



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

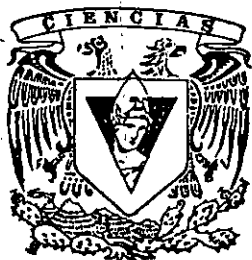
FACULTAD DE CIENCIAS

ESTRUCTURA Y COMPOSICION DE INSECTOS
FORMADORES DE AGALLAS Y MINAS EN DOS
SELVAS HUMEDAS DE MEXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :

MIGUEL ANGEL PEREZ PEREZ



MEXICO, D. F.



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

~~1989~~
2001



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: "ESTRUCTURA
Y COMPOSICIÓN DE INSECTOS FORMADORES DE AGALLAS Y MINAS
EN DOS SELVAS HÚMEDAS DE MÉXICO".

realizado por MIGUEL ÁNGEL PÉREZ PÉREZ

con número de cuenta 8823751-4 , pasante de la carrera de BIOLOGÍA.

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de tesis

Propietario Dr. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA

Propietario Dr. ZENÓN CANO SANTANA

Propietario M.C. ALICIA CALLEJAS CHAVERO

Suplente Dr. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS

Suplente Dr. JUAN NUÑEZ FARFÁN

Consejo Departamental de Biología.

Edna María Suárez Díaz

Dra. EDNA MARÍA SUÁREZ DÍAZ

A Juan Ursúa y

Cruz Escutia.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Ken Oyama por toda su ayuda en la realización de este trabajo. Así como por su apoyo, amistad y alegría. Además le agradezco por haber sostenido mi estancia de varios meses en la ciudad de Morelia, Michoacán, para poder realizar este trabajo.

A los Doctores Zénon Cano-Santana, Juan Nuñez-Farfán, Miguel Martínez-Ramos y a la M.C. Alicia Callejas-Chavero por su excelente disposición para la revisión y por sus atinados comentarios y sugerencias hechas a este trabajo.

A mis compañeros y amigos Sergio, Pablo, Toño, Víctor, Rosaura y Alejandra por el apoyo durante la realización de esta tesis.

A mis compañeros del CCH Sur, de Ciencias, de Ecología y del DERN.

A mis queridos padres: Carolina Pérez y Manuel Pérez por su amor y comprensión durante todos estos años.

A mis hermanos Juan Manuel, Araceli y Ana Cecilia por su apoyo. A mi sobrino Juanito y a mi abuela Ana.

A Ivonne Álvarez Rojas por su amor.

A todas las personas que de manera directa o indirecta contribuyeron a la realización de esta tesis.

RESUMEN	1
CAPITULO I. INTRODUCCIÓN	3
1.1. Las selvas y los insectos herbívoros tropicales	3
1.2. Insectos formadores de agallas	5
1.2.a. Tipos de agallas	5
1.2.b. Partes de una agalla	6
1.2.c. Organismos productores de agallas	6
1.2.d. Ecología de los insectos formadores de agallas	7
1.2.e. Riqueza de especies de agallas	8
1.2.f. Adaptación de los insectos formadores de agallas	9
1.2.g. Importancia económica de los insectos formadores de agallas	10
1.3. Insectos minadores de hojas	11
CAPITULO II. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	13
2.1. OBJETIVOS	15
2.2. HIPÓTESIS	15
CAPITULO III. SITIOS DE ESTUDIO	16
3.1 La Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas	16
3.1.a. Localización	16
3.1.b. Topografía	16
3.1.c. Clima	16
3.1.d. Suelos	17
3.1.e. Vegetación	17
3.2. La Estación de Biología Chajul	18
3.2.a. Localización	18
3.2.b. Hidrografía	18
3.2.c. Topografía	18
3.2.d. Clima	18
3.2.e. Suelos	19
3.2.f. Vegetación	20

CAPITULO IV. MATERIALES Y MÉTODOS	22
4.1 Sitios de estudio	22
4.2 Métodos	23
CAPITULO V. RESULTADOS	24
5.1. Patrones generales	24
5.1.a. Los Tuxtlas	24
5.1.b. Chajul	28
5.2. Índices de similitud	33
5.2.a. Formadores de agallas y minadores de hojas en Los Tuxtlas	33
5.2.b. Formadores de agallas y minadores de hojas en Chajul	33
5.2.c. Formadores de agallas entre regiones	34
5.2.d. Minadores de hojas entre regiones	35
5.3. Correlación de plantas con agallas y minas con la riqueza vegetal	35
CAPITULO VI. DISCUSIÓN	37
Patrones generales	37
Insectos formadores de agallas	37
Insectos minadores de hojas	42
Similitud local y regional	45
CAPITULO VII. CONCLUSIONES	47
LITERATURA CITADA	48
APÉNDICE I. Familias de minadores de hojas	57
APÉNDICE II. Lista de plantas encontradas en Los Tuxtlas, Veracruz	58
APÉNDICE III. Lista de plantas encontradas en Chajul, Chiapas	67

RESUMEN

En esta tesis se analiza la presencia y distribución local y regional de dos gremios de insectos herbívoros (formadores de agallas y minas de hojas) en las plantas de dos selvas húmedas de México: Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz y Estación de Biología Chajul, Chiapas.

Tres de las principales hipótesis que se han descrito sobre los patrones de riqueza de especies formadores de agallas en plantas son: (1) hipótesis de la riqueza de las especies de plantas, la cual predice una correlación positiva entre el número de especies de plantas y el número de especies de insectos agalleros; (2) hipótesis de especies-área, esta predice una correlación positiva entre el área de distribución de la planta hospedera y el número de especies de insectos agalleros; y (3) hipótesis del ambiente desfavorable, que predice que la riqueza de especies de insectos formadores de agallas será mayor en lugares secos. No existen hipótesis sobre la riqueza de los insectos formadores de minas.

