadas y empinadas (300 m), presentan un suelo carbonatado constituido por rocas calizas; se distingue por que la profundidad del mismo es muy baja (12-18 cm), el material de origen del suelo es de calizas del Cretácico.

El potencial de enraizamiento por parte de las plantas en estos suelos es muy limitado, aunque las raíces de los árboles son capaces de ampliarse entre las fracturas de las calizas. Estos sitios también presentan limitaciones para el desarrollo de plantas durante la estación seca.

El tipo de vegetación es un bosque intermedio con árboles de hasta 30 m de altura y en donde predominan árboles como *Manilkara zapota* (Sapotaceae) y *Wimmeria bartletti* (Celastraceae) y la palma *Aegephylla argentea* con una gran dominancia en este tipo de suelos.

El origen del material del suelo de las sabanas es de arcillas del Eoceno, está formado por arcillas que muestran estructuras angulares en bloques.

La vegetación es de tipo sabana con una presencia de gramíneas considerable, árboles con una talla no mayor a 15 m de altura, con abundancia de *Terminalia amazonia* (Combretaceae), *Lacistema aggregatum* (Flacourtiaceae) *Calophyllum brasiliense* (Guttiferae) abundancia de *Cyperus sp.* y bromelias terrestres.

En los sitios aluviones encontramos diferencias entre si, el aluvión 1 presenta un suelo expuesto con colores levemente moteados y cuya profundidad abarca desde los 15-

100 cm y frecuentemente esta poco compactado. Como característica especial contiene mucho material suelto, los cuales corresponden al periodo preclásico Maya.

El tipo de vegetación es bosque alto (árboles de hasta 50 m de alto) con especies abundantes como *Licania platipus* (Chrysobalanaceae) y *Brosimum alicastrum* (Moraceae), árboles de talla intermedia (30 m de altura) como *Quararibea funebris* (Bombacaceae).

El sitio aluvión 2 presenta un suelo expuesto formado por sedimentos arcillosos presentando una profundidad de 100 cm.

Ambos aluviones presentan un potencial de enraizamiento muy profundo, contando con la mejor relación entre la captura de agua y su disponibilidad. Además, tienen una gran capacidad de aireación, aunque el aluvión 1 presenta deficiencias de oxígeno en algunos periodos del año. Estos sitios aluviones resultan ser los sitios más ricos en nutrientes.

Métodos.

Se eligieron para este estudio cinco sitios en el interior de la selva que tienen características diferentes en la composición de especies vegetales y tipo de suelo, cada uno de estos sitios tuvo un tipo de "réplica" (sitios aparentemente similares en el tipo de suelo y vegetación para tratar de encontrar patrones similares), por lo que se tuvieron finalmente diez sitios de estudio. Los sitios elegidos para el estudio fueron sitios inundables, lomeríos bajos, cársticos, sabanas y aluviones (2 sitios de cada uno).

Cada sitio (a excepción de las sabanas) está constituido por un cuadrante que midió 20 m de ancho por 250 m de largo, teniendo una área de 5000 m²; a su vez, cada sitio se encuentra dividido por medio de estacas marcadas en 100 cuadros de 5 m de ancho por 10 m de largo (50 m²).

Para el caso de las sabanas se tiraron transectos de 500 m de largo por 5 m de ancho, y se muestrearon aleatoriamente 150 m de largo por 5 m de ancho, teniendo una área total de muestreo de 750 m² para cada sabana.

En cada sitio se muestreó aleatoriamente una área de 750 m², teniendo un área total de 7500m² incluyendo todos los sitios. Se colectaron ramas con un mínimo de 5 hojas de todas las especies de plantas (con altura de hasta 2 m) que presentaron agallas y minas (con excepción de las aráceas), así como todas las especies que no presentaron daños aparentes por insectos agalleros o minadores.

En el caso de las aráceas se colectaron individuos que presentaban desde una sola hoja con agallas o minas hasta 10 hojas.

Posteriormente, se realizó la determinación taxonómica de cada una de las especies de plantas colectadas y se realizó el conteo del número de agallas por hoja, número de agallas por individuo y número de agallas por especie para todos los sitios de estudio. Se consideró a cada tipo de morfoagalla como una especie diferente.

Para el caso de los insectos minadores se registró la presencia o ausencia de minas por individuos y por especie.

Para analizar la similitud de especies entre los diferentes sitios de estudio se utilizaron los índices de similitud (I.S.) de Driver y Kroeber, Jaccard y por último el de Simpson. Las fórmulas para la obtención de estos índices son :

$$\text{Driver y Kroeber} = 100(C)/[(N1)(N2)]^{1/2}$$

$$\text{Jaccard} = 100(C)/N1 + N2 - C$$

$$\text{Simpson} = 100(C)/N$$

donde C = número de especies en común (compartidas)

N1 = número de especies de la flora más diversa

N2 = número de especies de la flora menos diversa

III. RESULTADOS.

3.1. Resultados generales.

La información obtenida acerca del número total de especies de plantas que presentaron agallas y minas en los sitios de estudio, así como el número total de especies para cada sitio se muestran en la Tabla 1. Estos valores se refieren a la riqueza de especies en cada sitio y el número total de especies muestreadas incluye especies que se repiten entre los diferentes sitios de estudio.

El número de especies de plantas muestreadas fue de 828 especies en total, de las cuales 581 no presentaron ni agallas ni minas en todos los sitios de estudio, mientras que 117 especies sí presentaron agallas y 130 especies presentaron minas, dando un total de 247 especies que tuvieron daños por insectos formadores de agallas y minadores de hojas representando el 29.8 % del total de las especies.

El sitio donde se encontró el mayor número de especies de plantas fue la sabana 1 (103 especies), contrastando con el sitio aluvión 2 que es el que muestra el menor número de especies (61 especies).

Tabla 1. Número y porcentaje de especies de plantas que presentan agallas y minas, así como el número total de especies en los diferentes sitios de estudio.

Sitios	Número total de especies	Número de especies sin agallas y minas (%)	Número de especies con agallas y minas (%)	Número de especies con agallas (%)	Número de especies con minas (%)
Inundable 1	71	52 (73.2)	19 (26.8)	13 (18.3)	6 (8.5)
Inundable 2	76	55 (72.3)	21 (27.6)	14 (18.4)	7 (9.2)
Lomerío 1	84	58 (69.0)	26 (30.9)	14 (16.6)	12 (14.3)
Lomerío 2	90	54 (60.0)	36 (40.0)	13 (14.4)	22 (25.6)
Cárstico 1	87	66 (75.9)	21 (24.1)	12 (13.8)	9 (10.3)
Cárstico 2	78	57 (73.1)	21 (26.9)	9 (11.5)	12 (15.4)
Sabana 1	103	71 (68.9)	32 (31.1)	9 (8.7)	23 (22.4)
Sabana 2	92	68 (73.9)	24 (26.1)	10 (10.9)	14 (15.2)
Aluvión 1	86	53 (61.6)	33 (38.4)	16 (18.6)	17 (19.8)
Aluvión 2	61	47 (77.0)	14 (23.0)	7 (11.5)	7 (11.5)
Total	828	581 (70.2)	247 (29.8)	117 (14.1)	130 (15.7)
Area total	7500 m ²				

Los sitios con mayores porcentajes de especies de plantas dañadas por insectos agalleros y minadores fueron el lomerío 2 (40% de un total de 90 especies) y el sitio

aluvión 1 (38.4% de un total de 86 especies), mientras que los porcentajes menores de especies dañadas se localizaron en los sitios aluvión 2 (23.0% de un total de 61 especies) y el sitio cárstico 1 (24.1% de un total de 87 especies).

Para el caso de los insectos formadores de agallas, se encontró que los sitios con los mayores porcentajes de especies de plantas (no número de especies) con daños fueron el aluvión 1 (18.6% de un total de 86 especies), inundable 2 (18.4% de un total de 76 especies) e inundable 1 (18.3% de un total de 71 especies) y el sitio con menor porcentaje de especies dañadas fue la sabana 1 (8.7% de un total de 103 especies).

Las especies que presentaron los mayores porcentajes de minas se encuentran ubicadas en el sitio lomerío 2 (25.6% de un total de 90 especies) mientras que el sitio con el menor porcentaje de especies dañadas fue el inundable 1 (8.5% de un total de 71 especies).

3.2. Comparación entre “réplicas”.

Se trabajó con sitios similares en su composición vegetal y tipo de suelo con el fin de encontrar patrones en la estructura de los insectos formadores de agallas y minadores de hojas a nivel local. En términos generales encontramos ciertas diferencias entre los sitios similares (“réplicas”) (Tabla 1). Estas diferencias se notan más marcadamente en los sitios denominados lomeríos, sabanas y aluviones cuando se cuantificó el número de especies de insectos minadores. Entre los dos sitios lomeríos, la diferencia en cuanto al número de especies fue de 10 especies más en el lomerío 2, entre las sabanas fue de 9 especies más en la sabana 1 y para los aluviones fue de 10 especies más en el aluvión 1. En el caso de los formadores de agallas, la única diferencia notoria se presentó en los aluviones, siendo de 9 especies más en el sitio aluvión 1. Esto nos puede indicar que la presencia de insectos formadores de agallas es probablemente más predecible entre “réplicas” que los minadores.

Comparando el número de especies de insectos formadores de agallas con el de minas entre los sitios (“réplicas”), encontramos que sólo en los sitios inundables, el número de especies de plantas que presentaron daño por insectos formadores de agallas es el doble de especies que presentaron minas. En contraste, en el lomerío 2 y la sabana 1, el número de minadores fue 1.7 y 2.6 veces mayor que la presencia de insectos agalleros (Tabla 1). Para el resto de los sitios, las diferencias en el número de especies de minas y agallas no fue muy notoria. Para los aluviones encontramos números similares de especies

de agallas y minas. El sitio aluvión 2 fue el único sitio que tuvo el mismo número de especies que presentaron agallas y especies que presentaron minas (ver Tabla 1).

3.3. Análisis a nivel individual.

El número total de individuos analizados que presentaron agallas y minas fue de 1678, de los cuales 1103 (65.7 %) corresponden a individuos que presentaron agallas y 580 individuos (34.6 %) tuvieron daños por insectos minadores. En el área muestreada (7500 m²) se encontraron casi el doble (1.9) de individuos que presentaron agallas que individuos con minas.

En términos generales, las sabanas presentaron el mayor número de individuos con agallas, mientras que los aluviones tuvieron el menor número de individuos con agallas de todos los sitios estudiados. El sitio que registró el mayor número de individuos con agallas fue la sabana 1 (171), mientras que el sitio con menor número de individuos con agallas fue el aluvión 2 con 48 individuos (Tabla 2).

Los sitios sabanas promediaron el mayor número de individuos que presentaron minas, mientras que los sitios inundables presentaron el promedio menor de individuos con minas. El sitio que registró el mayor número de individuos fue la sabana 1 (111) y el sitio con menor número de individuos con minas fue el inundable 1 (21) (Tabla 2).

La comparación entre sitios (“réplicas”) mostró diferencias importantes en el número de individuos con agallas en los inundables, cársticos y aluviones. Por ejemplo, en el sitio cárstico 1 encontramos 120 individuos mientras que en el cárstico 2, 59 plantas con agallas (Tabla 2).

Para el caso de las plantas con minas, estas diferencias no son tan marcadas aunque se presentaron 20 y 23 individuos más entre los sitios de los lomeríos y las sabanas (Tabla 2).

Tabla 2. Número total de individuos con agallas y minas en los sitios de estudio.

Entre paréntesis se muestra el promedio entre "réplicas."

Sitios	Número de individuos con agallas	Número de individuos con minas	Número total de individuos con minas y agallas
Inundable 1	103 (123.5)	21 (24.0)	124
Inundable 2	144	27	171
Lomerío 1	125 (119.5)	58 (69.5)	183
Lomerío 2	114	81	190
Cárstico 1	120 (89.5)	60 (59.0)	180
Cárstico 2	59	58	117
Sabana 1	171 (152.0)	111 (101.0)	282
Sabana 2	133	91	224
Aluvión 1	86 (67.0)	41 (36.5)	127
Aluvión 2	48	32	80
Total	1103	580	1678
Área total	7500 m ²		

3.4. Riqueza de especies.

El número total de especies diferentes de plantas encontrado en los sitios de estudio fue de 375. De estas, 69 corresponden a especies que presentan agallas y representan el 18.4% del total de las especies. El número de especies diferentes que presentaron minas fue de 100, correspondiendo al 26.7 % de la riqueza encontrada en todos los sitios muestreados. El 45.1 % del total de la riqueza de especies presenta daños ya sea por insectos formadores de agallas o insectos minadores.

A continuación se presentan los resultados de la riqueza de especies y la presencia de insectos formadores de agallas y minas en cada uno de los sitios ("réplicas") estudiados.

3.5. Sitios Inundables.

En los sitios inundables el número total de especies muestreadas que no presentaron daños aparentes por insectos agalleros y minadores fue de 107, de éstas , 94 son especies diferentes (debido a que existen 13 especies que se comparten en ambos sitios).

Para los sitios inundables tenemos 25 especies que solo se encuentran en estos sitios (15 especies se encuentran en el inundable 1, nueve especies en el inundable 2 y solo una especie en ambos inundables). Las especies exclusivas a los sitios inundables que no presentan daños por insectos formadores de agallas y minadores de hojas se

agrupan en 18 familias con 21 géneros. Las mejor representadas son la Leguminosae con tres especies, Lauraceae, Meliaceae, Palmae, Sapindaceae y Solanaceae con dos especies respectivamente (Tabla 3).

Las especies exclusivas que no presentan agallas para los sitios inundables representan el 26.5 % del total de las especies diferentes encontrada en los dos sitios.

Tabla 3. Especies de plantas sin agallas y minas que son exclusivas a los sitios inundables.

Familia	Especie
Amaranthaceae	<i>Iresine celosia</i>
Apocynaceae	<i>Forsteronia viridescens</i>
Araceae	<i>Philodendron penthaphyllum</i>
Begoniaceae	<i>Begonia glabra</i>
Compositae	<i>Mikania micrantha</i>
Cyperaceae	<i>Carex sp.</i>
Lauraceae	<i>Nectandra reticulata</i>
	<i>Nectandra sanguinea</i>
Leguminosae	<i>Canavalia villosa</i>
	<i>Machaerium sp.</i>
	<i>Pterocarpus rohrii</i>
Melastomataceae	<i>Miconia ciliata</i>
Meliaceae	<i>Guarea excelsa</i>
	<i>Guarea sp.</i>
Moraceae	<i>Ficus maxima</i>
Myrsinaceae	<i>Parathesis serrulata</i>
Palmae	<i>Bactris trichophylla</i>
	<i>Scheelea liebmannii</i>
Rutaceae	<i>Casimiroa sapota</i>
Sapindaceae	<i>Paullinia clavigera</i>
	<i>Paullinia venosa</i>
Smilacaceae	<i>Smilax spinosa</i>
Solanaceae	<i>Cestrum glanduliferum</i>
	<i>Cestrum oblongifolium</i>
Urticaceae	<i>Urera cf. eggersii</i>

El resto de las especies que no presentaron agallas y minas en los sitios inundables se agrupan en 28 familias con 44 géneros. Las mejor representadas son las familias Araceae con siete especies, teniendo la particularidad de presentarse en otros sitios con daño por insectos agalleros. Este mismo patrón ocurre en especies de las familias

Sapindaceae (e.g. *Pouteria durlandii* y *Pouteria sp.*), Rubiaceae (e.g. *Faramea occidentalis* y *Palicourea sp.*) y Sapotaceae .

En la familia Palmae se agrupan tres especies presentes en los sitios inundables sobresaliendo *Bactris trichophylla* que es típica de sitios donde existe agua estancada permanentemente. Es importante mencionar que ninguna especie de palma presenta agallas en todos los sitios estudiados.

3.5.1 Especies que presentan agallas.

El número total de especies con agallas en los sitios inundables fue de 27 especies compartiendo dos entre ambos sitios. La agrupación de todas estas es en 13 familias bien representadas (Tabla 4).

Por otra parte tenemos siete especies de plantas exclusivas a los sitios inundables que presentaron agallas y que se agrupan en cinco familias, representando el 28.0 % del total de las especies que presentaron agallas en estos sitios.

Tabla 4. Número de especies diferentes que presentan agallas en los sitios inundables.

Familia	Especie
Araceae	<i>Monstera acuminata</i>
	<i>Monstera tuberculata</i>
	<i>Philodendron inaequilaterum</i>
	<i>Philodendron scandens</i>
	<i>Philodendron sp.</i>
	<i>Rodospata wendlandii</i> *
Bignoniaceae	<i>Syngonium podophyllum</i>
	<i>Amphitecna apiculata</i> *
	<i>Cydista potosina</i>
	<i>Mansoa verrusifera</i> *
	<i>Paragonia pyramidata</i>
Bombacaceae	<i>Quararibea yunckeri</i>
Burseraceae	<i>Protium multiramiflorum</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha diversifolia</i>
Guttiferae	<i>Calophyllum brasiliense</i>
Leguminosae	<i>Vatairea lindelli</i>
Malpighiaceae	<i>Heteropterys laurifolia</i>
	<i>Hiraea fagifolia</i> *
	<i>Pleuranthodendron lindonii</i>
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>
Ochnaceae	<i>Ouratea lucens</i>
Polygonaceae	<i>Coccoloba barbadensis</i> *
	<i>Coccoloba sp.</i> *
Verbenaceae	<i>Aeghiphila elata</i> *

*Especies exclusivas de sitios inundables

En relación al número de individuos analizados que presentaron agallas en los sitios inundables encontramos un total de 247, habiendo 41 individuos más en el sitio inundable 2. En el sitio inundable 2 podemos observar una tendencia de los insectos formadores de agallas a colonizar un mayor número de individuos por especie de planta, lo cual es notorio debido a que el número de especies es similar en ambos inundables.