El objetivo general de esta tesis fue el de analizar la estructura y composición de las plantas infestadas por los insectos formadores de agallas y minas en el sotobosque de dos selvas húmedas de México. Para esto, se seleccionaron cuatro sitios de 150 m x 5 m en Los Tuxtlas y cinco sitios de las mismas dimensiones en Chajul. Estos sitios presentaron diferentes características en la composición florística, grado de perturbación y tipo de suelo.

Se muestrearon todas las plantas menores a dos metros de altura y se registró si la planta se encontraba infestada o no por insectos agalleros y minadores. En Chajul, el muestreo se realizó dentro de cuadros permanentes de investigación ya establecidos por otros investigadores y en este caso, por conocerse la composición florística de cada sitio, sólo se colectaron las plantas infestadas. El área muestreada en total fue de 3000 m² en Los Tuxtlas y de 3750 m² en Chajul.

Para analizar la similitud de las plantas con agallas y minas a nivel local y regional entre los sitios de estudio empleamos el índice de similitud de Driver y Kroeber. La relación entre la riqueza de especies vegetales y la presencia de agallas y minas se evaluó con un

análisis de correlación. Se comparó la significancia entre plantas infestadas y no infestadas dentro y entre sitios para cada región con una prueba de G.

En los cuatro sitios estudiados en Los Tuxtlas se colectaron 418 plantas en total que incluyen tanto no infestadas (290 plantas; 69.4%) como infestadas (128 plantas; 30.6%) por insectos endófagos (agallas y minas). De las 128 plantas infestadas en esta región, identificamos 96 especies de plantas hospederas, de las cuales 53 especies correspondieron a plantas que sólo tuvieron agallas; 28 tuvieron minas y 15 especies tuvieron agallas y minas en diferentes sitios.

En los cinco sitios de esta región se colectaron 426 plantas en total que comprenden 134 (31.4%) individuos infestados y 292 (68.6%) plantas no infestadas de insectos fitófagos endógenos. De las 134 plantas infestadas por estos insectos endófagos se identificaron 104 especies, de las cuales 26 especies tuvieron agallas, 57 minas y 21 agallas y minas.

En términos generales, se encontró que aproximadamente el 30% del total de las plantas muestreadas en cada región se encuentran infestadas por agallas y minas. En el sitio de Los Tuxtlas, hubo una mayor variación entre sitios que en Chajul.

Una de las principales conclusiones de este trabajo es que la estructura y composición de las plantas con agallas se incrementa conforme aumenta el número de especies vegetales, esto se probó significativamente en las dos regiones. En el caso de los minadores de hojas no se ajusta a este patrón.

El patrón encontrado en los sitios de reciente formación y de alta riqueza florística, presentaron el punto máximo en el gradiente estructural y en la composición de los insectos agalleros y minadores tropicales. Además se corroboró que la distribución de las plantas infestadas por ambos gremios tiene una composición significativa en sitios con suelos de baja calidad nutricional. Para algunos casos la distribución geográfica de las especies de plantas hospederas confirma la presencia de morfoespecies específicas de agallas y minas.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Las selvas y los insectos herbívoros tropicales.

Uno de los grandes enigmas de la biología es explicar el mantenimiento de una enorme cantidad de especies de organismos en las selvas tropicales a distintas escalas tanto locales como regionales.

Martínez-Ramos (1994) sugiere que la alta diversidad de especies arbóreas en los trópicos a nivel local se debe a fenómenos históricos, evolutivos y biogeográficos. Las comunidades en las selvas tropicales parecen no estar saturadas de especies, de modo que una especie puede migrar libremente a través de una región. La dinámica de apertura de los claros produce que el dosel de una selva adquiera una estructura heterogénea tanto en el espacio como en el tiempo (Martínez-Ramos, 1985, 1994). Asimismo, se ha sugerido que este proceso explica el reemplazamiento de especies de las comunidades naturales (e.g., Hubbell y Foster, 1986). En los claros, la humedad relativa del aire disminuye y coincide con una elevación de la temperatura, la cual varía tanto en el suelo como en el aire. Bajo este ambiente, algunas especies son capaces de alcanzar la fase reproductiva en tiempos menores de cinco años (Martínez-Ramos, 1985, 1998). Estas especies se han denominado pioneras por ser las que inician la colonización de los claros (e.g., Vázquez-Yanes, 1980). No obstante, la mayoría de las especies arbóreas de selvas húmedas crecen a ritmos menores a la de los árboles pioneros y requieren de varias décadas para alcanzar el estadio reproductivo (Martínez-Ramos, 1985), a las cuales se ha denominado persistentes por mantenerse en el bosque como plantas maduras por largos periodos de tiempo (Swaine y Whitmore, 1988; Whitmore, 1989). Por tanto, la comunidad de una selva tropical funcionalmente puede visualizarse como un mosaico de parches de vegetación madura, entremezclados con áreas de vegetación secundaria en diferentes fases de regeneración (Martínez-Ramos, 1985).

Los cambios en la cobertura vegetal a través del tiempo determinan el desarrollo y calidad del suelo (e.g., Reynolds *et al.*, 1997; Willis *et al.*, 1997), el cual es sumamente complejo, ya que factores físicos, químicos y biológicos influyen en su dinámica (e.g., Chapin, 1980; Siebe, 1996; Kelly, 1997; Sollins, 1998; Senevirante *et al.*, 1999).

En los estudios de las comunidades vegetales, además de cuantificar la riqueza de especies presentes en una localidad en particular, es importante considerar a las interacciones biológicas que afectan esta diversidad a nivel local. En las selvas tropicales, los artrópodos representan un componente importante de la riqueza de especies (Stork, 1991). La composición de artrópodos varía tanto espacial como temporalmente debido a la heterogeneidad física del ecosistema (Vinson y Hawkins, 1998).

Price (1991) enfatiza que hay más especies de insectos herbívoros en los trópicos que en las zonas templadas por la gran oportunidad de colonización de nuevas especies de insectos entre la gran diversidad vegetal. Wolda (1978) y Erwin (1983) han encontrado variaciones temporales y espaciales de insectos herbívoros asociados al dosel de árboles tropicales. Sin embargo, los factores determinantes de esta riqueza de especies de insectos herbívoros es desconocida. Algunos autores han encontrado una correlación entre la preferencia de los herbívoros con la edad y la composición química de las hojas, así como al estado sucesional de las plantas (Coley, 1983; Janzen y Waterman, 1984; Hodkinson y Casson, 1987; Aide, 1988). Estudios intraespecíficos indican que la presencia de insectos herbívoros se correlaciona con el hábitat (Ernest, 1989), la expansión foliar (Aide y Londoño, 1989), el régimen lumínico (Harrison 1987). Asimismo, se ha encontrado que su presencia es favorecida por la presencia de follaje joven y la traslocación de nutrientes más que el tamaño, peso específico o el grado de compactación del follaje (Basset, 1991).

Blundell y Peart (1998) al analizar factores dependientes de la densidad y de la distancia en cuatro especies de árboles tropicales, encontraron que los herbívoros seleccionan a plantas juveniles que se encuentran con una mayor densidad de individuos y de biomasa de follaje juvenil, independientemente de la textura de las hojas.

1.2. Insectos formadores de agallas.

El término agalla o cecidia se refiere a cualquier crecimiento anormal o excrecencia desarrollada en los tejidos de una planta como reacción a la introducción de sustancias extrañas derivadas de organismos parásitos. La agalla alcanza su forma y estructura definitiva como resultado del continuo estímulo proporcionado por el organismo invasor, pero se considera que la agalla es un producto de la planta (García, 1980). El organismo inductor utiliza la agalla como un medio para procurarse nutrición especializada y protección frente al ambiente y a enemigos naturales (Nieves-Aldrey, 1998). Todos los órganos de las plantas tanto aéreos como subterráneos, están sujetos al ataque de organismos productores de agallas.

El estímulo inicial para dar lugar a una agalla puede presentarse en el momento de la oviposición, cuando el insecto inyecta algún material estimulante junto con el huevo, aunque para que se lleve a cabo el desarrollo completo de la agalla, es necesario un estímulo continuo. El huevo se deposita sobre la planta o en el interior de los tejidos de la misma. Generalmente, los crecimientos anormales de las plantas no se dan sino hasta que emerge la larva. Luego la agalla crece junto con el insecto el cual se alimenta de materiales nutritivos producidos por la planta. Las especies de insectos con partes bucales masticadoras destruyen las células y las que tienen partes bucales succionadoras, chupan los contenidos celulares, alimentándose dentro de la agalla. Se cree que las sustancias secretadas por la larva, constituyen el estímulo causante de la formación de la agalla. Las agallas se forman sólo sobre tejido meristemático y se les considera como el resultado de una multiplicación celular anormal. Muchas inician su desarrollo en yemas e inflorescencias, sin embargo, las hojas frecuentemente retienen pequeñas áreas de tejido meristemático capacitadas para la formación de agallas, aún cuando la hoja se ha expandido y endurecido (Riess, 1956; García, 1980; Nieves-Aldrey 1998).

1. 2. a. *Tipos de agallas.* Las agallas pueden ser clasificadas de acuerdo a su forma, textura y localización sobre la planta (Riess, 1956). Se clasifican en abiertas y cerradas de

acuerdo a la presencia de una abertura hacia el exterior. Las abiertas tienen un orificio y son producidas generalmente por organismos que poseen partes bucales succionadoras como los áfidos, psílidos y cóccidos. Las cerradas están totalmente aisladas del exterior y son producidas por insectos con partes bucales masticadoras como himenópteros, coleópteros, lepidópteros y dípteros.

Se dividen también en monotalámicas (cuando presentan una sola cavidad larval en su interior) y politalámicas (cuando presentan varias cavidades larvales en su interior).

Las cataplasmas o indeterminadas son agallas en las que no existe diferenciación de tejidos, por lo tanto, no tienen forma ni tamaño definidos. Generalmente son producidas por hongos y bacterias. Las prosoplasmas o determinadas por su parte, son agallas que presentan una estructura constante en forma y tamaño, existe diferenciación de tejidos y se puede distinguir perfectamente de los tejidos normales de la planta. Este tipo de agallas son producidos generalmente por cinípidos, áfidos y eriófidos.

1. 2. b. *Partes de una agalla.* La anatomía de la agalla consta, desde su interior hacia el exterior, de las siguientes cavidades: *larvaria*, rodeada por tejidos arreglados en forma concéntrica, *nutritiva* formada por los tejidos concéntricos que rodean a la cavidad larval y *protectora* que proporciona el soporte y está formada por células esclerosadas o lignificadas y puede estar ornamentada.

1. 2. c. *Organismos productores de agallas.* Los crecimientos anormales en las plantas pueden ser provocados por diferentes organismos y se clasifican en fitocecicias cuando son producidas por virus, bacterias y hongos, y las zoocecicias las formadas por rotíferos, nemátodos, ácaros e insectos.

El carácter fundamental de una agalla, que lo distingue de otras anomalías que presentan las plantas, es que la reacción de la planta ante el ataque del organismo extraño incluye sin excepción fenómenos de hipertrofia (crecimiento anormal de las células) e hiperplasia (multiplicación anormal de las células), asociadas al proceso de crecimiento

anormal (Nieves-Aldrey, 1998).