Por otra parte, las especies exclusivas para los sitios inundables fueron las que menor número de individuos con agallas presentaron excepto *Rodospata wendlandii* (Araceae), mientras que el resto de las especies se caracterizan por tener un mayor número de individuos con agallas (Tabla 5 y 6).

Tabla 5. Número de especies e individuos totales que presentan agallas en el sitio inundable 1

Familia	Especie	Número de individuos
Euphorbiaceae	<i>Acalypha diversifolia</i>	41
Araceae	<i>Philodendron sp.</i>	10
Araceae	<i>Rodospata wendlandii</i> *	10
Ochnaceae	<i>Ouratea lucens</i>	7
Guttiferac	<i>Calophyllum brasiliense</i>	7
Araceae	<i>Monstera tuberculata</i>	6
Bignoniaceae	<i>Amphitecna apiculata</i>	5
Verbenaceae	<i>Aeghiphila elata</i> *	4
Polygonaceae	<i>Coccoloba sp.</i> *	4
Bignoniaceae	<i>Mansoa verrusifera</i> *	3
Araceae	<i>Philodendron scandens</i>	2
Malpighiaceae	<i>Hiraea fagifolia</i> *	2
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	2
Total		103

*Especies exclusivas al sitio inundable 1.

Tabla 6. Número de especies e individuos totales que presentan agallas en el sitio inundable 2.

Familia	Especie	Número de individuos
Araceae	<i>Monstera acuminata</i>	58
	<i>Philodendron inaequilaterum</i>	25
	<i>Monstera tuberculata</i>	11
Euphorbiaceae	<i>Acalypha diversifolia</i>	11
Araceae	<i>Syngonium podophyllum</i>	9
Bombacaceae	<i>Quararibea yunckeri</i>	5
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>	5
Polygonaceae	<i>Coccoloba barbadensis</i> *	3
Bignoniaceae	<i>Paragonia pyramidata</i>	3
	<i>Cydista potosina</i> *	3
Leguminosae	<i>Vatairea lindelli</i>	3
Malpighiaceae	<i>Heteropterys laurifolia</i>	3
	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	3
Burseraceae	<i>Protium multiramiflorum</i>	2
Total		144

* Especies exclusivas al sitio inundable 2.

3.5.2 Especies que presentan minas.

Los inundables son los únicos sitios donde el número total de especies de plantas que presentaron minas es menor al encontrado en insectos formadores de agallas (13 especies menos). El total de especies diferentes con minas para estos sitios fue de 12 compartiendo entre ambos inundables una sola especie.

Solo cuatro especies de plantas que presentaron minas son exclusivas a estos sitios inundables, del resto de las especies con minas destacan dos especies debido a que presentan un patrón de distribución amplio a más de cinco sitios de estudio y solo en los inundables presentan daños por insectos minadores (e.g. *Monstera acuminata* (Araceae) distribuida en ocho sitios y *Costus laevis* (Zingiberaceae) en cinco sitios) (ver Tabla 7).

Tabla 7. Número de especies diferentes que presentan minas en los sitios inundables.

Familia	Especie
Araceae	<i>Monstera acuminata</i>
	<i>Philodendron sagittifolium</i>
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> *
Combretaceae	<i>Combretum</i> sp.
Leguminosae	<i>Lonchocarpus cruentus</i> *
Meliaceae	<i>Trichilia erythrocarpa</i>
	<i>Trichilia pallida</i> *
	<i>Guarea glabra</i>
Myrsinaceae	<i>Parathesis psychotriodes</i> *
Rubiaceae	<i>Psychotria chiapensis</i>
	<i>Psychotria papantlensis</i>
Zingiberaceae	<i>Costus laevis</i>

* Especies exclusivas a los sitios inundables.

El número de individuos que presentaron minas en los sitios inundables fue de 48, habiendo seis individuos más en el sitio inundable 2. Las especies exclusivas a estos sitios que presentaron minas muestran el mismo patrón que las especies encontradas con agallas en estos sitios, es decir, presentan el menor número de individuos con daño aparente (Tablas 8 y 9).

Tabla 8. Número de especies e individuos totales que presentan minas en el sitio inundable 1.

Familia	Especie	Número de individuos
Rubiaceae	<i>Psychotria chiapensis</i>	6
Leguminosae	<i>Lonchocarpus cruentus</i>	5
Combretaceae	<i>Combretum sp.</i>	3
Zingiberaceae	<i>Costus laevis</i>	3
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> *	2
Myrsinaceae	<i>Parathesis psychotriodes</i> *	2
Total		21

* Especies exclusivas al sitio inundable 1.

Tabla 9. Número de especies e individuos totales que presentan minas en el sitio inundable 2.

Familia	Especie	Número de individuos
Meliaceae	<i>Trichilia erythrocarpa</i>	7
	<i>Guarea glabra</i>	5
Leguminosae	<i>Lonchocarpus cruentus</i> *	4
Araceae	<i>Monstera acuminata</i>	3
Rubiaceae	<i>Psychotria papantlensis</i>	3
Meliaceae	<i>Trichilia pallida</i> *	3
Araceae	<i>Philodendron sagittifolium</i>	2
Total		27

* Especies exclusivas al sitio inundable 2.

3.6 Sitios lomeríos.

Para los lomeríos bajos el número de especies de plantas que no presentaron agallas y minas fue de 112, compartiéndose 16 especies en ambos sitios. De tal modo tenemos 96 especies diferentes para los lomeríos, representando el 85.7 % del total de las especies encontrada en ambos sitios.

En relación a las especies exclusivas a estos sitios, tenemos 33 especies sin daños por insectos formadores de agallas y minadores agrupadas en 23 familias, representando el 34.4 % del total de las especies diferentes encontradas en los lomeríos. Los lomeríos bajos junto con las savannas (45 especies) son los que presentan el mayor número de especies exclusivas a los mismos.

Las familias mejor representadas de estas especies exclusivas son la familia Leguminosae con cuatro especies y la familia Palmae con tres especies (Tabla 10).

El resto de las especies de plantas que no presentan daño por agalleros y minadores se agrupan en 25 familias. Es posible identificar el mismo patrón ocurrido en los inundables en el sentido de que existen especies de plantas que tienen una distribución amplia y que solo en los lomeríos bajos no presentan daño por insectos formadores de agallas o minadores de hojas.

Es importante mencionar que al igual que en los sitios inundables, las especies pertenecientes a la familia Lauraceae que para el caso de los lomeríos fueron dos (*Ocotea cernua* y *Ocotea sp.*) no presentaron daños aparentes por insectos agalleros y minadores .

**Tabla 10. Número de especies exclusivas a los sitios
lomeríos que no presentan agallas y minas.**

<i>Familia</i>	<i>Especie</i>
Actinidiaceae	<i>Saurauia belizensis</i>
Asclepiadaceae	<i>Matelea sp.</i>
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea chica</i> <i>Arrabidaea inaequalis</i>
Bromeliaceae	<i>Androlepsis skinnerii</i>
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> <i>Protium multiramiflorum</i>
Compositae	<i>Eupatorium sp.</i>
Dilleniaceae	<i>Davilla kunthii</i>
Hernandiaceae	<i>Sparattanthium amazonum</i>
Hippocrataceae	<i>Hippocratea excelsa</i>
Lauraceae	<i>Ocotea sp.</i>
Leguminosae	<i>Bauhinia glabra</i> <i>Inga laurina</i> <i>Inga pavoniana</i> <i>Phitecellobium pachypus</i>
Loganiaceae	<i>Strychnos brachistantha</i>
Malpighiaceae	<i>Heteropterys sp.</i>
Melastomataceae	<i>Miconia tomentosa</i>
Nyctaginaceae	<i>Pisonia aculeata</i>
Palmae	<i>Chameadorea concolor</i> <i>Desmoncus quasillarus</i> <i>Reinhardtia simplex</i>
Piperaceae	<i>Peperomia sp.</i> <i>Piper auritum</i>
Polygonaceae	<i>Polygonum longiocreatum</i>
Rhamnaceae	<i>Gouania polygama</i>
Rubiaceae	<i>Psychotria fruticetorum</i>
Sapindaceae	<i>Cupania guatemalensis</i> <i>Serjania paniculata</i>
Sapotaceae	<i>Pouteria campechiana</i>
Simaroubaceae	<i>Pricamnia sp.</i> <i>Pricamnia teapensis</i>

3.6.1 Especies que presentan agallas.

El número de especies de plantas que presentaron agallas en los lomeríos bajos fue de 27 especies, de las cuales 8 se encuentran en ambos sitios. De esta forma el número de especies diferentes con agallas para estos sitios fue de 19 agrupadas en 14 familias (Tabla 11).

En los lomeríos bajos *Croton glabellus* (Euphorbiaceae) es la única especie exclusiva que presenta agallas y representa solo el 5.3 % del total de especies diferentes con agallas en los lomeríos.

Tabla 11. Número de especies diferentes que presentan agallas en los sitios lomeríos bajos

Familia	Especie
Araceae	<i>Monstera acuminata</i>
	<i>Monstera tuberculata</i>
	<i>Philodendron inaequilaterum</i>
	<i>Philodendron tripartitum</i>
Bignoniaceae	<i>Mussatia hyacinthina</i>
Bombacaceae	<i>Quararibea yunckeri</i>
Chrysobalanaceae	<i>Licania platypus</i>
Connaraceae	<i>Rourea schippi</i>
Euphorbiaceae	<i>Croton glabellus</i> *
Guttiferae	<i>Calophyllum brasiliense</i>
Leguminosae	<i>Vatairea lundelli</i>
Melastomataceae	<i>Conostegia icosandra</i>
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>
Myrtaceae	<i>Eugenia nigrata</i>
Ochnaceae	<i>Ouratea lucens</i>
Rubiaceae	<i>Faramea occidentalis</i>
	<i>Psychotria limonensis</i>
	<i>Randia armata</i>
Sapotaceae	<i>Pouteria sp.</i>

* Especies exclusivas a los lomeríos bajos.

Con respecto al el número de individuos que presentaron agallas, encontramos 11 individuos más en el lomerío 1. El total de individuos que presentaron agallas fue de 239 y en relación a los individuos que presentaron minas, la diferencia con estos es de 100 individuos más con agallas que individuos con minas .

Sin duda alguna las especies de plantas que tuvieron el mayor número de individuos con agallas se ubican dentro de la familia Araceae, Estas representan el 50.4% del total de los individuos con daño por insectos agalleros en los dos sitios. Es importante hacer mención que aunque la gama de hospederos es amplia, los insectos formadores de agallas tienden a ocupar en los lomeríos un gran número de hospederos pertenecientes a la familia Araceae (Tablas 12 y 13).

La única especie exclusiva para los lomerios presenta pocos individuos con agallas en comparación con especies que se pueden encontrar en dos o más sitios, repitiéndose el mismo patrón encontrado en los sitios inundables.

Tabla 12. Número de especies e individuos totales que presentaron agallas en el sitio lomerío bajo 1.

Familia	Especies	Número de individuos
Araceae	<i>Philodendron inaequilaterum</i>	31
	<i>Monstera acuminata</i>	22
Ochnaceae	<i>Ouatea lucens</i>	11
Araceae	<i>Monstera tuberculata</i>	10
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>	9
Bombacaceae	<i>Quararibea yunckeri</i>	7
Bignoniaceae	<i>Mussatia hyacinthina</i>	6
Rubiaceae	<i>Psychotria limonensis</i>	6
Guttiferae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	5
Rubiaceae	<i>Faramea occidentalis</i>	5
	<i>Randia armata</i>	4
Euphorbiaceae	<i>Croton glabellus</i> *	3
Connaraceae	<i>Rourea schippi</i>	3
Leguminosae	<i>Vatairea lundellii</i>	3
Total		125

*Especies exclusivas al sitio lomerío bajo 1.

Tabla 13. Número de especies e individuos totales que presentan agallas en el sitio lomerío bajo 2.

Familia	Especie	Número de individuos
Araceae	<i>Monstera acuminata</i>	30
	<i>Philodendron inaequilaterum</i>	21
	<i>Monstera tuberculata</i>	12
Ochanaceae	<i>Ouatea lucens</i>	10
Araceae	<i>Philodendron tripartitum</i>	7
Guttiferae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	7
Myrtaceae	<i>Eugenia nigrita</i>	6
Sapotaceae	<i>Pouteria sp.</i>	5
Bombacaceae	<i>Quararibea yunckeri</i>	4
Melastomataceae	<i>Conostegia icosandra</i>	3
Chrysobalanaceae	<i>Licania platypus</i>	3
Rubiaceae	<i>Psychotria limonensis</i>	3
Leguminosae	<i>Vatairea lundellii</i>	3
Total		114

3.6.2 Especies que presentan minas.

En los lomeríos bajos el número de especies de plantas que presentaron minas es mayor al número de especies con agallas, siendo en total 34 especies de plantas agrupadas en 15 familias y en donde comparten cuatro especies entre ambos sitios (Tabla 14).

Tabla 14. Número de especies diferentes que presentan minas en los sitios lomeríos bajos.

Familia	Especie
Annonaceae	<i>Cymbopetalum mayarum</i>
Araceae	<i>Philodendron aff. sagittifolium</i> *
	<i>Philodendron hederaceum</i>
	<i>Philodendron sagittifolium</i>
	<i>Philodendron scandens</i>
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea patellifera</i> *
	<i>Cydista potosina</i>
	<i>Mussatia hyacinthina</i>
	<i>Paragonia pyramidata</i>
Celastraceae	<i>Wimmeria sp.</i> *
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella mexicana</i> *
Euphorbiaceae	<i>Acalypha arvensis</i>
Malpighiaceae	<i>Tetrapteryx laurifolia</i> *
Melastomataceae	<i>Conostegia icosandra</i>
Meliaceae	<i>Guarea dentata</i> *
	<i>Guarea glabra</i>
	<i>Trichilia erythrocarpa</i>
Myrtaceae	<i>Calyptantes lindeniana</i>
Rhamnaceae	<i>Gouania polygama</i> *
Rubiaceae	<i>Alibertia edulis</i>
	<i>Cephaelis tomentosa</i>
	<i>Palicourea sp.</i>
	<i>Psychotria aff. papantlensis</i>
	<i>Psychotria chiapensis</i>
	<i>Psychotria cuspidata</i>
	<i>Psychotria sp.</i>
Sapindaceae	<i>Cupania aff. glabra</i> *
	<i>Cupania macrophylla</i> *
Sapotaceae	<i>Pouteria sp.</i>
Zingiberaceae	<i>Costus scaber</i>

* Especies exclusivas a los lomeríos bajos.

Por otra parte tenemos nueve especies que solo presentan minas en los lomeríos, mientras que el resto presentan patrones de distribución amplios y solo en estos sitios tienen daños aparentes por insectos minadores de hojas, este patrón también es encontrado en los sitios inundables, lo cual nos puede dar una idea de que las características físicas particulares de estos sitios tienen un efecto sobre el establecimiento de los insectos minadores en sus plantas hospederas.

El número de individuos con minas en los lomeríos fue de 139 en total, habiendo 100 individuos más que presentaron agallas que minas, como es el caso de todos los sitios estudiados. En el lomerío 2 encontramos 23 individuos más que presentaron minas en comparación con el lomerío 1 (Tablas 15 y 16).

Estos sitios se caracterizan por tener un gran número de especies con daños por minadores, aunque el número de individuos por especie es muy bajo (Tablas 15 y 16).

El mayor número de individuos que presentaron minas se agrupan dentro de la familia Rubiaceae, representando el 23.7 % del total de los individuos en ambos sitios. Las especies exclusivas que presentaron minas en los lomeríos se caracterizan por tener pocos individuos en relación al resto de las especies que tienen una distribución amplia a más sitios, concordando con los patrones obtenidos en los inundables.

Tabla 15. Número de especies e individuos totales que presentan minas en el sitio lomerío bajo 1.

Familia	Especie	Número de individuos
Rubiaceae	<i>Psychotria cuspidata</i>	8
	<i>Psychotria sp.</i>	7
Bignoniaceae	<i>Mussatia hyacinthina</i>	6
Meliaceae	<i>Trichilia erythrocarpa</i>	6
Sapindaceae	<i>Cupania aff. glabra *</i>	6
Sapotaceae	<i>Pouteria sp.</i>	6
Euphorbiaceae	<i>Acalypha arvensis</i>	4
Annonaceae	<i>Cymbopetalum mayarum</i>	3
Araceae	<i>Philodendron aff. saggitifolium *</i>	3
Bignoniaceae	<i>Cydista potosina</i>	3
	<i>Paragonia pyramidata</i>	3
Malpighiaceae	<i>Tetrapterys laurifolia *</i>	3
Total		58

* Especies exclusivas al sitio lomerío 1.

Tabla 16. Número de especies e individuos totales que presentan minas en el sitio lomerío 2.