Los insectos gallícolas o formadores de agallas se pueden agrupar en dos grandes grupos de acuerdo a la formación de la agalla: uno producido por los insectos picadores, el cual la formación de la agalla está esencialmente relacionado con la alimentación y no con el desarrollo, es decir, la agalla se forma sin contener ninguna larva. Este tipo de agallas es formado por el estímulo de insectos tisanópteros, hemípteros y homópteros. El otro grupo se forma por la puesta y al desarrollo de las larvas y está representado por lepidópteros, coleópteros, dípteros e himenópteros.

1. 2. d. *Ecología de los insectos formadores de agallas.* A lo largo de la historia de la vida, las plantas y los insectos han evolucionado estrechamente (e.g., Mitter, 1988) y entre estos dos grupos de organismos existen múltiples relaciones tróficas, reproductoras y protectoras. Algunas agallas se agregan en áreas pequeñas o en plantas individuales. Los insectos productores de agallas se pueden dispersar por las corrientes de aire y ser arrastrados a grandes distancias de su lugar de origen (Riess, 1956) aunque esto depende del ámbito de distribución geográfica del hospedero. En los casos donde los hospederos presentan ámbitos amplios de distribución, normalmente estas especies presentan agallas (Cuevas-Reyes, 1998).

Los insectos formadores de agallas son atacados por diferentes tipos de parasitoides. Dos ejemplos, *Aspondylia borrichia* (Cecidomyiidae) es un díptero cuyas larvas son atacadas por cuatro especies de avispas, *Rileya cecidomyae* y *Tenuipetiolus* sp. (Eurytomidae), *Torymus umbilicatus* (Torymidae) y *Galeopsomyia haemon* (Eulophidae). Este último, incrementa la tasa de mortalidad del díptero mientras que las otras especies se comportan únicamente como hiperparásitos facultativos (Stiling, 1992; Rossi, 1992, 1995). Un ejemplo más, es el caso del insecto *Euura lasiolepis* que forma agallas en las raíces del árbol *Salix lasiolepis*, estas agallas son atacadas por el parasitoide *Pteromalus* sp. (Price y Clancy, 1986). El ataque de los parasitoides hacia la agalla al parecer depende de la selección morfológica que efectúan los parasitoides en la diversidad de formas que tienen las agallas

(Bernard *et al.* 1997). Posiblemente algunos parasitoides atacan a la agalla por el diámetro que esta presenta (Price y Clancy, 1986).

Para contrarrestar el ataque de enemigos naturales (parasitoides y predadores) algunas especies de avispas de la familia Cynipinae han formado mutualismos con virus que se alimentan de la saliva del insecto, estos virus para garantizar su alimentación protegen al insecto de sus enemigos naturales (Cornell, 1983). El cambio de hospederos, es otro tipo de acción que ayuda a contrarrestar el ataque de enemigos naturales, por ejemplo *Tetraneura yezoensis* se asocia con los olmos *Ulmus davidiana* y *U. laciniata*. En el interior de las hojas de estos árboles son depositadas ninfas fundadoras que al llegar al estado adulto desarrollan alas y migran a finales de junio hacia las raíces de plantas gramíneas que representan sus hospederos secundarios. Una vez establecidos allí se vuelven a reproducir partenogénicamente y en octubre migran de regreso a los árboles de olmo a ovipositar (Akimoto, 1990).

1.2. e. *Riqueza de especies de agallas*. Hasta 1964 se conocían unas 13 000 especies de insectos cecidógenos (Buhr, 1964 en Nieves-Aldrey, 1998). Un 98% están asociados a angiospermas especialmente a dicotiledóneas, un pequeño porcentaje forma agallas en gimnospermas y algunos insectos inducen agallas en plantas criptógamas.

Fernandes y Price (1988, 1991, 1992) proponen cinco hipótesis para explicar la riqueza de especies gallicolas en las zonas templadas y tropicales. Estas son:

- 1.- *Hipótesis de la altitud-latitud* que predice que la riqueza de especies se incrementa cuando disminuye la altitud o la latitud.
- 2.- *Hipótesis del ambiente desfavorable* que predice que la riqueza de especies de insectos formadores de agallas será mayor en lugares secos.
- 3.- *Hipótesis de la riqueza de las especies de plantas* que predice una correlación positiva entre el número de especies de plantas y el número de especies de insectos gallicolas.
- 4.- *Hipótesis de especies-área* que predice una correlación positiva entre el área de distribución de la planta hospedera y el número de especies de insectos gallicolas, y

5.- *Hipótesis de la arquitectura de la planta o complejidad estructural* que predice una correlación positiva entre la complejidad estructural de la planta con la riqueza de especies gallicolas.

1.2. f. *Adaptación de los insectos formadores de agallas*. Existen numerosas ideas sobre la naturaleza de la adaptación de las agallas de insectos (Price *et al.*, 1986, 1987) aunque algunos autores sostienen que las agallas ocurren como una simple reacción mecánica o química de los tejidos de la planta al estímulo del organismo gallicola. En esta sección se presentan algunas hipótesis sobre las ventajas de la formación de las agallas, tanto para los insectos como para las plantas.

Mani (1964, 1992) sugiere que la formación de la agalla es ventajosa solo para la planta porque neutraliza los efectos tóxicos del cecidozoo. La mayoría de los autores apoyan la hipótesis de que la agalla es una adaptación beneficiosa para el insecto porque adquieren nutrimentos, protección a cambios microambientales y protección ante los enemigos naturales (*e.g.*, Price *et al.*, 1987).