Familia	Especie	Número de individuos
Rubiaceae	<i>Cephaelis tomentosa</i>	8
Meliaceae	<i>Trichilia erythrocarpa</i>	6
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea patellifera</i> *	5
Rhamnaceae	<i>Gouania polygama</i> *	5
Rubiaceae	<i>Palicourea</i> sp.	5
	<i>Psychotria cuspidata</i>	5
Sapotaceae	<i>Pouteria</i> sp.	5
Araceae	<i>Philodendron sagittifolium</i>	4
	<i>Philodendron hederaceum</i>	3
	<i>Philodendron scandens</i>	3
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella mexicana</i> *	3
Meliaceae	<i>Guarea dentata</i> *	3
	<i>Guarea glabra</i>	3
Myrtaceae	<i>Calyptranthes lindeniana</i>	3
Rubiaceae	<i>Psychotria aff. papantlensis</i>	3
	<i>Alibertia edulis</i>	3
Sapindaceae	<i>Cupania macrophylla</i> *	3
Zingiberaceae	<i>Costus scaber</i>	3
Melastomataceae	<i>Conostegia icosandra</i>	2
Rubiaceae	<i>Psychotria chiapensis</i>	2
	<i>Psychotria</i> sp.	2
Celastraceae	<i>Wimmeria</i> sp. *	2
Total		81

*Especies exclusivas al sitio lomerío 2.

3.7 Sitios cársticos o de montaña.

Las especies de plantas que no presentaron agallas ni minas para ambos sitios cársticos suman un total de 123 (en ambos sitios se presentan 21 especies). De tal modo tenemos 102 son diferentes entre si y que se agrupan en 44 familias.

Para los sitios cársticos 30 especies sin daños aparentes por insectos agalleros y minadores son exclusivas a estos sitios, se agrupan en 21 familias representando el 29.4 % del total de las especies diferentes encontradas en ambos sitios , las familias mejor representadas son la familia Acanthaceae con cuatro especies y la familia Euphorbiaceae con tres especies, el resto de las especies sin agallas ni minas se pueden distribuir en dos o más sitios (Tabla 17).

Es posible observar en los sitios cársticos el mismo patrón encontrado tanto en los sitios inundables como en los lomeríos bajos, es decir, que especies con una distribución

amplia y que presentan daño por insectos agalleros y minadores no presenten ningún daño en los sitios cársticos (e.g. *Philodendron sagittifolium* (Araceae) que se distribuye en tres sitios y presenta minas excepto en los cársticos, *Cydista potosina*:Bignoniaceae y *Quararibea yunckeri* (Bombacaceae) que se encuentran en tres sitios diferentes presentando agallas mientras que en los cársticos no presentaron ningún daño).

Por otra parte, un punto interesante es que al igual que en los inundables y los lomeríos, todas las especies pertenecientes a la familia Lauraceae se caracterizan por no presentar agallas ni minas (e. g. *Dalbergia sp.*, *Nectandra salicifolia* y *Nectandra sp.*).

Tabla 17. Especies exclusivas que no presentan agallas ni minas en los sitios cársticos.

Familia	Especie
Acanthaceae	<i>Justicia brevifolia</i>
	<i>Odontonema albiflorum</i>
	<i>Odontonema hondurensis</i>
	<i>Odontonema sp.</i>
Agavaceae	<i>Dracaena americana</i>
Annonaceae	<i>Gutteria sp.</i>
Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i>
Burmanniaceae	<i>Apteri aphylla</i>
Burseraceae	<i>Bursera aff. simaruba</i>
Celastraceae	<i>Crossopetalum puberulum</i>
Convolvulaceae	<i>Merremia sp.</i>
	<i>Merremia tuberosa</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha setosa</i>
	<i>Alchornea latifolia</i>
	<i>Sebastiana standleyana</i>
Gramineae	<i>Pharus latifolius</i>
Guttiferae	<i>Clusia salvinii</i>
Lauraceae	<i>Dalbergia sp.</i>
Leguminosae	<i>Acacia hayesii</i>
	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>
Malpighiaceae	<i>Malpighia glabra</i>
Myrtaceae	<i>Eugenia acapulensis</i>
	<i>Eugenia oesterdeana</i>
Ochnaceae	<i>Sauvagesia erecta</i>
Palmae	<i>Chamaedorea elegans</i>
	<i>Chamaedorea nubium</i>
Piperaceae	<i>Piper amalago</i>
Rubiaceae	<i>Sabiceae villosa</i>
Sapotaceae	<i>Sideroxylon portoricense</i>
Theophrastaceae	<i>Deherainia smaragdina</i>

3.7.1 Especies que presentan agallas en los sitios cársticos.

El total de especies de plantas que presentaron agallas en ambos cársticos fue de 21, compartiéndose entre ambos sitios solo una especie, el resto de las especies se agrupan en 14 familias en donde las mejor representadas son las familias Araceae, Meliaceae, Moraceae, Sapindaceae y Sapotaceae con 2 especies respectivamente.

El número de especies de plantas que solo se encuentran en los sitios cársticos y que presentaron agallas fue de siete, representando el 35 % del total que presentaron agallas en estos sitios (Tabla 18). El resto de las especies con agallas se distribuyen en un intervalo entre dos y siete sitios de estudio presentando agallas en todos estos.

Tabla 18. Número de especies diferentes que presentan agallas en los sitios cársticos.

Familia	Especie
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana alba</i>
Araceae	<i>Monstera acuminata</i>
	<i>Philodendron inaequilaterum</i>
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea florida</i> *
Celastraceae	<i>Wimmeria barletti</i> *
Malpighiaceae	<i>Heteropterys laurifolia</i>
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>
	<i>Trichilia acutanthera</i>
Menispermaceae	<i>Hyperbaena mexicana</i>
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>
	<i>Brosimum lactescens</i> *
Myrtaceae	<i>Eugenia nigrata</i>
	<i>Eugenia sp.</i>
Ochnaceae	<i>Ouratea lucens</i>
Piperaceae	<i>Piper aff. aecuale</i> *
Rubiaceae	<i>Faramea occidentalis</i>
Sapindaceae	<i>Matayba sp.</i> *
	<i>Thouinia paucidentata</i>
Sapotaceae	<i>Pouteria durlandii</i>
	<i>Pouteria sp.</i>

* Especies exclusivas a los sitios cársticos.

El número total de individuos que presentaron agallas para los sitios cársticos fue de 179, habiendo 61 individuos más en el cárstico 1.

Las especies con mayor abundancia de individuos fueron aquellas que presentaron intervalos de distribución a más de dos sitios, mientras que las especies exclusivas a los

cársticos en su mayoría mostraron patrones de menor abundancia concordando con lo encontrado en los sitios inundables y lomeríos bajos (Tablas 19 y 20).

De tal forma, podemos observar que los patrones de distribución de las especies de plantas hospederas pueden tener un efecto sobre la abundancia de insectos formadores de agallas.

Tabla 19. Número de especies e individuos totales que presentan agallas en el sitio cárstico 1.

Familia	Especie	Número de individuos
Araceae	<i>Philodendron inaequilaterum</i>	18
Ochnaceae	<i>Ouratea lucens</i>	18
Piperaceae	<i>Piper aff. aequale</i> *	16
Sapotaceae	<i>Pouteria sp.</i>	15
Malpighiaceae	<i>Heteropterys laurifolia</i>	11
Rubiaceae	<i>Faramea occidentalis</i>	11
Araceae	<i>Monstera acuminata</i>	7
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>	6
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea florida</i> *	5
Myrtaceae	<i>Eugenia nigrita</i>	5
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana alba</i>	4
Meliaceae	<i>Trichilia acutanthera</i> *	4
Total		120

* Especies exclusivas al sitio cárstico 1.

Tabla 20. Número de especies e individuos totales que presentan agallas en el sitio cárstico 2.

Familia	Especie	Número de individuos
Sapotaceae	<i>Pouteria durlandii</i> *	11
Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i> *	9
Myrtaceae	<i>Eugenia sp.</i>	9
Ochnaceae	<i>Ouratea lucens</i>	7
Sapindaceae	<i>Thouinia paucidentata</i>	6
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	5
Menispermaceae	<i>Hyperbaena mexicana</i>	4
Sapindaceae	<i>Matayba sp.</i> *	4
Celastraceae	<i>Wimmeria barletti</i> *	4
Total		59

*Especies exclusivas al sitio cárstico 2.

3.7.2 Especies que presentan minas en los sitios cársticos o de montaña.

El número de especies de plantas que presentaron minas en los sitios cársticos fue de 21, compartiéndose entre ambos sitios una especie. De tal modo tenemos 20 especies diferentes que presentaron minas y que se agrupan en 16 familias.

De este total de especies, diez se presentan solo en estos sitios representando el 50 % del total de las especies diferentes que presentaron minas en los sitios cársticos (Tabla 21).

Tabla 21. Número de especies diferentes que presentan minas en los sitios cársticos.

Familia	Especie
Annonaceae	<i>Cymbopetalum penduliflorum</i> * <i>Desmopsis</i> sp.
Araceae	<i>Anthurium schlechtendalii</i> * <i>Anthurium</i> sp. <i>Philodendron scandens</i> <i>Syngonium chiapensis</i> * <i>Syngonium podophyllum</i>
Dioscorea	<i>Dioscorea bartlettii</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i> sp. *
Guttiferae	<i>Clusia salvinii</i> *
Leguminosae	<i>Cynometra oaxacana</i> *
Malpighiaceae	<i>Tetrapterys</i> sp.
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i> sp. *
Nyctaginacea	<i>Neea aff. belicensis</i> *
Piperaceae	<i>Peperomia obtusifolia</i> *
Sapotaceae	<i>Manilkara sapota</i> *
Smilacaceae	<i>Smilax</i> sp.
Urticaceae	<i>Myriocarpa</i> sp.
Violaceae	<i>Rinorea hummelii</i>

* Especies exclusivas a los sitios cársticos.

El número de individuos que presentaron minas en ambos sitios cársticos fue de 114, habiendo seis individuos más en el sitio cárstico 1. A diferencia de los demás sitios, las especies exclusivas a los cársticos no muestran un patrón consistente en cuanto a presentar la menor abundancia de individuos con daño por insectos minadores de hojas (Tablas 22 y 23).

Tabla 22. Número de especies e individuos totales que presentan minas en el sitio cárstico 1.

Familia	Especie	Número de individuos
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>	30
Sapotaceae	<i>Manilkara zapota</i> *	9
Araceae	<i>Syngonium chiapensis</i> *	4
	<i>Anthurium schlechtendalii</i>	3
Annonaceae	<i>Desmopsis</i> sp.	3
Nyctaginaceae	<i>Neea aff. belicensis</i> *	3
Araceae	<i>Syngonium podophyllum</i>	3
Malpighiaceae	<i>Tetrapteryx</i> sp.	3
Smilacaceae	<i>Smilax</i> sp.	2
Total		60

* Especies exclusivas al sitio cárstico 1.

Tabla 23. Número de especies e individuos totales que presentan minas en el sitio cárstico 2.

Familia	Especie	Número de individuos
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i> sp. *	11
Leguminosae	<i>Cynometra oaxacana</i> *	8
Araceae	<i>Anthurium</i> sp.	5
Dioscorea	<i>Dioscorea bartlettii</i>	4
Araceae	<i>Philodendron scandens</i>	4
Violaceae	<i>Rinorea hummelii</i>	4
Guttiferae	<i>Clusia salvinii</i> *	4
Annonaceae	<i>Cymbopetalum penduliflorum</i> *	4
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>	3
Piperaceae	<i>Peperomia obtusifolia</i> *	3
Urticaceae	<i>Myriocarpa</i> sp.	2
Myrtaceae	<i>Calyptanthus</i> sp. *	2
Total		54

* Especies exclusivas al sitio cárstico 2.

3.8 Sitios sabanas.

Estos sitios se caracterizan por presentar el mayor número de especies de plantas sin daños por insectos formadores de agallas y minadores de hojas. Entre ambos sitios se comparten 29 especies, por lo que el número de especies diferentes para las sabanas fue de 110 agrupadas en 37 familias.

Entre las familias mejor representadas encontramos a la familia Rubiaceae con 16 especies, Melastomataceae con once, Araceae con siete y Leguminosae con seis.

Además, las sabanas presentan el mayor número de especies exclusivas (45) con respecto a los demás sitios, estas se agrupan en 25 familias representando el 40.9 % del total de la riqueza de especies encontrada en las sabanas.

Por otra parte, las especies pertenecientes a la familia Lauraceae (*Nectandra sp.* y *Nectandra salicifolia*) al igual que en los inundables, lomeríos y sitios cársticos o de montaña nunca presentan daños aparentes por insectos formadores de agallas y minadores.

3.8.1 Especies que presentan agallas.

El número de especies de plantas que presentaron agallas en las sabanas fue de 19 especies, compartiéndose cuatro especies entre ambos sitios. De tal modo tenemos 15 especies diferentes agrupadas en 11 familias.

Se encontraron nueve especies con agallas que solo se presentan en estos sitios, representando el 60 % del total de especies diferentes con agallas (Tabla 24).

Tabla 24. Número de especies diferentes que presentan agallas en las sabanas.

Familia	Especies
Burseraceae	<i>Protium multiramiflorum</i>
Combretaceae	<i>Combretum sp.</i> *
Connaraceae	<i>Rourea glabra</i> *
Guttiferae	<i>Calophyllum brasiliense</i>
Leguminosae	<i>Inga vera</i> *
Malpighiaceae	<i>Mascagnia rivularis</i> *
	<i>Heteropterys laurifolia</i>
Melastomataceae	<i>Miconia glaberrima</i> *
Myrtaceae	<i>Eugenia nigríta</i>
Ochanaceae	<i>Ouatea lucens</i>
Rubiaceae	<i>Cephaelis tomentosa</i>
	<i>Chiococca sp.</i> *
	<i>Psychotria aff. papantlensis</i> *
	<i>Psychotria padiflora</i> *
Smilacaceae	<i>Smilax sp.</i> *

* Especies exclusivas a las sabanas.

Con respecto al número de individuos que presentaron agallas en las sabanas tenemos la mayor abundancia de plantas hospederas con daño (304), habiendo 38 individuos más en la sabana 1.

Las especies con mayor abundancia de individuos con daño fueron aquellas que presentaron intervalos de distribución amplios a más de tres sitios de estudio (e.g. *Calophyllum brasiliense*: Guttiferae y *Ouratea lucens*: Ochnaceae (Tablas 25 y 26).

Tabla 25. Número de especies e individuos totales que presentan agallas en la sabana 1.

Familia	Especies	Número de individuos
Guttiferae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	112
Ochnaceae	<i>Ouratea lucens</i>	12
Combretaceae	<i>Combretum sp.</i> *	10
Leguminosae	<i>Inga vera</i> *	10
Melastomataceae	<i>Miconia glaberrima</i> *	8
Rubiaceae	<i>Cephaelis tomentosa</i>	7
Burseraceae	<i>Protium multiramiflorum</i>	6
Rubiaceae	<i>Psychotria padiflora</i> *	5
	<i>Psychotria aff. papantlensis</i> *	1
Total		171

* Especies exclusivas a la sabana 1.

Tabla 26. Número de especies e individuos totales que presentan agallas en la sabana 2.

Familia	Especie	Número de individuos
Guttiferae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	63
Combretaceae	<i>Combretum sp.</i> *	17
Ochnaceae	<i>Ouratea lucens</i>	14
Malpighiaceae	<i>Heteropterys laurifolia</i>	9
Myrtaceae	<i>Eugenia nigrita</i>	9
Rubiaceae	<i>Chiococca sp.</i> *	5
Leguminosae	<i>Inga vera</i> *	5
Smilacaceae	<i>Smilax sp.</i> *	5
Malpighiaceae	<i>Mascagnia rivularis</i> *	3
Connaraceae	<i>Rourea glabra</i>	3
Total		133

* Especies exclusivas a la sabana 2.

3.8.2 Especies que presentan minas.

En las sabanas encontramos la mayor riqueza de especies de plantas que presentaron daños por insectos minadores de hojas (37), compartiéndose entre ambas sabanas tres especies. De tal forma tenemos 34 especies que se agrupan en 14 familias, las mejor representadas son la familia Rubiaceae con trece especies, Guttiferae y Melastomataceae con cuatro especies respectivamente (Tabla 27).

También encontramos especies de plantas que tienen intervalos de distribución a más de dos sitios y que solo en las sabanas presentan minas (e.g. *Mascagnia rivularis*: Malpighiaceae, *Psychotria brachiata*: Rubiaceae y *Thevetia ahouai*: Apocynaceae), lo cual puede reflejar que estos sitios son los que mejores condiciones les ofrecen a los insectos minadores posiblemente por que presentan una gran cantidad de “claros” que favorecen el establecimiento de los insectos.

Las especies de plantas con minas que son exclusivas a las sabanas se agrupan en nueve familias (19 especies), representando el 55.9 % del total de la riqueza de especies que presentan minas en las sabanas.

Tabla 27. Número de especies diferentes que presentan minas en las sabanas

Familia	Especie
Apocynaceae	<i>Thevetia ahouai</i> *
Araceae	<i>Anthurium penthaphyllum</i>
Araliaceae	<i>Dendropanax schippi</i> *
Connaraceae	<i>Cnestidium rufescens</i> *
Dilleniaceae	<i>Doliocarpus dentatus</i>
Flacourtiaceae	<i>Casearia nitida</i> *
Guttiferae	<i>Calophyllum brasiliense</i> *
	<i>Clusia flava</i> *
	<i>Clusia lundelli</i> *
	<i>Clusia minor</i> *
Lacistemaceae	<i>Lacistema aggregatum</i> *
Malpighiaceae	<i>Heteropterys laurifolia</i>
	<i>Mascagnia rivularis</i> *
Melastomataceae	<i>Clidemia hirtella</i> *
	<i>Miconia argentea</i>
	<i>Miconia glaberrima</i>
	<i>Mouriri</i> sp.
Myrtaceae	<i>Eugenia capuli</i>
Passifloraceae	<i>Passiflora cokii</i>
	<i>Passiflora</i> sp.
Rubiaceae	<i>Cephaelis tomentosa</i>
	<i>Chiococca</i> sp. *
	<i>Guettarda macrosperma</i> *
	<i>Guettarda</i> sp. *
	<i>Palicourea padifolia</i> *
	<i>Psychotria aff. changuerensi</i> *
	<i>Psychotria aff. papantlensis</i>
	<i>Psychotria brachiata</i> *
	<i>Psychotria chianguerensi</i>
	<i>Psychotria papantlensis</i>
	<i>Psychotria patens</i> *
	<i>Psychotria</i> sp.
	<i>Rondeletia stachyoidea</i> *
Smilacaceae	<i>Smilax</i> sp.

* Especies exclusivas a las sabanas.

En relación a la abundancia de individuos con minas tenemos que estos sitios presentaron la mayor abundancia de hospederos con daño (202), encontrando 20 individuos más en la sabana 1.

En cuanto a las especies de plantas con minas exclusivas a las sabanas no existe un patrón consistente con el número de individuos dañados, debido a que tanto

encontramos especies con la mayor abundancia (e.g. *Guettarda macrosperma* : Rubiaceae) como especies con la menor abundancia (e.g. *Rondeletia stachyoidea*: Rubiaceae) (Tablas 28 y 29).

Tabla 28. Número de especies e individuos totales que presentan minas en la sabana 1.

Familia	Especie	Número de individuos
Rubiaceae	<i>Guettarda macrosperma</i> *	47
Melastomataceae	<i>Mouriri</i> sp.	11
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> aff. <i>papantlensis</i>	7
	<i>Cephaelis tomentosa</i>	7
Guttiferae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	7
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> aff. <i>changuerensi</i> *	6
	<i>Psychotria papantlensis</i>	6
Guttiferae	<i>Clusia flava</i> *	3
Rubiaceae	<i>Psychotria brachiata</i>	2
Guttiferae	<i>Clusia lundelli</i> *	2
Araceae	<i>Anthurium pentaphyllum</i>	1
Araliaceae	<i>Dendropanax schippi</i> *	1
Flacourtiaceae	<i>Casearia nitida</i> *	1
Lacistemaceae	<i>Lacistema aggregatum</i>	1
Melastomataceae	<i>Clidemia hirtella</i> *	1
	<i>Miconia argentea</i>	1
	<i>Miconia glaberrima</i>	1
Myrtaceae	<i>Eugenia capuli</i>	1
Passifloraceae	<i>Passiflora cokii</i>	1
	<i>Passiflora</i> sp.	1
Rubiaceae	<i>Guettarda</i> sp.	1
	<i>Psychotria chianguerensi</i>	1
	<i>Rondeletia stachyoidea</i> *	1
		111

* Especies exclusivas a la sabana 1.

Tabla 29. Número de especies e individuos totales que presentan minas en la sabana 2.

Familia	Especie	Número de individuos
Rubiaceae	<i>Chiococca sp.</i> *	34
Guttiferae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	10
Malpighiaceae	<i>Heteropterys laurifolia</i>	9
Connaraceae	<i>Cnestidium rufescens</i> *	7
Apocynaceae	<i>Thevetia ahouai</i> *	5
Rubiaceae	<i>Psychotria patens</i> *	5
Guttiferae	<i>Clusia minor</i> *	4
Rubiaceae	<i>Cephaelis tomentosa</i>	4
Lacistemaceae	<i>Lacistema aggregatum</i> *	3
Malpighiaceae	<i>Mascagnia rivularis</i> *	3
Dilleniaceae	<i>Doliocarpus dentatus</i>	2
Rubiaceae	<i>Palicourea padifolia</i> *	2
	<i>Psychotria sp.</i>	2
Smilacaceae	<i>Smilax sp.</i>	1
Total		91

* Especies exclusivas a la sabana 2.

3.9 Sitios Aluviones.

En los sitios aluviones encontramos 100 especies de plantas que no presentaron agallas ni minas, de las cuales 16 especies se presentan en ambos sitios. De este modo, el número de especies sin agallas y minas se reduce a 84 agrupadas en 38 familias.

En particular los sitios aluviones encontramos 19 especies sin daño por insectos agalleros y minadores que solo se encuentran en estos sitios, por lo que se pueden considerar como exclusivas a los mismos, estas especies se agrupan en 15 familias y representan el 22.6 % del total de las especies diferentes que no presentan agallas ni minas en los aluviones (Tabla 30).

Tabla 30. Número de especies diferentes que no presentan agallas ni minas en los sitios aluviones

Familia	Especie
Araceae	<i>Dieffenbachia seguine</i>
	<i>Philodendron seguine</i>
Bombacaceae	<i>Pachira aquatica</i>
	<i>Quararibea guatemalteca</i>
Gramineae	<i>Pharus parvifolius</i>
Leguminosae	<i>Inga lindeniana</i>
Malvaceae	<i>Pavonia schiedeana</i>
Marantaceae	<i>Calathea macrochlamys</i>
Monimiaceae	<i>Mollinedia guatemalensis</i>
Moraceae	<i>Trophis mexicana</i>
Musaceae	<i>Heliconia spissa</i>
Myrsinaceae	<i>Ardisia aff. tuerckheimii</i>
Nyctaginaceae	<i>Neea psychotroides</i>
Palmae	<i>Chamaedorea tepejilote</i>
Piperaceae	<i>Piper aff. sactum</i>
	<i>Piper peltatum</i>
Sapindaceae	<i>Allophylus camstostachys</i>
Urticaceae	<i>Pilea sp.</i>
	<i>Urera caracasana</i>

Para el caso de los sitios aluviones encontramos el mismo patrón que en los sitios inundables, lomeríos bajos, cársticos y savannas, es decir, existen especies en los aluviones que no presentan agallas ni minas, sin embargo, en otros sitios de estudio si presentan daño por insectos agalleros y minadores, (e.g. *Guarea glabra*: Meliaceae, *Syngonium podophyllum*: Araceae).

Por otra parte, la única especie encontrada de la familia Lauraceae (*Ocotea cernua*) carece de agallas y minas, concordando con todas las demás especies de esta familia encontradas en todos los sitios de estudio.

3.9.1 Especies que presentan agallas.

El número total de especies de plantas que presentaron agallas en los aluviones fue de 23 especies, habiendo nueve especies más en el sitio aluvión 1. Ambos sitios comparten cuatro especies, por lo que el número de especies se reduce a 19 especies diferentes agrupadas en 15 familias, las mejor representadas son la familia Araceae con cinco especies y la Bignoniaceae con dos especies.

En relación a las especies que presentan agallas en los aluviones tenemos a seis especies y representan el 36.8 % del total de especies con agallas (Tabla 31).

Tabla 31. Número de especies diferentes que presentan agallas en los sitios aluviones.

Familia	Especie
Araceae	<i>Anthurium penthaphyllum</i>
	<i>Monstera acuminata</i>
	<i>Monstera tuberculata</i>
	<i>Philodendron inaequilaterum</i>
	<i>Syngonium podophyllum</i>
Bignoniaceae	<i>Paragonia sp.</i>
	<i>Paragonia pyramidata</i>
Bombacaceae	<i>Quararibea funebris</i> *
Burseraceae	<i>Protium schippi</i> *
Compositae	<i>Piptocarpha chontalensis</i> *
Euphorbiaceae	<i>Acalypha diversifolia</i>
Flacourtiaceae	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>
Guttiferae	<i>Calophyllum brasiliense</i>
Malpighiaceae	<i>Bunchosia lindeniana</i>
Moraceae	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> *
Ochnaceae	<i>Ouratea lucens</i>
Rubiaceae	<i>Psychotria sp.</i>
Sapindaceae	<i>Serjania mexicana</i> *
Vitaceae	<i>Cissus gossypifolia</i> *

* Especies exclusivas a los sitios aluviones.

En cuanto al número de individuos que presentaron agallas para ambos aluviones tenemos 134, encontrando 38 individuos más en el aluvi6n 1.

Las especies que presentaron el mayor número de individuos con agallas fueron especies que tienen una distribución amplia a mas de cinco sitios de estudio y que generalmente siempre presentan agallas, mientras que las especies exclusivas a los aluviones presentaron un número menor de individuos con agallas, concordando con los patrones obtenidos en los demás sitios de estudio (Tablas 32 y 33).

Tabla 32. Número de especies e individuos totales que presentan agallas en el sitio aluvión 1.

Familia	Especie	Número de individuos
Euphorbiaceae	<i>Acalypha diversifolia</i>	21
Araceae	<i>Monstera acuminata</i>	17
Ochnaceae	<i>Ouratea lucens</i>	8
Malpighiaceae	<i>Bunchosia lindeniana</i>	6
Araceae	<i>Philodendron inaequilaterum</i>	6
Araceae	<i>Monstera tuberculata</i>	6
Burseraceae	<i>Protium schippi</i> *	4
Sapindaceae	<i>Serjania mexicana</i> *	4
Guttiferae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	4
Vitaceae	<i>Cissus gossypifolia</i> *	2
Moraceae	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> *	2
Bombacaceae	<i>Quararibea funebris</i> *	2
Compositae	<i>Piptocarpha chontalensis</i> *	1
Flacourtiaceae	<i>Pleuranthodendron lindeni</i>	1
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp.	1
Bignoniaceae	<i>Paragonia pyramidata</i>	1
Total		86

* Especies exclusivas al sitio aluvión 1.

Tabla 33. Número de especies e individuos totales que presentan agallas en el sitio aluvión 2.

Familia	Especie	Número de individuos
Araceae	<i>Monstera acuminata</i>	15
Araceae	<i>Monstera tuberculata</i>	10
Bombacaceae	<i>Quararibea funebris</i>	8
Araceae	<i>Phylodendron inaequilaterum</i>	6
Bignoniaceae	<i>Paragonia</i> sp.	5
Araceae	<i>Anthurium penthaphyllum</i>	3
Araceae	<i>Syngonium podophyllum</i>	1
Total		48

3.9.2 Especies que presentan minas.

La riqueza de especies que presentaron minas en los sitios aluviones fue de 24 especies diferentes y en donde no se comparte ninguna especie entre ambos sitios, estas se agrupan en 17 familias diferentes, las mejor representadas fueron las familias Araceae y Malpighiaceae con cuatro y tres especies respectivamente.

Las especies exclusivas que solo presentaron minas en los aluviones fueron ocho especies representando el 29.1 % de la riqueza de especies con minas para estos sitios.

En relación al número de individuos que presentaron minas (73), tenemos nueve individuos más en el sitio aluvión 1. Las especies que presentaron mayor número de individuos fueron aquellas de intervalos de distribución a más de dos sitios de estudio, mientras que las especies exclusivas presentaron números menores concordando con los patrones obtenidos en los demás sitios (Tablas 34 y 35).

Tabla 34. Número de especies e individuos totales que presentan minas en el sitio aluvión 1.

Familia	Especie	Número de individuos
Malpighiaceae	<i>Heteropterys laurifolia</i>	6
Leguminosae	<i>Inga pavoniana</i> *	4
Araceae	<i>Anthurium</i> sp.	3
	<i>Syngonium schotianum</i>	3
Rubiaceae	<i>Faramea occidentalis</i>	3
Sapotaceae	<i>Pouteria</i> sp.	3
Araceae	<i>Philodendron scandens</i>	2
Compositae	<i>Piptocarpa chontalensis</i>	2
Piperaceae	<i>Piper flavidum</i> *	2
Commelinaceae	<i>Tradescantia zanoni</i> a *	2
Myrsinaceae	<i>Parathesis membranacea</i> *	2
Malpighiaceae	<i>Bunchosia lindeniana</i> *	2
Nyctaginaceae	<i>Neea</i> sp. *	2
Araceae	<i>Monstera tuberculata</i>	2
Violaceae	<i>Rinorea hummelii</i>	1
Bignoniaceae	<i>Cydista diversifolia</i> *	1
	<i>Paragonia pyramidata</i>	1
Total		41

* Especies exclusivas al sitio aluvión 1.

Tabla 35. Número de especies e individuos totales que presentan minas en el sitio aluvión 2.

Familia	Especie	Número de individuos
Rubiaceae	<i>Psychotria chiapensis</i>	6
Euphorbiaceae	<i>Acalypha arvensis</i>	5
Thirmelliaceae	<i>Dapnopsis trinervia</i> *	5
Chrysobalanaceae	<i>Lycania platypus</i>	5
Connaraceae	<i>Rourea glabra</i>	4
Sapindaceae	<i>Thinouia tomocarpa</i>	4
Malpighiaceae	<i>Tetrapterys</i> sp.	3
Total		32

* Especies exclusivas al sitio aluvión 2.

3.10 Patrones de distribución de las especies de plantas.

Los patrones de distribución del total de la riqueza de especies de plantas son similares a los encontrados en las especies de plantas que presentan agallas y minas, en el sentido de que la mayoría de las especies presentan una distribución restringida a uno o pocos sitios de estudio.

Con respecto al total de la riqueza de plantas en los diez sitios de estudio tenemos patrones de distribución en donde podemos observar que la gran mayoría de las especies (200 especies representando el 53.3%) tienen una distribución restringida a un solo sitio de estudio, 79 especies a dos sitios, 40 especies a tres sitios, 27 especies a cuatro sitios, 12 especies a cinco sitios, 5 especies a seis sitios, 5 especies a siete sitios, 5 especies a ocho sitios, una sola especie a nueve sitios y por último también una especie se puede distribuir en todos los sitios de estudio, por lo que es posible observar que la mayoría de las especies de plantas presentan intervalos de distribución restringidos (Figura 1).



Figura 1. Patrones de distribución del total de la riqueza de plantas encontrada en los sitios de estudio.

En los patrones de distribución de las especies de plantas que presentaron agallas se puede observar un gradiente de distribución, en donde la mayoría de estas se restringen a un solo sitio (45 especies), significando el 66.6 % del total de las especies que presentan agallas, trece especies cuya distribución es en dos sitios de estudio, cinco especies a tres sitios de estudio, ninguna especie a cuatro sitios, una sola especie a cinco sitios, tres especies a seis sitios, una especie a siete sitios, ninguna especie en ocho y nueve sitios y una sola especie se distribuye en los diez sitios, habiendo un total de 69 especies de plantas diferentes que presentaron agallas (Figura 2).

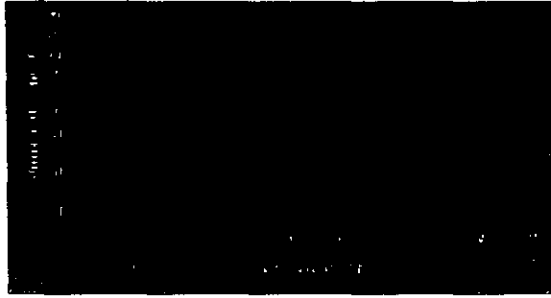


Figura 2. Patrones de distribución de las especies de plantas que presentan agallas en los sitios de estudio.

Por otra parte, encontramos 100 especies diferentes de plantas que presentaron minas en los diferentes sitios de estudio. Los patrones de estas especies que presentaron minas tienen intervalos de distribución menores que los insectos formadores de agallas, ya que la mayor distribución de especies de plantas alcanza como máximo cuatro sitios de estudio.

De tal modo, tenemos que la mayoría de las especies de plantas (70) se encuentran restringidas a un solo sitio representando el 70% del total de las especies diferentes que presentaron minas, 20 especies que se distribuyen en dos sitios, 13 especies en tres sitios y cinco especies en cuatro sitios (Figura 3).

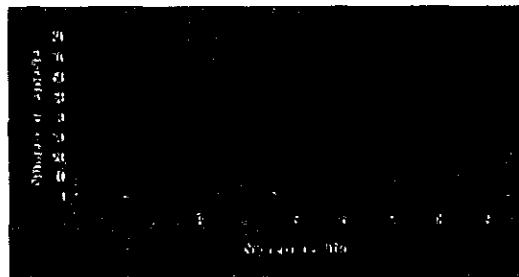


Figura 3. Patrones de distribución de las especies de plantas que presentan minas en los sitios de estudio.

En general podemos decir que existe una tendencia a aumentar la riqueza de especies de insectos formadores de agallas en plantas hospederas que tienen patrones de distribución restringidos a un solo sitio de estudio y conforme los intervalos de

distribución se van incrementando la riqueza de especies de insectos formadores de agallas disminuye considerablemente.

Patrones similares ocurren con los insectos minadores de hojas, existiendo la gran diferencia en que ningún hospedero tiene intervalos de distribución mayores a cuatro sitios de estudio.

Es notable observar que el 22.5% del total de las especies de plantas que presentan intervalos de distribución restringidos a un solo sitio de estudio presentan daño por insectos formadores de agallas, mientras que el 37.5% del total de especies de plantas con esta misma distribución presentan daños aparentes por insectos minadores.

Como podemos observar, los patrones de distribución de las especies de plantas hospederas tienen un efecto sobre la riqueza de especies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas.

3.11 Similitud entre “replicas” y entre los diferentes sitios.

Los resultados para el total de la riqueza encontrada en todos los sitios de estudio muestran que en el índice de similitud de especies de Driver y Kroeber los sitios más afines en la composición de sus especies de plantas fueron la sabana 1 con la sabana 2, el aluvión 1 con el aluvión 2 y el lomerío bajo 1 con el lomerío bajo 2. Los sitios menos afines entre si fueron el inundable 2 con la sabana 2, la sabana 1 con el aluvión 2 y el lomerío bajo 1 con la sabana 2 (Tabla 36).