En las agallas se encuentran altas concentraciones de compuestos nutritivos que rodean la cavidad larval. A la vez, se reducen las defensas químicas de la planta, en particular disminuyen los componentes fenólicos de la capa del tejido nutritivo. En definitiva, la agalla se convierte en un refugio frente a las defensas de la planta y en una rica fuente de alimento. Las agallas a su vez, contienen altas concentraciones de taninos los cuales inhiben el crecimiento fúngico y microbiano. La agalla proporciona protección frente al ambiente físico, como son cambios de temperatura, lluvia y luz solar entre otros (Felt, 1940 en Nieves-Aldrey, 1998).

Las agallas también proporcionan protección frente a los enemigos naturales, particularmente frente a los parasitoides, por ejemplo las asociaciones tipo mutualistas con los virus (Cornell, 1983) ayudan a minimizar el ataque de los enemigos naturales hacia el insecto agallero. La morfología de la agalla y la diversidad de éstas se ha explicado como un resultado de las fuerzas selectivas ejercidas por el ataque de los parasitoides (*e.g.*, Nieves-

Aldrey, 1998). Desde su origen las agallas han sido moldeadas por la evolución como estrategia defensiva frente a los parasitoides, las cecidias siguen las distintas vías para incrementar su dureza y su diámetro. El aumento de dureza se consigue por medio de capas de tejido colenquimatoso fuertes y compactos que dificultan la oviposición de los parasitoides. Otros cinípidos producen agallas con tejidos parenquimatosos esponjosos muy desarrollados que ocupan la porción central de la agalla incrementando así considerablemente su diámetro. Este mecanismo evita el ataque por algunas especies de parasitoides pero otras, a su vez, se han adaptado alargando en el mismo grado sus oviposidores.

A pesar de las estrategias defensivas de las agallas, los cinípidos presentan altos porcentajes de parasitismo, en parte debido a que no proporcionan protección adecuada durante sus primeros estadios de desarrollo. Existe una ventana de vulnerabilidad en el primer estadio de desarrollo de las agallas cuando es más blanda y más pequeña. En este momento son exitosos los ataques por parte de parasitoides monófagos, el cual está asociado por la sincronización entre los ciclos de vida de ambos interactuantes (Nieves-Aldrey, 1998).

1.2. g. *Importancia económica de los insectos formadores de agallas.* Fernandes (1987) ha revisado las especies de gallicolas de importancia económica, entre las que destacan las siguientes: *Orseolia oryzae*, díptero cecidómido que afecta fuertemente a la producción de arroz en el sudeste asiático; a *Mayetiola destructor*, díptero que induce agallas en los tallos del trigo abortándolos o provocando la detención de su crecimiento siendo una importante plaga en las zonas trigueras del medio-oeste americano. En Europa, una especie similar es *Haplodiplosis marginata* que causa serios daños al trigo y otros cereales. *Aspondylia* sp. es una importante plaga de la soya en Japón y *Dasineura medicaginis* causa daños a la alfalfa.

Recientemente Cibrián Tovar y colaboradores (1995) revisaron las especies de gallicolas que originan plagas con importancia forestal nacional. Algunas especies de plagas

importantes en México son: *Pemphigus populitransversus* (Homoptera: Aphididae) se presenta en *Populus deltoides* y *P. tremuloides*; *Adelges cooleyi* (Homoptera: Adelgidae) sus huéspedes son *Picea chihuahuana*, *Pseudotsuga menziesii*; *Dasineura* sp. (Diptera: Cecidomyiidae) en *Pinus cembroides* y *P. remota*; *Thecodiplosis* sp. (Diptera: Cecidomyiidae) se presenta en varios hospederos de pinos, *Pinus arizonica*, *P. cooperi*, *P. engelmannii*, *P. hartwegii* y *P. rudis*; *Amphibolips* sp. (Hymenoptera: Cynipidae) presentes en el género *Quercus*; *Eurytoma pinisilvae* (Hymenoptera: Eurytomidae) su hospedero es *Pinus hartwegii*.

1. 3. Insectos minadores de hojas

El término mina se refiere a la cavidad formada por la alimentación de la larva minadora que consume tejidos de la hoja y que produce caminos, canales o serpentinadas a lo largo y ancho de la lámina foliar (Connor y Taverner, 1997).

Aproximadamente se han descrito 10 000 especies de minadores de hojas (Connor y Taverner, 1997). Los insectos minadores pertenecen a los órdenes Coleoptera, Diptera, Hymenoptera y Lepidoptera (ver Apéndice 1), de las cuales Lepidoptera contiene el mayor número de familias y especies de minadores de hojas (Hespenheide, 1991).

La mortalidad de algunos taxa de minadores de hojas se debe principalmente a los parasitoides, estados inmaduros y a factores importantes de la planta (Cornell y Hawkins, 1995; Hawkins, 1997). También es posible que los minadores de hojas mueran o reduzcan su fecundidad por las toxinas producidas por los hongos endófitos (Carroll, 1988; Clay, 1988).

Se ha sugerido que la vida de la larva en el interior de una hoja le ayuda a ésta a escapar de los enemigos naturales (depredadores, parásitos y entomopatógenos), a protegerse del ambiente físico (deseccación, radiación UV y desalojo por agua) y a consumir los tejidos menos nocivos de las plantas (Connor y Taverner, 1997).

La distribución de los minadores de hojas está limitada por parasitoides, abscisión de

la hoja, competencia intraespecífica, depredadores y por factores abióticos (Connor y Taverner, 1997). Las sustancias químicas de defensa están concentradas en la cutícula y en la epidermis de las hojas. Se ha demostrado que la alimentación de los minadores de hojas se restringe a aquellas capas particulares de tejido que contienen bajas concentraciones de defensas químicas (Connor y Taverner, 1997). Kimmerer y Potter (1987) por su parte han demostrado que la alimentación de *Phytomyza ilicicola* (Diptera: Agromyzidae) es inhibida por las defensas físicas de las plantas, como la presencia de cúspides, haces vasculares y cristales de oxalato de calcio, así como por las altas concentraciones de saponinas.