	Inun.1	Inun.2	Lom.1	Lom.2	Cárs.1	Cárs.2	Sab.1	Sab.2	Aluv.1	Aluv.2
Inun.1	*	35.4	27.2	22.5	16.5	17.5	12.9	12.4	32.0	24.3
Inun.2		*	25.0	30.2	27.1	22.1	11.3	8.4	33.4	23.5
Lom.1			*	40.3	28.1	18.5	17.2	10.2	35.3	21.0
Lom.2				*	21.5	23.9	21.8	25.3	24.3	31.6
Cárs.1					*	31.5	12.7	15.6	23.1	17.8
Cárs.2						*	12.3	14.2	20.8	18.8
Sab.1							*	42.1	13.8	8.8
Sab.2								*	11.2	28.0
Aluv.1									*	41.4
Aluv.2										*

Tabla 36. Riqueza de especies entre los diferentes sitios de estudio utilizando el índice de similitud de Driver y Kroeber, en negritas se indican los valores más altos y más bajos.

Para el índice de similitud de especies de Jaccard los sitios más afines fueron la sabana 1 con el aluvión 1, lomerío 2 con la sabana 2 y la sabana 1 con la sabana 2. Los

sitios menos afines entre si fueron la sabana 1 con el aluvi3n 2, la sabana 2 con el aluvi3n 2 y el c3rstico 1 con el aluvi3n 2 (Tabla 37).

	Inun.1	Inun.2	Lom.1	Lom.2	C3rs.1	C3rs.2	Sab.1	Sab.2	Aluv.1	Aluv.2
Inun.1	*	79.2	75.0	73.0	72.9	74.7	70.7	71.9	75.1	67.5
Inun.2		*	79.8	78.9	79.3	80.8	75.7	76.6	80.1	66.1
Lom.1			*	87.9	87.6	80.7	83.5	84.8	88.9	63.9
Lom.2				*	89.1	80.2	89.4	92.0	89.0	63.0
C3rs.1					*	81.9	86.7	88.2	89.0	62.9
C3rs.2						*	77.7	79.0	80.8	64.7
Sab.1							*	90.8	95.6	60.8
Sab.2								*	86.9	62.8
Aluv.1									*	65.9
Aluv.2										*

Tabla 37. Riqueza de especies entre los diferentes sitios de estudio utilizando el 3ndice de similitud de Jaccard, en negritas se indican los valores m3s altos y m3s bajos.

El 3ndice de similitud de Simpson muestra que los sitios m3s afines de acuerdo a la composici3n de sus especies de plantas fueron el aluvi3n 1 con el aluvi3n 2, la sabana 1 con la sabana 2 y el lomerio bajo 1 con el lomerio bajo 2. Los sitios menos afines fueron el inundable 2 con la sabana 2, el lomerio bajo 1 con la sabana 2 y la sabana 1 con el aluvi3n 2 (Tabla 38).

	Inun.1	Inun.2	Lom.1	Lom.2	C3rs.1	C3rs.2	Sab.1	Sab.2	Aluv.1	Aluv.2
Inun.1	*	36.6	29.6	25.4	18.3	18.3	15.5	14.1	35.2	26.2
Inun.2		*	26.3	32.9	28.9	22.4	13.2	9.2	35.5	29.5
Lom.1			*	41.7	40.5	19.2	19.0	10.7	35.7	24.6
Lom.2				*	21.8	25.6	23.3	25.6	31.4	29.5
C3rs.1					*	33.3	13.8	16.1	23.3	21.3
C3rs.2						*	14.1	15.4	21.8	21.3
Sab.1							*	44.6	15.1	11.5
Sab.2								*	11.6	34.4
Aluv.1									*	49.2
Aluv.2										*

Tabla 38. Riqueza de especies entre los diferentes sitios de estudio utilizando el 3ndice de similitud de Simpson, en negritas se indican los valores m3s altos y m3s bajos.

El 3ndice de similitud de Driver y Kroeber en las especies que presentaron agallas muestra que los sitios m3s afines en su composici3n de especies de plantas fueron el lomerio1-lomerio2, inundable2-lomerio1 y la sabana1-sabana2. En este caso

existen sitios que no comparten especies entre si y cuyos valores de similitud se representan con un cero (Figura 7).

En el caso de las especies que presentaron minas, el índice de similitud de Drive y Kroeber indica que los sitios más afines entre si de acuerdo a su composición de especies de plantas fueron el cárstico2-aluvión1, sabana1-sabana2 y el inundable2-lomería2. Los sitios que no comparten especies entre si se representan con ceros (Tabla 39).

Especies que presentaron agallas										
	Inun.1	Inun.2	Lom.1	Lom.2	Cárs.1	Cárs.2	Sab.1	Sab.2	Aluv.1	Aluv.2
Inun.1	*	14.8	22.2	15.4	0	18.5	9.2	8.8	20.8	10.5
Inun.2	15-4	*	42.9	37.1	30.9	0	8.9	8.5	40.1	40.4
Lom.1	0	10.9	*	59.3	38.6	8.9	17.8	16.9	33.4	30.3
Lom.2	8.7	16.1	24.6	*	32.0	9.2	18.5	26.3	34.7	31.4
Cárs.1	0	12.6	0	0	*	9.6	9.6	18.3	21.6	21.8
Cárs.2	0	0	0	12.3	9.6	*	11.1	10.5	8.3	0
Sab.1	0	7.9	0	8.9	0	0	*	42.2	16.7	0
Sab.2	0	0.	7.7	5.7	8.9	0	16.7	*	15.8	0
Aluv.1	0	0	14.0	10.3	0	21.0	0	6.5	*	37.8
Aluv.2	15.4	0	10.9	8.0	12.6	0	0	0	0	*

Especies que presentaron minas

Tabla 39. Comparación de la riqueza de especies de plantas que presentaron agallas y minas entre los diferentes sitios de estudio utilizando el índice de similitud de Drive y Kroeber.

En negrita se indican los valores más altos de este índice.

El índice de Jaccard utilizado para analizar la similitud de las especies que presentaron agallas muestra que los sitios más afines entre si fueron el lomerío bajo1-lomería bajo2, inundable2-lomería1 y el inundable2-aluvión1. Los sitios menos afines entre si de acuerdo a la composición de especies que presentaron agallas fueron cárstico2-aluvión2, sabana1-aluvión2 y la sabana2-aluvión2.

Para el caso de las especies que presentaron minas, el índice de Jaccard muestra que los sitios más similares entre si fueron el lomerío1-sabana1, lomerío2-cárstico2 y cárstico2-aluvión1 (Tabla 40).

Especies que presentaron agallas

	Inun.1	Inun.2	Lom.1	Lom.2	Cárs.1	Cárs.2	Sab.1	Sab.2	Aluv.1	Aluv.2
Inun.1	*	25.3	31.4	26.4	12.0	22.4	15.7	16.7	28.7	13.7
Inun.2	19.3	*	50.9	43.7	36.6	9.0	15.1	16.1	45.5	31.6
Lom.1	6.0	14.3	*	62.1	42.7	15.1	21.3	22.3	40.2	25.4
Lom.2	9.5	14.1	26.2	*	38.8	15.7	22.4	30.1	39.2	27.1
Cárs.1	6.0	17.1	9.0	9.0	*	16.3	16.3	24.7	28.7	20.4
Cárs.2	6.0	7.0	12.0	26.7	16.3	*	19.1	18.0	14.2	7.0
Sab.1	6.0	9.7	12.0	28.7	9.0	12.0	*	45.0	19.5	7.0
Sab.2	6.0	7.0	18.1	17.5	15.1	12.0	24.0	*	20.5	7.0
Aluv.1	6.0	7.0	21.8	24.1	9.0	26.6	17.0	18.9	*	28.0
Aluv.2	19.3	7.0	14.3	10.5	17.1	7.0	7.0	7.0	7.0	*

Especies que presentaron minas

Tabla 40 Comparación de la riqueza de especies que presentaron agallas y minas entre los diferentes sitios de estudio utilizando el índice de similitud de Jaccard.

En negrita se indican los valores más altos de este índice.

El índice de Simpson utilizado para analizar la similitud existente de especies que presentaron agallas entre los diferentes sitios de estudio muestra que los sitios más afines fueron el lomerío bajo1-lomería bajo2, inundable2-aluvión2 y aluvión1-aluvión2. Para las especies que presentaron minas éste índice muestra que los sitios más similares entre si en su composición de especies fueron el lomerío1-lomería2, inundable2-lomería2 y la sabana1-sabana2 (tabla 41).

Especies que presentan agallas

	Inun.1	Inun.2	Lom.1	Lom.2	Cárs.1	Cárs.2	Sab.1	Sab.2	Aluv.1	Aluv.2
Inun.1	*	15.4	23.1	15.4	0	22.2	11.1	10.0	23.1	14.3
Inun.2	16.7	*	42.9	38.5	33.3	0	11.1	10.0	42.9	57.1
Lom.1	0	14.3	*	61.5	41.7	11.1	22.2	20.0	35.7	42.9
Lom.2	16.7	28.6	33.4	*	33.3	11.1	22.2	30.0	38.5	42.9
Cárs.1	0	14.3	0	0	*	11.1	11.1	20.0	25.0	28.6
Cárs.2	0	0	0	16.7	11.1	*	11.1	11.1	11.1	0
Sab.1	0	14.3	0	9.0	0	0	*	44.4	22.2	0
Sab.2	0	0	8.3	7.1	11.1	0	21.4	*	20.0	0
Aluv.1	0	0	16.7	11.8	0	25.0	0	7.1	*	57.1
Aluv.2	16.7	0	14.3	14.3	14.3	0	0	0	0	*

Especies que presentan minas

Tabla 41. Comparación de la riqueza de especies que presentaron agallas y minas entre los diferentes sitios de estudio utilizando el índice de similitud de Simpson..

En negrita se indican los valores mas altos de este índice.

3.11 Abundancia de agallas en los sitios de estudio.

La abundancia de agallas en los diferentes sitios de estudio muestra que en los sitios más secos como las savannas se encontró el mayor promedio de agallas por especie de planta hospedera (llegando a encontrarse hasta 2,500 agallas por especie), mientras que el menor promedio de agallas por planta se ubico en el sitio aluvión 2 (menor a 250 agallas por especie) (Figura 4).

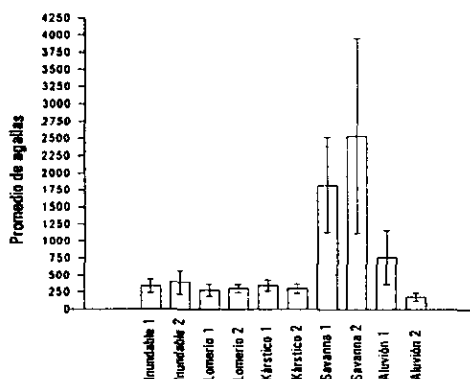


Figura 4. Promedio de agallas por especie encontrada en cada sitio de estudio.

En relación al número de agallas por cada individuo (planta) el mayor promedio de agallas se encontró en el sitio inundable 1 (158 agallas por cada individuo), mientras que el sitio aluvión 2 promedio el menor número de agallas por individuo de todos los sitios estudiados (25 agallas) (Figura 5).

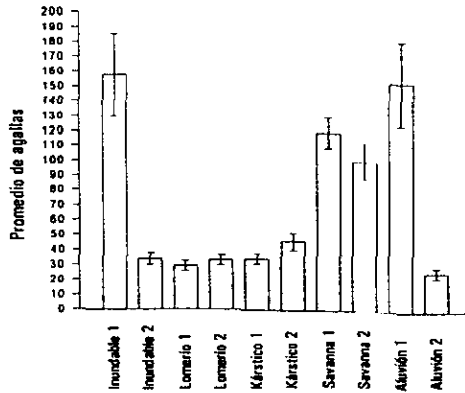


Figura 5. Promedio de agallas por individuo muestreado en los diferentes sitios de estudio.

Con respecto a las especies de plantas que presentaron agallas y cuyos intervalos de distribución son amplios a más de cinco sitios diferentes, solo encontramos a *Calophyllum brasiliense* (Guttiferae) y *Ouratea lucens* (Ochnaceae).

C. brasiliense en los sitios inundables presentó el menor promedio de agallas (36 agallas), mientras que en los lomerío bajos presentó el mayor número de agallas (200 agallas) (Figura 6).

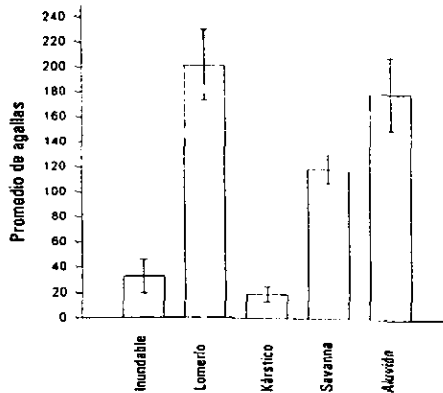


Figura 6. Promedio de agallas de *C. brasiliense* en los diferentes sitios de estudio.

Ouratea lucens tiene una distribución similar a la de *C. brasiliense*, y de igual forma que esta, el sitio en donde *O. lucens* promedio el menor número de agallas por individuo fue en los sitios inundables (7 agallas), mientras que el promedio mayor de agallas para esta especie se encontró en los aluviones (56 agallas) (Figura 7).

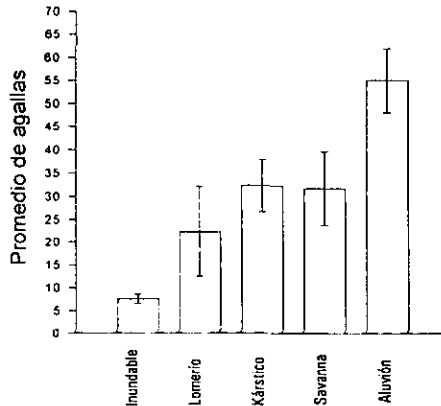


Figura 7. Promedio de agallas que presenta *O. lucens* en los diferentes sitios de estudio.

Ambos casos nos muestran que la tendencia de estas especies que presentan intervalos de distribución amplios, es presentar una menor abundancia de agallas en los sitios donde la humedad relativa es mayor (inundables).

V. DISCUSION.

De la totalidad de las especies de plantas encontradas en los diferentes sitios elegidos para este estudio, el 29.8% de estas presentan daños por insectos agalleros y minadores. De éstas, se encontró que el mayor número de especies de plantas presentó daños por minadores que por insectos agalleros.

Nuestros resultados muestran que este patrón está determinado en gran medida por factores abióticos como la calidad del suelo en términos del contenido de nutrientes, de la humedad relativa que existe en el ambiente, de factores como la misma heterogeneidad del hábitat, así como de los patrones de distribución de las plantas hospederas, aunque es importante el considerar factores que en este trabajo no fueron evaluados como la depredación, parasitismo, competencia intra e interespecífica y procesos de colonización, los cuales pueden restringir la diversificación de ambos gremios de insectos (Mopper et al., 1984; Kahn y Cornell, 1989).

En cuanto a la riqueza de especies de plantas, en muchos estudios no se ha encontrado un patrón general que nos muestre que la calidad del suelo sea un parámetro consistente. En nuestro estudio, la calidad del suelo relacionado con la riqueza de especies muestra resultados variables.

La menor riqueza de especies de plantas se encontró en los sitios inundables, los cuales tienen suelos arcillosos con poca capacidad de aireación, drenaje muy deficiente y una menor cantidad de nutrientes con respecto a los demás sitios de estudio. Este resultado concuerda con la hipótesis de que los factores del suelo están determinando la riqueza de especies de plantas (Clinebell, 1995) y por lo sugerido por Gentry (1982) y Adams (1989) que argumentan que la riqueza de especies de plantas se incrementa con el aumento en la fertilidad y nutrientes presentes en el suelo, aunque la textura del suelo también puede aumentar la facilidad con la que las raíces puedan penetrar y por lo tanto puede tener un efecto sobre la riqueza de plantas encontrada en un sitio determinado.

Para el caso de las sabanas, que son los sitios que presentaron la mayor riqueza de especies de plantas, el factor de la calidad del suelo no explica esta mayor riqueza, ya que estos sitios tienen una cantidad intermedia de nutrientes en comparación con el resto de los sitios, pero si concuerda con lo encontrado por Asthon (1977, 1992) que al comparar sitios que presentaban un gradiente en el contenido de nutrientes, encontró que los sitios

con mayor riqueza de especies de plantas son los que presentaron un contenido de nutrimentos intermedio.

Otra explicación a este patrón es que la alta disponibilidad de luz en sitios expuestos favorece el establecimiento de muchas especies que se ven limitadas en otros sitios por este recurso. Además existen antecedentes de que estos sitios son de origen reciente, ya que se ha documentado la existencia de distintos grados de perturbación humana desde el periodo preclásico durante el florecimiento de la cultura maya (Siebe et al. 1997).

En cuanto a la primer hipótesis que se refiere a la relación que puede existir entre la calidad del suelo y la riqueza y abundancia de especies de insectos agalleros y minadores de hojas se basa principalmente en la idea de que las plantas que se desarrollan en suelos pobres en nutrimentos tienen niveles bajos de defensas, lo cual aumenta la probabilidad de colonización por parte de los insectos formadores de agallas (Price, et al., 1991).

La mayor riqueza de especies de insectos agalleros se encontró en los sitios en donde la calidad del suelo es menor (inundables), apoyando nuestra primer hipótesis planteada sobre la calidad del suelo, que predice que los sitios que poseen suelos con bajo contenido de nutrimentos y materia orgánica serán los sitios más atacados por insectos agalleros y minadores. Este patrón es consistente con la idea de que en plantas que crecen sobre suelos con niveles bajos de nutrimentos poseen menos defensas químicas (Duffey & Bloem, 1986). Además, Carrol (1988) sugiere que la colonización y sobrevivencia de especies de insectos agalleros es muy baja en plantas cuya concentración de nutrimentos es muy elevada, ya que los nutrimentos se pueden convertir en sustancias tóxicas para los insectos formadores de agallas.

Para los sitios que presentaron los suelos más nutritivos (aluviones) no son en los que la riqueza de especies de insectos formadores de agallas sea la menor. Esto posiblemente sea debido a que la cantidad de nutrimentos contenidos en el suelo no son incorporados inmediatamente a su sistema químico de defensa ya que estos suelos se caracterizan por tener mucho material suelto, el cual periódicamente es removido presentando procesos drásticos de erosión.

Además, existen otros factores que no han sido contemplados en el presente estudio y que tienen un efecto sobre la riqueza de especies de insectos formadores de agallas como el papel que juegan los enemigos naturales, el parasitismo, la capacidad de colonización de

los insectos y los patrones de distribución espacial y temporal de los agalleros Ananthkrishan (1984). Así mismo, las propiedades de la planta, su arquitectura y el rango geográfico son características importantes para los insectos. Además, es importante considerar que la riqueza de especies depende en gran medida de los sitios de "reacción"(sitios de formación de la agalla), y de factores indirectos como el clima que pueden alterar estos sitios (Weis,1988).

Además, la preferencia de un hábitat por parte de los insectos agalleros se puede basar en el número y tamaño de las hojas que tienen las plantas (Zucker 1982; Weis et al. 1988), parámetro que en este estudio no fue considerado.

Mientras que los sitios con la menor riqueza de especies de insectos agalleros fueron las sabanas cuyos suelos no son los más nutritivos, pero contienen el mayor intercambio de calcio, magnesio, potasio y sodio de todos los sitios estudiados. El papel que desempeñan estos elementos en la nutrición de las plantas ha sido bien documentado (Coleman, 1989). Sería importante investigar si existe alguna relación de estos elementos con el sistema de defensa química de la planta ante insectos agalleros y minadores, ya que en los sitios inundables donde se presentó la mayor riqueza de especies de insectos agalleros es el sitio con menor intercambio de estos elementos. Así mismo, es posible que en las sabanas la menor riqueza de especies de insectos agalleros se deba simplemente a estrategias defensivas en las plantas al reducir la disponibilidad de nutrimentos esenciales para el desarrollo de los herbívoros (Rhoades y Cates 1976).

Los patrones obtenidos en el presente estudio sugieren que la composición de nutrimentos (orgánicos e inorgánicos) contenidos en los suelos no determinan de manera preponderante la colonización de las distintas especies de plantas por parte de los insectos agalleros, sino que bajo ciertas condiciones constituyen factores determinantes de la riqueza de especies, mientras que en otras condiciones otros factores no analizados en profundidad en este estudio podrían explicar la variación encontrada. Así, por ejemplo, en condiciones pobres de nutrimentos como en el caso de los sitios inundables, factores físicos influyen en el establecimiento de las plantas, adquisición de elementos nutritivos y por consecuencia, en el desarrollo de defensas químicas en contra de los insectos agalleros. Por el contrario, en situaciones donde los elementos nutritivos no son un factor limitante, otros procesos

como los de interacción biótica entre insectos (e.g. competencia interespecifica, depredación) puedan explicar la variación encontrada.

De tal modo nuestra hipótesis calidad del suelo- riqueza de especies de insectos formadores de agallas no se cumple en su totalidad, pero si muestra un patrón general en los sitios inundables (menor calidad de suelo-mayor riqueza de especies de agalleros)

En el caso de los insectos minadores no se muestra la misma relación encontrada en los insectos formadores de agallas entre el contenido de nutrimentos en el suelo y la riqueza de especies de insectos minadores. En este caso se muestra una correlación positiva entre ambos parámetros, es decir, que los sitios con suelos más nutritivos, la riqueza de especies de minadores fue mayor con relación a sitios más pobres en nutrimentos. Puesto que los minadores hacen uso de los productos de la fotosíntesis de manera directa, es posible que este patrón este más relacionado a la disponibilidad del recurso foliar (e.g. número de hojas, mayor superficie foliar) que de los nutrimentos en el suelo.

En relación a la segunda hipótesis que se refiere al efecto de la humedad sobre la riqueza y abundancia de especies de insectos agalleros y minadores de hojas se basa principalmente en la idea de que la agalla es una estructura derivada de la adaptación a condiciones ambientales adversas, tales como la limitación de agua, protección ante parásitos y depredadores.

Los patrones observados muestran que en los sitios más secos (sabanas) se presenta la menor riqueza de especies, aún cuando presentan la mayor abundancia en cuanto al número de individuos de especies de plantas colonizadas.

Esto puede deberse a que en los sitios sabanas existen especies de plantas dominantes que presentan daños por insectos formadores de agallas, las cuales disminuyen potencialmente el establecimiento de otras especies disminuyendo la riqueza de especies en estos sitios. Otro factor importante es que este resultado puede estar relacionado con la variación en la capacidad de colonización entre las especies de insectos agalleros. Ciertas especies son capaces de soportar las condiciones de falta de agua en sitios expuestos como las sabanas, colonizando el mayor número posible de individuos, concordando de alguna manera con los argumentos de Price y Fernández (1992) sobre la existencia de una mayor abundancia y sobrevivencia de individuos en cada especie de insecto agallero en sitios

secos, mientras que en sitios más húmedos encuentran que la mortalidad se incrementa por parasitismo y la abundancia de los individuos de cada especie es significativamente menor.

Además, encontramos una mayor abundancia de agallas por especie y por individuo muestreado en los sitios relativamente más secos como las savannas. Esto puede traer como consecuencia que pocas especies estén representadas en la comunidad de insectos agalleros en este tipo de sitios.

En cuanto a los insectos minadores, los resultados obtenidos muestran que existe una mayor preferencia de especies de hospederos en los sitios más secos como en las savannas por parte de estos. Si consideramos que los minadores utilizan directamente los productos de la fotosíntesis para su desarrollo debido a que estos se encuentran más expuestos, y que en estos sitios existe la presencia de hojas verdes todo el tiempo (habiendo una mayor probabilidad de encontrar hojas de mayor calidad), es posible entender la presencia de una mayor riqueza de especies y abundancia en cuanto al número de individuos de plantas colonizadas por minadores en los sitios secos como las savannas. Mientras que los sitios inundables muestran patrones contrarios encontrándose la menor riqueza de especies de minadores y al mismo tiempo la menor abundancia de individuos.

Los patrones encontrados en cuanto a la relación del hábitat seco-riqueza de especies de insectos agalleros, no determinan la posible colonización de las diferentes especies de plantas hospederas por parte de los insectos agalleros, pero si la abundancia de individuos colonizados con agallas en distintos estadios, posiblemente este patrón suceda como una estrategia para mantener el pool de insectos en este tipo de hábitat, ya que la mayoría de los insectos agalleros se reproducen una sola vez al año (historias de vida univoltinas Weiss, 1988) y de esta manera es posible encontrar insectos en cualquier periodo del año.

Para los insectos minadores, los patrones muestran que el factor de humedad relativa sí determina en gran medida la riqueza y abundancia de especies de insectos minadores, concordando con las expectativas esperadas en nuestra hipótesis planteada.

En relación a la heterogeneidad del hábitat, podemos mencionar que este factor aumenta la probabilidad de ocupación de diferentes parches de plantas hospederas, aumentando por un lado la riqueza de especies de insectos formadores de agallas y

minadores de hojas, la reproducción local, mayores recursos y por otro lado disminuyendo las posibilidades de emigración y extinciones a nivel local (Washburn, 1981).

Distribución espacial de los géneros de hospederos.

La distribución geográfica de las plantas hospederas es un factor importante en la distribución de la riqueza de especies de insectos formadores de agallas e insectos minadores, debido a la especificidad mostrada entre ambos gremios de insectos y sus plantas hospederas, encontrando insectos que tienen una distribución a más de un sitio (Price, 1980; Bodfray, 1982; Strong et al. 1984).

En nuestro estudio el ámbito de distribución geográfica a nivel local de los hospederos (poblaciones de plantas en una área específica) parece explicar en gran medida la variación existente en la riqueza de especies locales (el número total de especies de insectos asociados con una población de hospederos en un sitio en particular) de insectos agalleros y minadores concordando con Cornell & Washburn (1979) y Cornell (1985) que encuentran que el rango de distribución geográfica del hospedero tiene efecto sobre la riqueza de especies de insectos agalleros (avispa cinípido).

Existen especies de plantas hospederas que presentan patrones de distribución restringidos a un sólo sitio de estudio que presentan la mayor riqueza de especies tanto de insectos agalleros como de minadores, del mismo modo las plantas hospederas con patrones de distribución amplia a más de tres sitios de estudio encontramos una menor riqueza de especies de insectos, por lo que es importante el considerar el papel que desempeña el rango de distribución de las plantas hospederas sobre la riqueza de especies de ambos gremios de insectos.

En este trabajo pudimos constatar que más del 50% de las especies de plantas hospederas que tienen una distribución amplia a más de tres sitios de estudio sólo presentan agallas y el 40% sólo presenta minas. En general, las especies de plantas muestreadas en los diez sitios de estudio que tienen una distribución muy amplia (a más de cinco sitios de estudio) muestran un patrón general que indica que el 95% de las veces estas especies de amplia distribución presentan daños aparentes por insectos agalleros.

Considerando la especificidad que existe entre los géneros de insectos agalleros y los géneros de las plantas hospederas (tanto que existe una acción recíproca de la planta,

formando diferentes tipos de agallas y en donde se involucran varios patrones morfogénéticos (Ananthakrishnan,1984) y el rango de distribución geográfica de los hospederos encontramos cierto patrón que nos permite establecer que la mayoría de las especies de insectos agalleros y minadores presentan rangos de distribución cortos o restringidos a pequeñas distancias, lo cual puede estar determinado principalmente por el rango de distribución geográfica del hospedero y que en casos en donde los hospederos presentan rangos de distribución más amplios, normalmente estas especies siempre presentan agallas o minas (e.g. *C. brasiliense* y *O. lucens*).

Otro punto que se deriva de este trabajo, es que las especies de plantas hospederas que resultaron ser exclusivas para cada sitio estudiado, presentaron la menor abundancia de individuos colonizados por insectos agalleros en general. Esto posiblemente esta relacionado con la capacidad que los distintos taxa de hospederos han tenido para mantenerse en condiciones ambientales específicas a lo largo del tiempo, y que las especies nativas se encuentran mejor adaptadas y pueden asignar más recursos a la defensa química. Además de que los taxa nativos pueden presentar defensas químicas que están conformadas por compuestos cuya síntesis se inicia o se incrementa en respuesta al ataque de herbívoros (Hare,1992).

En relación a las especies de plantas hospederas que presentan rangos de distribución amplios presentan una mayor abundancia de agallas (número de plantas con daño) este resultado posiblemente se deba a una tipo de estrategia por parte de los insectos formadores de agallas para mantener el "pool" de insectos durante todo el año (ya que estos tienden a tener historias de vida univoltinas) (Weiss,1988), de esta manera es posible encontrar insectos en cualquier periodo del año.

Este mismo patrón es consistente en los insectos minadores, excepto en los sitios sabanas en donde la mayor abundancia de minas se presenta en especies de plantas nativas a estos sitios (distribución restringida).

Por otra parte, los índices de similitud de Driver-Kroeber y de Simpson muestran que los patrones de distribución de las especies de plantas en nuestros sitios de estudio a nivel local presentan un número bajo de especies compartidas, y que los sitios más similares entre si son las "replicas" de las sabanas, aluviones y lomeríos. Esto nos dice el gran contraste existente entre los diez sitios estudiados con respecto a la composición de las

especies de plantas, por lo que pueden ser más significativas nuestras comparaciones en los resultados obtenidos. El índice de Jaccard utilizado también para estos sitios nos muestra valores muy altos de similitud de especies entre los sitios debido a que este reúne en una sumatoria a las especies más abundantes y menos abundantes de la flora existente en cada sitio.

Para las especies de plantas que presentaron agallas, los tres mayores índices de similitud encontrados entre los sitios son mayores al 50%, lo que nos indica que la mayoría de los insectos agalleros se encuentran en plantas cuya distribución es en general restringida a uno o muy pocos sitios de estudio. Para los insectos minadores este patrón todavía es más marcado, ya que los índices de similitud más altos están alrededor del 30% de especies compartidas entre los diez sitios de estudio. Estos índices soportan más aún la idea de que el rango de los hospederos tiene un papel muy importante en la distribución de la riqueza de insectos agalleros y minadores.

Dentro de las familias de plantas más importantes con relación a la mayor riqueza de especies de insectos agalleros encontrada tenemos a las familias Araceae (con once especies), Rubiaceae (ocho especies), Bignoniaceae (siete especies), Malpighiaceae (tres especies), Moraceae (tres especies) y Sapindaceae (tres especies). Para el caso de los insectos minadores, las familias de hospederos mejor representadas son Rubiaceae (18 especies), Araceae (doce especies), Bignoniaceae (cinco especies), Malpighiaceae (cinco especies), Melastomataceae (cinco especies) y Guttiferae (cuatro especies).

De tal forma podemos observar una relación estrecha por parte de ambos gremios de insectos hacia la preferencia de hospederos en ciertos taxa como son los ejemplos claros de las familias Rubiaceae, Araceae, Bignoniaceae, Malpighiaceae que en combinación con ambos gremios de insectos se relacionan con 26, 23, 12 y 8 especies de plantas respectivamente, lo cual nos puede dar una idea de los posibles eventos evolutivos que han ocurrido en relación a la preferencia de hospederos que han mantenido ambos gremios de insectos con sus plantas hospederas y por lo tanto es un punto de partida que nos hace pensar en posibles procesos coevolutivos (reciprocidad y especificidad existente a lo largo del tiempo) en este tipo de interacciones.

Finalmente, estudios puntuales sobre la composición y desarrollo de la defensa química de los diferentes taxa involucrados en este tipo de interacciones y de la capacidad

de adaptación ante estas circunstancias por parte de los insectos formadores de agallas y minadores de hojas pueden proporcionar información más detallada acerca de patrones específicos de las interacciones planta-insecto agallero, planta-insecto minador. Así como el desarrollo de estudios que nos permitan determinar los procesos locales que mantienen la riqueza de especies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas y del nivel de intercambio de especies entre diferentes localidades (estudios de riqueza beta) para determinar el impacto a nivel regional y armar patrones generales acerca de la riqueza de especies de insectos agalleros y minadores.

CONCLUSIONES.

1. A nivel a local, encontramos que del total de la riqueza de especies de plantas (375), el 18.4% (69 especies) corresponde a especies que presentaron daños por insectos formadores de agallas y el 26.7% (100 especies) presentaron daños por insectos minadores, indicando una mayor riqueza de especies para este gremio de insectos.
2. La calidad del suelo (en términos de la cantidad de nutrientes, disponibilidad y retención de agua) no es el mejor indicador para evaluar la riqueza de especies de plantas en los diferentes sitios estudiados en este trabajo.
3. La hipótesis calidad de suelo-riqueza de especies de insectos formadores de agalla no se cumple en su totalidad, pero si muestran un patrón general en los sitios inundables (menor calidad de suelo-mayor riqueza de especies de agalleros).
4. En condiciones pobres de nutrientes, factores físicos influyen en el establecimiento de las plantas. adquisición de elementos nutritivos y por consecuencia, en el desarrollo de defensas químicas en contra de los insectos agalleros, mientras que en situaciones donde los elementos nutritivos no son un factor limitante, otros procesos como los de interacción biótica entre insectos (e.g. depredación, parasitismo) puedan explicar la variación encontrada en cuanto a la riqueza de especies de agalleros.
5. La hipótesis calidad del suelo-riqueza de especies de insectos minadores muestra un patrón que refleja una correlación positiva entre ambos parámetros ya que en los sitios con suelos más nutritivos encontramos la mayor riqueza de especies de minadores)
6. La hipótesis humedad relativa-riqueza de especies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas refleja patrones más consistentes en relación a una mayor abundancia de agalleros, mayor abundancia y riqueza de especies de minadores en sitios más secos.

7. La distribución geográfica de las especies de plantas hospederas influye sobre la distribución y riqueza de especies de insectos agalleros y minadores, determinando que la mayoría de las especies de insectos de ambos gremios presenten rangos de distribución restringidos a uno o muy pocos sitios de estudio, reflejando el alto rango de especificidad que existe entre estos gremios y sus plantas hospederas.

VI. LITERATURA CITADA.

- Adams, J.M. 1989. Species diversity and productivity of trees. *Plants today* **33**: 183-187.
- Ananthkrishan, N.T. 1984. The biology of gall insects. T.N. Ananthkrishan (editor). Londres, Inglaterra.
- Ashton, P. A contribution of rain forest research to evolutionary theory. *Annual Missouri Botanical Garden*. **64**: 694-705.
- Ashton, P. A. 1992. Species richness in tropical forest. Holm-Nielsen, L., Nielsen y Balslev, H. (Editores). Londres: Chapman y Hall.
- Askew, R.R. 1980. The diversity of insect communities in leaf-mines and plant galls. *Journal of Animal Ecology* **49**: 817-829.
- Bearsley, J. W., Gonzalez, R. 1975. The biology and ecology of armored scales. *Ann. Review Entomol.* **20**: 47-73.
- Bearsley, J. W. 1982. On the taxonomy of the genus *Pseudopsylla* Froggat, with a redescription of the type species (Homoptera:Coccocidae). *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.* **24**: 31-35.
- Carroll, G. C. 1988. Fungal endophytes in stems and leaves: From latent pathogens to mutualist symbiont. *Ecology* **69**: 2-9.
- Claridge, F. M., Wilson, R. M. 1981. Host plant associations, diversity and species-area relationships of mesophyll-feeding leafhoppers of trees and shrubs in Britain. *Ecological Entomology* **6**: 217-238.