Algunas especies de minadores de hojas atacan plantas con importancia económica. Por ejemplo, la mariposa de la papa, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae), el minador de hoja del tabaco, *Perileucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae), la perforadora de la hoja de algodón, *Bucculatrix thurberiella* (Lepidoptera: Bucculatricidae), el minador de hoja del apio, *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) y el minador del cocotero, *Promecotheca papuana* (Coleoptera: Chrysomelidae). Otras plantas que son atacadas por este gremio de insectos son la espinaca, melón, alfalfa, plátano, pimienta, rábano, clavo, repollo, nabo, calabaza, chicharo, tomate y frijol. También existen ciertos minadores que son considerados plagas forestales. Por ejemplo, los árboles del género *Abies* son atacados intensamente por los minadores *Epinotia tedella* y *E. fraternana* (Lepidoptera: Tortricidae).

II. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El presente trabajo se concentra en el estudio de las agallas y las minas foliares de las plantas que pertenecen al sotobosque de la selva tropical en dos regiones de México: Los Tuxtlas, Veracruz y Chajul, Chiapas.

Durante las últimas décadas se han realizado numerosos estudios sobre los insectos fitófagos endógenos. En el año de 1996, existían 300 localidades con diferentes tipos de ecosistemas de todo el mundo en donde se habían realizado estudios sobre este tema (Fernandes y Lara, 1993; Lara y Fernandes, 1996). Como resultado de estos estudios se han podido describir patrones de distribución de los insectos formadores de agallas a lo largo de gradientes latitudinales y altitudinales (Fernandes y Lara, 1993; Lara y Fernandes, 1996). Se ha postulado que la riqueza de especies de agallas es mayor en las regiones tropicales que en las zonas templadas aunque esta diversidad está inversamente relacionada con la altitud en las zonas tropicales. También se ha podido conocer la riqueza de poblaciones de insectos fitófagos endógenos en una localidad particular. Por ejemplo, en la región de la Sierra de Cipó en el oriente de Brasil, Lara y Fernandes (1996) encontraron una considerable riqueza de especies de insectos formadores de agallas (46 especies en un censo de 45 árboles, 100 arbustos y 1000 hierbas).

Sobre lo publicado de este tema, existen dos estudios que motivaron el planteamiento de la presente tesis. El primero, es un estudio sobre la relación de la riqueza de plantas con la riqueza de especies de insectos agalleros, asociados a la fertilidad del suelo en la vegetación de Karoo y Fynbos, en África (Wright y Samways, 1996). Estos autores encontraron una correlación entre la riqueza de especies de insectos agalleros con la de las plantas, aunque no se encontraron diferencias significativas entre el suelo y la nutrición de las plantas. El segundo estudio, también de Wright y Samways (1998) quienes reportaron que la riqueza de especies de insectos formadores de agallas decrece con la altitud. Estos estudios integran de manera general la composición florística, la calidad nutritiva del suelo, la humedad y la perturbación de los sitios como factores que determinan la presencia de los insectos fitófagos endógenos.

A pesar de que existen numerosos trabajos sobre la interacción entre insectos endófagos y especies de plantas, muy pocos abordan los patrones que pueden existir a nivel local o regional en función de la heterogeneidad del hábitat dentro de una comunidad tropical. Por lo tanto, el presente estudio pretende identificar los patrones de riqueza de especies de insectos formadores de agallas y minas en varios sitios de dos regiones tropicales de México.

El método utilizado, consistió en caracterizar las morfoespecies de agallas y minas en sus plantas hospederas localizadas en sitios muy heterogéneos en composición florística y perturbación. En este contexto, se utilizó la información bibliográfica disponible sobre los tipos de suelo, humedad y otras variables ambientales para complementar la caracterización de los sitios de estudio. No se capturaron e identificaron especies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas ya que esto implica una investigación a largo plazo que se aparta de los objetivos de esta tesis. El conocimiento básico de los insectos fitófagos endógenos que habitan las selvas tropicales es sin duda fundamental para robustecer los patrones que se puedan derivar de esta investigación.

Este tipo de estudios lleva implícito la necesidad de incrementar el conocimiento de los componentes de la diversidad de los organismos que habitan las selvas tropicales del país para su conservación.

2. 1. OBJETIVOS

Objetivo general:

Analizar la estructura y composición de las plantas infestadas por insectos formadores de agallas y minas en el sotobosque de dos selvas húmedas de México.

Objetivos particulares:

1.- Determinar la estructura y composición de las plantas infestadas por los insectos formadores de agallas y minas a nivel local y regional.

2.- Describir la presencia de las plantas infestadas por los insectos endófagos en función de la heterogeneidad del hábitat, definida por la composición florística y perturbación.

3.- Determinar si la riqueza florística local es un factor que influye en la riqueza de plantas infestadas por agallas y minas en la selva húmeda.

2. 2. HIPÓTESIS

Las hipótesis asociadas a este trabajo son las siguientes:

1.- Los sitios con mayor diversidad florística tendrán varias especies de plantas infestadas por insectos formadores de agallas y minas.

2.- Los sitios perturbados tendrán un mayor número de plantas infestadas por insectos formadores de agallas y minas.

3.- La mayor composición de plantas infestadas por insectos fitófagos endógenos se encontrará en los sitios con suelos de baja calidad nutricional.