- Claridge, F.M., Wilson, R.M. 1982. Insect guils and species-area relationship: leafminers on British trees. *Ecological Entomology* **7**: 19-30.
- Clinebell, R. R., Phillips, L. O., Gentry, H. A., Stark, N. y Zuuring, H. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and data. *Biodiversity and Conservation* **4**, 56-90.
- Coleman, C. D. 1989. Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems, Estados Unidos de América. NifTAL Project, Universidad de Hawaii.
- Cornell, H. V. y Washburn, J. O. 1979. Evolution of the richness- area correlation for cynipid gall wasp on oak trees: a comparison of two geographic areas. *Evolution* **33**: 257-274.
- Cornell, H. V. 1985. Local and regional richness of cynipine gall wasp in California oaks. *Ecology* **66**: 1247-1260.
- Cornell, H. V. 1986. Oaks species attributes and host size influence cynipine wasp species richness. *Ecology* **67**: 1582-1592.
- Cornell, H. V. 1990. Survivorship, life history, and concealment: A comparison of leaf miners and gall formers. *American Naturalist* **136**: 581-597.
- Craig, P. T.; Itami, K. J. y Price, P. W. 1989. A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology* **70**: 1691-1699.
- Dodson, G. y George B.S. 1986. Examination of two morphs of gall-forming *Aciurina* (Diptera:Tephritidae): ecological and genetic evidence for species. *Biological Journal of the Linnean Society*, **29**: 63-79.

- Duffey, S. S. y Bloem K. A. 1986. Plant-defense-herbivore-parasite interactions and biological control. In: *Interaction of plant resistance and parasitoids and predator of insects*. Boethel D.J., Eikenbary, R.D.(editores). Ellis Horwood limited. Chichester, Inglaterra.
- Eastop, V. F., Hille Ris Lambers, D. 1976. *Survey of the world's aphids*. The Hague, W.Junk.
- Fernandes, W. y Price, P. W. 1988. Biogeographical gradients in galling species richness. *Oecologia* 76: 161-167.
- Fernandes, W. y Lara F. C. 1993. Diversity gall-forming herbivores along altitudinal gradients. *Biodiversity letters* 1: 186-192.
- Fernandes, W. y Price, P. W. 1992. The adaptive significance of gall distribution: Survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia* 90:14-20.
- Fowler, V. S. y Lawton, H. J. 1982. The effects of host-plant distribution and local abundance on the species richness of agromyzid flies attacking British umbellifers. *Ecological Entomology* 7: 257-265.
- Fowler, V. S. 1985. Differences in insect species richness and faunal composition of birch seedlings, saplings and trees: the importance of plant architecture. *Ecological Entomology* 10: 159-169.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1-84.
- Godfray, J. C. H. 1984. Pattern in the distribution of leaf-miners on British trees. *Ecological Entomology* 9: 164-168.
- Goodall, W. D. 1989. *Ecosystems of the world. 14B Tropical rain forest ecosystems*, Netherlands. Elsevier Science Publishers B.V.

- Hare, M. J. 1992. Effects of plant variation on herbivore-natural enemy interactions. In: Fritz R. and Simms E. (Editores). *Plant resistance to herbivores and pathogens. Ecology, Evolution, and Genetics*. Impreso en Universidad de Chicago. Chicago y Londres.
- Hartley, S. E. 1998. The chemical composition of plant galls: are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former?. *Oecologia* **113**: 492-501.
- Hodkinson, I. D. 1978. The psyllids (Homoptera: Psylloidea) of Alaska. *Systematic Entomology* **3**: 333-360.
- Horner, D. J. 1992. Influence of plant genotype and environment on oviposition preference and offspring survival in gall making herbivore. *Oecologia* **90**: 323-332.
- Huston, M. 1980. Soil nutrient and trees species richness in Costa Rica forest. *Journal Biogeography*. **7**: 147-80.
- Kahn, D. M. y Cornell, H. V. 1989. Leafminers, early leaf abscission, and parasitoids: a tritrophic interaction. *Ecology* **70**: 1219-1226.
- Koach, J. y Wool, D. 1977. Geographic distribution and host specificity of gall-forming aphids (Homoptera, Fordinae) on Pistacia trees in Israel. *Marcellia* **40**: 207-216.
- Lawton, H. J. Y Price, W. P. 1979. Species richness of parasites on host: Agromyzid flies on the british Umbelliferae. *Journal Of Animal Ecology*. **48**: 619-637.
- Leather, R. S. 1986. Insect species richness of the British Rosaceae: The importance of host range, plant architecture, age of establishment, taxonomic isolation and species- area relationships. *Journal of Animal Ecology* **55**: 841-860.

--Meave del Castillo, J. 1990. Estructura y composición de la selva alta perennifolia de los alrededores de Bonampak. Instituto Nacional de Antropología e Historia (Serie Arqueológica), México.

--Miller, D. R. y Howard, F. W. 1981. A new species of *Abgrallaspis* (Homoptera: Coccoideae: Diaspididae) from Louisiana. *Annals of the Entomological Society of America* **74**: 164-166.

--Mopper, S., Faeth, H. S., Boecklen, J. W., Simberloff, S. D. 1984. Host-specific in leaf miner population dynamics: effects on density, natural enemies and behaviour of *Stilbosis quadricustatella* (Lepidoptera: Cosmopterigidae). *Ecological Entomology* **9**: 169-177.

--Opler, P. A. 1974. Oaks as evolutionary islands for leaf-mining insects. *American Scientist* **62**: 67-73.

--Orians, M. C. y Fritz, S. R. 1996. Genetic and soil-nutrient effects on the abundance of herbivores on willow *Oecologia* **105**: 388-396.

--Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity. A review of concepts. *American Naturalist* **100**: 33-46.

--Price, P. W., Bouton, C. E., Gross, P., McPherson, B., Thompson, J. N. y Weis, E. E. 1980. Interaction among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 41-65.

--Price W. P. 1991 Patterns in communities along latitudinal gradients. Plant-animal interactions evolutionary ecology in tropical and temperate regions, (Price, P. W., Lewinsohn, T. M., Fernandes, G. W. y Benson, W. W. (Editores). Wiley, Nueva York

--Price, P.W. 1986 Ecological aspect of host plant resistance and biological control: Interaction among three trophic levels. In: *Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects*. Boethel D.J., Eikenbary, R.D. (Editores). Ellis Horwood Limited. Chichester, Inglaterra.

--Price, W. P. 1980. Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review Ecology and Systematics*. **11**: 41-65.

--Price, W. P. 1986. Interactions among three trophic levels: gall size and parasitoid attack. *Ecology* **67**: 1593-1600.

--Quinlan, J. y Evenhuis, H .H. 1980. Status of the subfamily names Charipinae and Alloxyestinae (Hymenoptera: Cynipidae). *Systematic Entomology* **5**: 427-430.

--Ricklefs, E. R. 1987. Community diversity: relative role of local and regional processes. *Science* **236**: 167-171.

--Rosenthal, G. A. Janzen, D. H. 1979. *Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites*. New York: Academic Press.

--Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa. México.

--Sánchez, O. y López, G. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomológica Mexicana* **75**: 119-145.

--Stilin, P. y Rossi, M. A. 1996. Complex effects of genotype and environment on insect herbivores and their enemies. *Ecology* **77**: 2212-2218.

- Siebe, C., Ramos, M. M., Segura, W. G., Velázquez, R. J. y Beltrán, S. S. (En prensa en International congress on soil of tropical forest ecosystems). Soil and vegetation tropical rainforest at Chajul, southeast México.
- Stern, L. D. 1995. Phylogenetic evidence that aphids, rather than plants determine gall morphology. *Proc. R. Lond. B.* 2 (66) 85-89.
- Taper, M. L. y Case, T. J. 1987. Interaction between oak tanins and parasite community structure: unexpected benefits of tannins to cynipid gall wasps. *Oecologia* 71: 254-261.
- Thompson, J. N. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insect. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 47: 3-14.
- Washburn, O. J. 1981. Parasitoids, patches, and phenology: Their possible role in the local extinction of a Cynipid gall wasp population. *Ecology* 62: 1597-1607.
- Weis, E. A. y Abrahamson, G. W. 1986. Evolution of host-plant manipulation by gall makers: Ecological and genetic factor in the *Solidago-Eurosta* system. *American Naturalist*. 127: 681-695.
- Weis, E. A. y Walton, R. 1988. Reactive plant tissue sites and the population biology of gall makers. *Annual Review Entomology*. 33: 467-486.
- Williams, M. W. y Benson, N. R. 1966. Transfer of C₁₄ componente from *Psylla pyricola* Foer to pear seedlings. *Journal Ins. Physiology* 12: 251-254.
- Zucker, V. W. 1982. How aphids choose leaves: The roles of phenolics in host selection by galling aphid. *Ecology*, 63: 972-981.

VII. APENDICE A.

Listado de las especies de plantas encontradas en todos los sitios de estudio. Se presentan las familias en orden alfabético.

Familia	Especie
ACANTHACEAE	<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) <i>Justicia breviflora</i> (Ness) Rusby <i>Odontonema albiflorum</i> Leonard. <i>Odontonema hondurensis</i> (Linden) D.Gibson (FG) <i>Odontonema</i> sp.
ACTINIDIAECEAE	<i>Saurauia belizensis</i> Lundell
AGAVACEAE	<i>Dracaena americana</i> J.D. Smith
AMARANTHACEA	<i>Iresine celosia</i> Castillo
ANACARDIACEAE	<i>Metopium brownei</i> (Jacq.) Urban
ANNONACEAE	<i>Annona scleroderma</i> Safford <i>Cymbopetalum mayarum</i> Lundell <i>Cymbopetalum penduliflorum</i> (Dunal) Baill. <i>Desmopsis</i> sp. <i>Guatteria</i> sp. <i>Xylopia frutescens</i> Aublet
APOCYNACEAE	<i>Forsteronia viridescens</i> Blake <i>Tabernaemontana alba</i> Mill. <i>Tabernaemontana arborea</i> Rose ex J.D. Smith <i>Thevetia ahouai</i> (L.) A. DC.
AQUIFOLIACEAE	<i>Ilex</i> sp.
ARACEAE	<i>Anthurium pentaphyllum</i> (Aubl.) G. <i>Anthurium pentaphyllum</i> var. <i>Bombacifolium</i> (Schott) Madison <i>Anthurium schlechtendalli</i> Kunth <i>Anthurium</i> sp. <i>Dieffenbachia seguine</i> (L.) Schott <i>Monstera acuminata</i> C. Koch <i>Monstera tuberculata</i> Lundell ssp <i>Philodendron hederaceum</i> (Jacq.) Schott <i>Philodendron inaequilaterum</i> <i>Philodendron pentaphyllum</i> <i>Philodendron radiatum</i> Schott <i>Philodendron sagittifolium</i> Liebmann <i>Philodendron scandens</i> <i>Philodendron seguine</i> <i>Philodendron</i> sp <i>Philodendron tripartitum</i> (Jacq.) <i>Philodendro</i> off. <i>sagittifolium</i> <i>Rodospata wendlandii</i> <i>Syngonium chiapensis</i>

	<i>Syngonium podophyllum</i> <i>Syngonium schottianum</i>
ARALIACEAE	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. <i>Dendropanax schippii</i> A.C. Smith <i>Schefflera morototoni</i> (Aublet) McGuire
ASCLEPIADACEA	<i>Matelea</i> sp.
BEGONIACEAE	<i>Begonia glabra</i> Aublet.
BIGNONIACEAE	<i>Amphilophium paniculatum</i> (L.) H.B.K. <i>Amphitecna apiculata</i> A. Gentry <i>Amphitecna latifolia</i> (Miller) A. Gentry <i>Arrabidaea chica</i> (Humb & Bonpl.) <i>Arrabidaea florida</i> DC. <i>Arrabidaea inaequalis</i> (DC. ex Splitg) <i>Arrabidaea</i> sp. <i>Arrabidaea patellifera</i> (Schlecht) <i>Cydista diversifolia</i> (H.B.K.) Miers <i>Cydista potosina</i> (K. Schum & Loes) <i>Macfadyena unguis-cati</i> (L.) A. Gentry <i>Mansoa petelifera</i> <i>Mansoa verrucifera</i> (Schlecht.) <i>Mussatia hyacinthina</i> (Standley) <i>Paragonia pyramidata</i> (L. C. Rich.) <i>Paragonia</i> sp.
BOCHISIACEAE	<i>Bochisia hondurensis</i>
BOMBACACEAE	<i>Stizophyllum riparium</i> <i>Quararibea funebris</i> (Llave) Vischer <i>Quararibea guatemalteca</i> (J. D. Smith) <i>Quararibea yunckeri</i> Standley ssp. <i>Pachira aquatica</i> Aublet <i>Protium multiramiflorum</i>
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia</i> sp. <i>Cyrepus</i> sp. <i>Androlepis skinneri</i> Brong. ex Houliet
BURMANNIACEAE	<i>Aptery aphylla</i> <i>Gymnosiphon divaricatus</i>
BURSERACEA	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg. <i>Protium schippii</i> Lundell vel aff. <i>Protium copal</i> (Schlecht. & Cham.) <i>Bursera</i> aff. <i>Simaruba</i>
CAPPARIDACEAE	<i>Capparis quiriguensis</i> Standley.
CELASTRACEAE	<i>Crossopetalum puberulum</i> (Lundell) <i>Wimmeria</i> sp. <i>Wimmeria bartlettii</i> Lundell.

CHRYSOBALANACEAE	<i>Hirtella americana</i> L. Ahush. <i>Hirtella mexicana</i> <i>Hirtella racemosa</i> Lamarck. <i>Hirtella</i> sp. <i>Licania platypus</i> (Hemsley)
COMBRETACEAE	<i>Combretum argenteum</i> Bertol. <i>Combretum laxum</i> Jacq. <i>Combretum</i> sp. <i>Terminalia amazonia</i> (J. F. Gmelin)
COMMELINACEAE	<i>Tradescantia zanonii</i> (L.) Swartz
COMPOSITAE	<i>Baccharis trinervis</i> (Lam) Pers. <i>Eupatorium</i> sp. <i>Mikania cordifolia</i> (L. F.) Willd. <i>Mikania micrantha</i> H.B.K. <i>Mikania</i> sp. <i>Piptocarpha chontalensis</i> Baker. <i>Piptocarpha longiocreatum</i> <i>Zexmenia</i> sp.
CONNARACEAE	<i>Cnestidium ruferescens</i> Planchon. <i>Rourea glabra</i> H.B.K. <i>Rourea schippii</i> Standley.
CONVULVALACEAE	<i>Ipomea</i> sp. <i>Merremia</i> sp. <i>Merremia tuberosa</i> (L.) Rendle.
CUCURBITACEAE	<i>Angura warszewiczii</i> Hook F.
CYPERACEAE	<i>Carex</i> sp.
DICHAPETALACEAE	<i>Dichapetalum donnell-smithii</i> Engler.
DILLENACEAE	<i>Davilla kunthii</i> St. Hil. <i>Doliocarpus dentatus</i> (Aublet) Standley. <i>Tetracera volubilis</i> L. ssp.
DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea bartlettii</i> C. Morton <i>Dioscorea floribunda</i> Martens & Gal.
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha arvensis</i> Poepp. & Endl. <i>Acalypha diversifolia</i> Jacq. <i>Acalypha setosa</i> A. Rich. <i>Acalypha</i> sp. <i>Alchornea latifolia</i> Swartz. <i>Croton glabellus</i> Fernández L. <i>Dalechampia heteromorpha</i> Pax. <i>Sebastiania standleyana</i> Lundel.
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia nitida</i> <i>Laetia thamnia</i> <i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) <i>Zuelania guidonia</i> (Swartz) Britton & Millps.

- GRAMINEAE *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge)
Pharus latifolius
Pharus parvifolius Nash ssp.
- GUTTIFERAE *Calophyllum brasiliense*
Clusia flava Jacq.
Clusia lundellii Standley.
Clusia minor
Clusia salvinii J. D. Smith.
Clusia sp.
- HERNADIACEAE *Sparattanthium amazonum*
- HIPPOCRATEACEAE *Hippocratea excelsa* H. B. K.
Hippocratea volubilis L. Lundell.
- LACISTEMACEAE *Lacistema aggregatum* (Berg.) Rusby.
- LAURACEAE *Dalbergia* sp.
Nectandra reticulata (Ruiz & Pavón)
Nectandra salicifolia (H. B. K.) Nees.
Nectandra sanguinea
Nectandra sp.
Ocotea cernua (Nees) Mez.
Ocotea sp.
- LEGUMINOSAE *Acacia glomerosa* Benth.
Acacia hayesii Benth.
Bauhinia glabra Jacq.
Calliandra centralis (Britton & Rose)
Canavalia sp.
Canavalia villosa Benth.
Cynometra oaxacana
Dalbergia glabra (Miller) Standley.
Dialium guianense (Aublet) Sandw.
Erythrina sp.
Inga acrocephala Steudel.
Inga laurina (Swartz) Willd.
Inga lindeniana Benth.
Inga pavoniana Don.
Inga vera Willd.
Lonchocarpus cruentus Lundell.
Lonchocarpus guatemalensis Benth.
Lonchocarpus sp.
Machaerium floribundum Benth.
Machaerium sp.
Mucuna argyrophylla Standley.
Phitecellobium pachypus Pittier.
Phitecellobium sp.
Pterocarpus rohrii Vahl.
Vatairea lundellii (Standley) Killip ex.
Zapoteca portoricensis (Jacq.)
- LOGANIACEAE *Strichnos* aff. *brachistantha* Standley.
Strychnos brachistantha Standley.
Strychnos tabascana Sprague & Sandw.