III. SITIOS DE ESTUDIO

Los sitios de estudio de este trabajo fueron la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", ubicada dentro de la reserva Los Tuxtlas, Veracruz y la Estación de Biología de campo "Chajul", ubicada dentro de la Reserva de Montes Azules, Chiapas. Se eligieron estos sitios ya que ambos cuentan con un listado florístico realizado recientemente (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1987; Martínez *et al.*, 1994).

3.1. La Estación de Biología Tropical de los "Tuxtlas"

3. 1. a. *Localización* La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" (referida de aquí en adelante como "Los Tuxtlas") se ubica en la vertiente del Golfo de México, al sureste del estado de Veracruz, enclavada en las estribaciones del volcán de San Martín. Se ubica casi al centro de la región denominada Los Tuxtlas, aproximadamente entre los 95°04' y 95°09' W y 18°34' y 18°36' N con una altitud de entre 150-700 m (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1987). La superficie total de la reserva es de 700 ha, de las cuales alrededor de 100 ha se encuentran fuertemente alteradas debido a actividades humanas, básicamente agricultura y ganadería (Ibarra-Manríquez, 1985).

3. 1. b. *Topografía* No se han realizado trabajos específicos de geología en los terrenos de la Estación (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1987). El macizo montañoso de "Los Tuxtlas" apareció durante el Terciario Superior, el cual está compuesto principalmente por rocas basálticas y andesíticas, con mezclas de cenizas volcánicas y ocasionales afloramientos de roca sedimentaria como calizas, areniscas y arcillas (Ríos Macbeth 1952).

3. 1. c. *Clima* El clima representado en la región de los Tuxtlas, el grupo A (cálido-húmedo), con base en la clasificación de Köppen, modificado por García en 1970 (Soto, 1976). Debido a que no se tienen datos precisos y completos sobre su clima, Ibarra-Manríquez (1985) recabó datos de la Estación Meteorológica de Coyame (que es la más cercana) para ser extrapolados para la Estación, la cual cuenta únicamente con registros

sobre su precipitación para un intervalo de 10 años (1972-1981). De esta comparación se concluye que ambos sitios presentan el tipo de clima Af(m)w''(i')g (García, 1981), con una precipitación promedio anual de 4725.2 mm (Estación Los Tuxtlas) y 4638.5 mm (Coyame). La precipitación del mes más seco es mayor de 60 mm, con un registro máximo durante los meses de verano y un porcentaje de lluvia invernal menor del 18%. Las temperaturas máxima, media y mínima anuales alcanzan valores de 32.2 °C, 24.3 °C y 16.4 °C respectivamente, con la temperatura media anual oscilando entre 5 y 7 °C. Finalmente el mes más caliente del año se presenta antes del solsticio de verano.

3. 1. d. *Suelos* La unidad edáfica dominante en un 80% de la Estación es denominada como fœzem húmico, regosol eútrico, feozem lúvico (Chizón- Sánchez, 1984). Esta unidad se caracteriza por poseer pendientes pronunciadas (15-25%), con suelos que presentan en general una gran acumulación de materia orgánica y que debido a la pendiente y edad geológica no ha desarrollado todos sus horizontes, destacándose el A y en algunos casos el B, como los mejor representados.

3. 1. e. *Vegetación* El tipo de vegetación que existe en la Estación es la selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X., 1963) o bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1986). Es necesario resaltar que los diferentes trabajos efectuados en la localidad difieren en las especies dominantes que reportan debido a que la selva es una comunidad muy dinámica (Ibarra-Manríquez, 1985; Martínez-Ramos, 1985). De acuerdo con lo reportado por Ibarra-Manríquez y Sinaca (1987) las familias con mayor representación de especies en la Estación son: Orchidaceae (60 especies), Compositae (59), Leguminosae (54), Polypodiaceae (50) y Rubiaceae (40).

3. 2. La Estación de Biología Chajul

3. 2. a. *Localización* La Estación de Biología "Chajul" (de aquí en adelante referida como "Chajul") se ubica dentro de la Selva Lacandona, entre los 16° 03' de latitud norte y 90° 64' W, muy cerca de la frontera con la República de Guatemala, en la parte sureste de la Reserva de la Biosfera de los Montes Azules. La Selva Lacandona ocupa una superficie de 2,000,000 de ha (Martínez *et al.*, 1994), de las cuales 331,200 ha se encuentra dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (Vásquez-Sánchez, 1992) comprendida principalmente dentro de los municipios de Ocosingo, Margaritas y Palenque, en el estado de Chiapas.

3. 2. b. *Hidrografía* Por los diferentes valles de la región Lacandona corren los ríos Jataté, Lacanjá y Lacantún, y los afluentes de este último, todos ellos derivados del Usumacinta. En la Lacandona son también importantes los cuerpos lacustres de naturaleza cárstica, entre los que sobresalen Ocotol, Ojos Azules, El Suspiro y Laguna Miramar (García-Gil y Lugo-Hubb, 1992).

Cercanos a "Chajul" los ríos más importantes son el Chajul, el Ixcán y el Lacantún. La presencia de los ríos en la Lacandona es muy importante, ya que determinan cambios en la composición de la vegetación.

3. 2. c. *Topografía* La topografía de la Lacandona es muy variable, aunque en general la altitud disminuye en dirección noreste. La sierra que se localiza entre los ríos Jataté y Lacanjá alcanza entre 1000 y 1600 m. Al sureste del río Lacantún se extienden terrenos bajos, pero accidentados, cuyas altitudes oscilan entre 100 y 300 m (Müllerried, 1957).