- MALPIGHIACEAE
Bunchosa lindeniana Adr. Juss.
Heteropterys laurifolia (L.) Adr. Juss.
Heteropterys sp.
Hiraea fagifolia (DC.) Adr. Juss.
Malpighia glabra
Mascagnia rivularis Morton & Standley.
Tetrapteryx donnel-smithii Small.
Tetrapteryx laurifolia
Tetrapteryx schiedeana Schlecht.
Tetrapteryx sp.
- MARANTACEAE
Calathea lutea (Aubl.) G.F.W. Meyer
Calathea macrochlamys Woodson.
- MARCGRAVIACEAE
Marcgravia guatemalensis Standley.
Souroubea loczyi (Al. Richter)
- MELASTOMATACEAE
Adelobotrys adscendens (Swartz) Triana.
Clidemia heterophylla
Clidemia hirtella
Clidemia octona (Bonpl.) L.O. Wms.
Clidemia sp.
Conostegia hirtella Cong.
Conostegia icosandra (Swartz) Urban.
Conostegia sp.
Conostegia xalapensis (Bonpl.) D. Don.
Miconia argentea (Swartz) DC.
Miconia ciliata (L. Rich.) DC.
Miconia glaberrima (Schlenet.) Naudin.
Miconia sp.
Miconia tomentosa (L. Rich.) D. Don.
Miconia trinervia (Wartz) D. Don. ex Loud.
Mouriri gleasoniana Standley & Steyerf.
Mouriri myrtilloides (Swartz) Poir. ssp.
Mouriri sp.
- MELIACEAE
Guarea dentata
Guarea excelsa H.B.K.
Guarea glabra
Guarea sp.
Trichilia acuthantera C. DC.
Trichilia aff. erythrocarpa Lundell.
Trichilia erythrocarpa Lundell.
Trichilia havanensis Jacq.
Trichilia pallida Swartz.
- MENISPERMACEAE
Abuta panamensis (Standley) Krukoff.
Hyperbaena mexicana Miers.
- MONIMIACEAE
Mollinedia guatemalensis Perkins.
Mollinedia viridiflora Tulasne.
- MORACEAE
Brosimum alicastrum Swartz.
Brosimum costaricanus Libmann.
Brosimum lactescens (S. Moore) C.C. Berg.
Castilla elastica Cervantes.

- Ficus cotinifolia* **H.B.K.**
Ficus maxima **P. Miller.**
Ficus obtusifolia **H.B.K.**
Pseudolmedia oxiphyllaria **J.D. Smith.**
Trophis mexicana (**Libmanna**) **Bureau.**
Trophis racemosa (**L.**) **Urban.**
- MUSACEAE** *Heliconia psittacorum*
 Heliconia **sp.**
 Heliconia spissa **Castillo.**
- MYRSINACEAE** *Ardisia aff. tuerckheimii* **J.D. Smith.**
 Parathesis membranacea **Lundell.**
 Parathesis psychotroides **Lundell**
 Parathesis serrulata (**Swartz**) **Mez.**
 Parathesis **sp.**
 Rapanea myricoides (**Schlecht**) **Lundell**
- MYRTACEAE** *Calyptantes chytraculia* (**L.**) **Swartz**
 Calyptantes lindeniana **Bergius**
 Calyptanthes **sp.**
 Eugenia acapulensis **Steudel**
 Eugenia capuli (**Schlecht & Cham.**)
 Eugenia mexicana **Steud.**
 Eugenia nigrita **Lundell**
 Eugenia oerstedeana **Bergius**
 Eugenia **sp.**
- NYCTAGINACEAE** *Neea aff. belizensis* **Lundell**
 Neea psychotroides **J.D. Smith**
 Neea **sp.**
 Pisonia aculeata **L.**
- OCHNACEAE** *Ouratea lucens* (**H.B.K.**) **Engler**
 Sauvagesia erecta **L.**
- OLEACEAE** *Linociera oblanceolata* **Robinson**
- ORCHIDACEAE** *Sobralia decora* **Batem**
 Stelis **sp.**
 Vanilla planifolia **Andrews.**
 Vanilla **sp.**
- PALMAE** *Bactris balanoides*
 Bactris trichophylla
 Chamaedorea alternans
 Chamaedorea elegans **Martius**
 Chamaedorea ernesti-augusti **Wendland**
 Chamaedorea nubium **Standley**
 Chamaedorea oblongata **Martius**
 Chamaedorea tepejilote **Liebmann**
 Desmoncus quasillarius **Bartlett**
 Geonoma mexicana **Liebmann**
 Reinhardtia gracilis (**H.A. Wendland**)
 Reinhardtia simplex **Burret**
 Scheelea liebmannii **Beccari**

- PASSIFLORACEAE *Passiflora cookii* Killip
Passiflora sp.
- PIPERACEAE *Peperomia obtusifolia* (L.) A. Dietr.
Peperomia sp.
Piper aecuale Vahl.
Piper aff. *aecuale*
Piper aff. *sactum*
Piper amalago L.
Piper auritum (H.B.K.)
Piper flavidum C. DC. ex J.D. Smith
Piper hispidum Swartz
Piper peltatum L.
Piper sp.
Piper hyzabalamum C. DC. ex J.D. Smith
- POLYGONACEAE *Coccoloba barbadensis* Jacq.
Coccoloba sp.
Polygonum longiocreatum Bartlett
- PROTEACEAE *Roupala borealis* Hemsl.
- RHAMNACEAE *Gouania polygama* (Jacq.) Urban
- RHIZOPHORACEAE *Cassipourea guianensis* Aubl.
- RUBIACEAE *Alibertia edulis* (L. Rich.) A. Rich. ex DC.
Cephaelis glomerulata J.D. Smith
Borreria sp.
Cephaelis tomentosa (Aubl.) Vahl.
Chiococca sp.
Faramea occidentalis (L.) A. Rich.
Guettarda macrosperma J.D. Smith
Guettarda sp.
Guettarda tikalana Lundell
Palicourea padifolia (Willd. ex R. & S.)
Palicourea sp.
Palicourea thiphylla DC.
Psychotria aff. *changuerensis*
Psychotria aff. *Papantlensis*
Psychotria brachiata Swartz
Psychotria cuspidata Bredem
Psychotria changuerensis
Psychotria chiapensis Standley
Psychotria fruticetorum Standley
Psychotria limonensis Krause
Psychotria marginata Swartz
Psychotria padiflora (R. & S.) Taylor
Psychotria papantlensis (Oerst.) Hemsl.
Psychotria papantlensis (Oerst.) Hemsl.
Psychotria patens Swartz
Psychotria sp.
Randia armata (Swartz)
Rondeletia buddleioides Benth
Rondeletia sp.
Rondeletia stachyoidea J.D. Smith

	<i>Sabiceae villosa</i> Roem. & Schult.
RUTACEAE	<i>Casimiroa sapota</i> Oerst. <i>Esenbeckia belizensis</i> Lundell
SAPINDACEAE	<i>Allophylus campstostachys</i> Radlk. <i>Allophylus cominia</i> (L.) Swartz <i>Allophylus psilospermus</i> Radlk. <i>Cupania</i> aff. <i>Glabra</i> <i>Cupania belizensis</i> Standley <i>Cupania dentata</i> DC. <i>Cupania glabra</i> Swartz <i>Cupania guatemalensis</i> (Turcz.) <i>Cupania macrophylla</i> A. Rich. <i>Matayba glaberrima</i> Radlk. <i>Matayba</i> sp. <i>Paullinia clavigera</i> Schlecht. <i>Paullinia venosa</i> <i>Serjania goniocarpa</i> Radlk. <i>Serjania mexicana</i> (L.) Willd. <i>Serjania paniculata</i> H.B.K. <i>Thinouia</i> sp. <i>Thinouia tomocarpa</i> Standley <i>Thouinia paucidentata</i> Radlk.
SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandege <i>Chrysophyllum</i> sp. <i>Manilkara zapota</i> (L.) Van Royen <i>Pouteria campechiana</i> (H.B.K.) Baehni <i>Pouteria durlandii</i> (Standley) Baehni <i>Pouteria</i> sp. <i>Sideroxylon portoricense</i> Urban ssp.
SIMAROUBACEAE	<i>Picramnia teapensis</i> Tulasne <i>Picramnia</i> sp.
SMILACACEAE	<i>Smilax lanceolata</i> <i>Smilax</i> sp. <i>Smilax spinosa</i> Miller
SOLANACEAE	<i>Cestrum glanduliferum</i> Francey <i>Cestrum oblongifolium</i>
THEOPHRASTACEAE	<i>Deherainia smaragdina</i> (Planchon ex Linden)
THIRMELLIACEAE	<i>Dapnopsis trinervia</i>
ULMACEAE	<i>Ampelocera hottlei</i> Standley
URTICACEAE	<i>Myriocarpa</i> sp. <i>Pilea</i> sp. <i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Griseb. <i>Urera</i> cf. <i>eggersii</i> Hieron
VERBENACEAE	<i>Aeghiphila elata</i> Swartz

VIOLACEAE	<i>Rinorea hummelii</i> Sprague
VITACEAE	<i>Cissus gossypifolia</i> Standley
VOCHYSIACEAE	<i>Vochysia hondurensis</i> Sprague
ZINGIBERACEAE	<i>Costus laevis</i> Ruiz & Pavón
	<i>Costus pictus</i> D. Don
	<i>Costus scaber</i> Ruiz & Pavón

VIII. APENDICE B.

Listado de las especies de plantas encontradas que presentan agallas en los diferentes sitios de estudio.

Se presentan las familias en orden alfabético.

Familia	Especie
APOCYNACEAE	<i>Tabernaemontana alba</i>
ARACEAE	<i>Philodendron tripartitum</i> <i>Philodendron inaeculatum</i> <i>Philodendron scandens</i> <i>Rodospata wendlandii</i> <i>Syngonium podophyllum</i> <i>Philodendron inaequilaterum</i> <i>Philodendron sp.</i> <i>Monstera acuminata</i> <i>Monstera tuberculata</i> <i>Anthurium penthaphyllum</i> <i>Mascagnia regularis</i>
BIGNONIACEAE	<i>Arrabidaea florida</i> <i>Paragonia pyramidata</i> <i>Paragonia sp.</i> <i>Amphitecna apiculata</i> <i>Mussatia hyacinthina</i> <i>Mansoa verrusifera</i> <i>Cydista potosina</i>
BOMBACACEAE	<i>Quararibea yunckeri</i> <i>Quararibea funebris</i>
BURSERACEAE	<i>Protium schippi</i> <i>Protium multiramiflorum</i>
CELASTRACEAE	<i>Wimmeria barletti</i>
CHRYSOBALANACEAE	<i>Licania platypus</i>
COMBRETACEAE	<i>Combretum sp.</i>
COMPOSITAE	<i>Piptocarpha chontalensis</i>
CONNARACEAE	<i>Rourea glabra</i> <i>Rourea schippi</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Croton glabellus</i>

	<i>Acalypha diversifolia</i>
FLACOURTIACEAE	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>
GUTTIFERAE	<i>Calophyllum brasiliense</i>
LEGUMINOSAE	<i>Inga vera</i> <i>Vatairea lindelli</i>
MALPIGHIACEAE	<i>Hiraea fagifolia</i> <i>Bunchosia lindeniana</i> <i>Heteropterys laurifolia</i>
MELASTOMATACEAE	<i>Conostegia icosandra</i> <i>Miconia glaberrima</i>
MELIACEAE	<i>Guarea glabra</i> <i>Trichilia acutanthera</i>
MENISPERMACEAE	<i>Hyperbaena mexicana</i>
MORACEAE	<i>Brosimum alicastrum</i> <i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> <i>Brosimum lactescens</i>
MYRTACEAE	<i>Eugenia sp.</i> <i>Eugenia nigrata</i>
OCHANACEAE	<i>Ouratea lucens</i>
PIPERACEAE	<i>Piper aff. aecuale</i>
POLYGONACEAE	<i>Coccoloba barbadensis</i> <i>Coccoloba sp.</i>
RUBIACEAE	<i>Psychotria limonensis</i> <i>Psychotria padiflora</i> <i>Psychotria sp.</i> <i>Cephaelis tomentosa</i> <i>Randia armata</i> <i>Faramea occidentalis</i> <i>Psychotria aff. papantlensis</i> <i>Chiococca sp.</i>
SAPINDACEAE	<i>Matayba sp.</i> <i>Thouinia paucidentata</i> <i>Serjania mexicana</i>
SAPOTACEAE	<i>Pouteria sp.</i>

	<i>Pouteria durlandii</i>
SMILACACEAE	<i>Smilax sp.</i>
VERBENACEAE	<i>Aeghiphila elata</i>
VITACEAE	<i>Cissus gossypifolia</i>

IX. APENDICE C.

Listado de las especies de plantas que presentan minas en los diferentes sitios de estudio.
Se presentan las familias en orden alfabético.

Familia	Especie
ANNONACEAE	<i>Cymbopetalum penduliflorum</i> <i>Cymbopetalum mayarum</i> <i>Desmopsis sp.</i>
APOCYNACEAE	<i>Thevetia ahouai</i>
ARACEAE	<i>Anthurium pentaphyllum</i> <i>Anthurium schlechtendalii</i> <i>Anthurium sp.</i> <i>Monstera acuminata</i> <i>Monstera tuberculata</i> <i>Philodendron hederaceum</i> <i>Philodendron aff. saggitifolia</i> <i>Philodendron saggitifolium</i> <i>Philodendron scandens</i> <i>Syngonium chiapensis</i> <i>Syngonium podophyllum</i> <i>Syngonium schotianum</i>
ARALIACEAE	<i>Dendropanax arboreus</i> <i>Dendropanax schippi</i>
BIGNONIACEAE	<i>Cydista potosina</i> <i>Mussatia hyacinthina</i> <i>Paragonia pyramidata</i> <i>Cydista diversifolia</i> <i>Arrabidaea patellifera</i>
CELASTRACEAE	<i>Wimmeria sp.</i>
CHRYSOBALANACEAE	<i>Hirtella mexicana</i> <i>Lycania platypus</i>
COMBRETACEAE	<i>Combretum sp.</i>
COMMELINACEAE	<i>Tradescantia zanonina</i>
COMPOSITAE	<i>Piptocarpa chontalensis</i>
CONNARACEAE	<i>Cnestidium rufescens</i> <i>Rourea glabra</i>

DILLENACEAE	<i>Doliocarpus dentatus</i>
DIOSCOREA	<i>Dioscorea bartlettii</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha</i> sp. <i>Acalypha arvensis</i>
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia nitida</i>
GUTTIFERAE	<i>Clusia minor</i> <i>Clusia lundelli</i> <i>Clusia salvinii</i> <i>Clusia flava</i> <i>Calophyllum brasiliense</i>
LACISTEMACEAE	<i>Lacistema aggregatum</i>
LEGUMINOSAE	<i>Cynometra oaxacana</i> <i>Lonchocarpus cruentus</i> <i>Inga pavoniana</i>
MALPIGHIACEAE	<i>Bunchosia lindeniana</i> <i>Mascagnia rivularis</i> <i>Heteropterys laurifolia</i> <i>Tetrapteryx</i> sp. <i>Tetrapteryx laurifolia</i>
MELASTOMATACEAE	<i>Mouriri</i> sp. <i>Clidemia hirtella</i> <i>Conostegia icosandra</i> <i>Miconia glaberrima</i> <i>Miconia argentea</i>
MELIACEAE	<i>Guarea dentata</i> <i>Guarea glabra</i> <i>Trichilia pallida</i> <i>Trichilia erythrocarpa</i>
MYRSINACEAE	<i>Parathesis membranacea</i> <i>Parathesis psychotrioides</i>
MYRTACEAE	<i>Calyptranthes lindeniana</i> <i>Eugenia capuli</i> <i>Calyptranthes</i> sp.
NYCTAGINACEA	<i>Neea</i> aff. <i>belicensis</i> <i>Neea</i> sp.
PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora</i> sp. <i>Passiflora cokii</i>
PIPERACEAE	<i>Piper flavidum</i> <i>Peperomia obtusifolia</i>

RHAMNACEAE	<i>Gouania polygama</i>
RUBIACEAE	<i>Psychotria papantlensis</i> <i>Psychotria patens</i> <i>Rondeletia stachyoidea</i> <i>Alibertia edulis</i> <i>Psychotria sp.</i> <i>Psychotria chiapensis</i> <i>Psychotria cuspidata</i> <i>Palicourea sp.</i> <i>Psychotria chianguerensi</i> <i>Psychotria brachiata</i> <i>Chiococca sp.</i> <i>Faramea occidentalis</i> <i>Guettarda macrosperma</i> <i>Guettarda sp.</i> <i>Palicourea padifolia</i> <i>Cephaelis tomentosa</i> <i>Psychotria aff. changuerensi</i> <i>Psychotria aff. papantlensis</i>
SAPINDACEAE	<i>Cupania aff. glabra</i> <i>Thinouia tomocarpa</i> <i>Cupania macrophylla</i>
SAPOTACEAE	<i>Manilkara sapota</i> <i>Pouteria sp.</i>
SMILACACEAE	<i>Smilax sp.</i>
THIRMELLIACEAE	<i>Dapnopsis trinervia</i>
URTICACEAE	<i>Myriocarpa sp.</i>
VIOLACEAE	<i>Rinorea hummelii</i>
ZINGIBERACEAE	<i>Costus laevis</i> <i>Costus scaber</i>