3. 2. d. *Clima* En la Selva Lacandona el clima varía de acuerdo a la orientación de las serranías y dirección de los vientos (Orellana, 1978; Martínez *et al.*, 1994). En la región Lacandona se presentan dos tipos principales de clima, que son Af, correspondientes a un clima cálido con lluvias todo el año, y el Am, que es un clima cálido con época seca corta

(Miranda, 1975)

La precipitación media anual es de 3000 mm, la cual está distribuida estacionalmente a lo largo del año. De manera que de enero a abril la precipitación es de 60 mm por mes, mientras que de mayo a octubre es de 100 mm por mes (Meave del Castillo, 1990). La temperatura promedio anual es de 25 °C, encontrándose una diferencia entre el mes más cálido y el mes más frío de 5 °C.

3. 2. e. *Suelos La Selva Lacandona* presenta una gran heterogeneidad de suelos, las calizas encontradas en esta región indican una edad aproximada del Cretácico Superior (García-Gil y Lugo-Hupb, 1992). El tipo de suelo más importante es el gley, constituido de materiales arcillosos de color grisáceo u oscuro de grano fino y de gran espesor (Siebe *et al.*, 1996). Hay también suelos lateríticos de color rojizo o pardo con hidróxido de hierro, arcilloso-arenosos de espesor considerable (Müllerried, 1957).

Los suelos de la zona difieren mucho en nutrimentos, en el contenido de agua y el balance de aereación (Siebe *et al.*, en prep.). En general, todos los sitios son ricos en materiales orgánicas teniendo un alto contenido de nitrógeno, el intercambio de potasio se encuentra en un intervalo de 2.1 a 4.4 meq / k. (Siebe *et al.*, 1996). La disponibilidad de fósforo en general para todos los sitios es baja (Siebe *et al.*, 1996). Existe una variación considerable en el pH entre los sitios, encontrándose un intervalo de 4.3 a 7.0, asimismo en sus condiciones de drenaje, retención y disponibilidad de agua variables (Siebe *et al.*, 1996).

Existen los sitios inundables cercanos a los afluentes del río Lacantum donde el suelo tiene la característica de presentar sedimentos de arcilla moldeable. El material original del 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 del subsuelo (Siebe *et al.*, 1996).

En los lomeríos bajos se presenta un suelo arcilloso que muestra estructuras angulares dispuestas en bloques, teniendo a formar prismas en el subsuelo. El otro tipo de suelo encontrado en los lomeríos es el húmico acrisol, que es un suelo arenoso proveniente

de areniscas del Eoceno que provee condiciones desfavorables para el desarrollo de plantas ya que la cantidad de nutrimentos es baja (Siebe *et al.*, 1996).

Los sitios cársticos o de montaña se ubican en pendientes muy elevadas y empinadas (300 m), donde se presenta un suelo carbonado derivado de calizas del Cretácico, el cual se distingue por su baja profundidad (12-18 cm). El potencial de enraizamiento de las plantas en este tipo de 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 (Siebe *et al.*, 1996).

En las sabanas se encuentra un suelo formado por arcillas del Eoceno que muestran estructuras angulares en bloques (Siebe *et al.*, 1996). Los sitios aluviones presentan un potencial de enraizamiento muy profundo, en este tipo existen buenas condiciones de captura y disponibilidad de agua, así como una gran capacidad de aereación y un alto contenido de nutrimentos (Siebe *et al.*, 1996).

3. 2. f. *Vegetación* La vegetación de la Selva Lacandona es un mosaico de comunidades vegetales que incluye desde la selva alta perennifolia a mediana subperennifolia, selvas subdeciduas, sabanas, encinares, palmares y tulares (Miranda, 1961). El tipo principal de vegetación que se encuentra en esta región es selva alta perennifolia (Miranda y Hernández X., 1963) o bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1978).

La selva alta perennifolia es estructuralmente muy compleja y su dosel alcanza en promedio los 30 m de altura, aunque hay especies que pueden alcanzar hasta 60 m (Miranda, 1961). Miranda (1961) distinguió como especies dominantes de la Selva Lacandona a *Alchornea latifolia*, *Ampelocera hottlei*, *Celtis monoica*, *Cynometra retusa*, *ialium guianense*, *Drypetes brownii*, *Erblichia xylocarpa*, *Guarea excelsa*, *Guatteria anomala*, *Manilkara zapota*, *Pithecellobium arboreum*, *Poulsenia armata*, *Pouteria sapota*, *Pterocarpus reticulatus*, *Quararibea funebris*, *Sebastiana laticupis*, *Swietenia macrophylla* y *Vatairea lundellii*.

Otro tipo de selva también importante en la Lacandona es la selva subdecidua que se

desarrolla a la orilla de los ríos, las cuales de acuerdo con Miranda (1961), son una transición de la selva alta siempre verde y la selva baja decidua o de sabana.

En la región Lacandona se han registrado 3,400 especies de plantas vasculares, lo que representan un 43.1% de la flora del estado, por lo que se le considera como una de las regiones más ricas de Chiapas (Martínez *et al.*, 1994). Las familias de angiospermas más ricas en especies en Chajul son Apocynaceae, Gramineae, Bignoniaceae, Leguminosae, Melastomataceae, Orchidaceae y Rubiaceae (Martínez *et al.*, 1994).

La mayor parte del área de Chajul está cubierta por bosque tropical lluvioso aunque la estructura y composición del bosque varía (Rzedowski, 1978). 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 alto), 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 formados por perturbaciones recientes (Siebe *et al.*, en prep.).

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.*, 1996)

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Sitios de estudio.

Para las dos regiones se eligieron nueve sitios, cuatro en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" y cinco en la Estación de Biología Tropical "Chajul". Todos los sitios tienen características diferentes en la composición florística, tipo de suelos, humedad y grado de perturbación.

En la región de Los Tuxtlas, los sitios elegidos fueron un acahual, un pedregal y dos sitios de selva madura. En Chajul, los hábitats elegidos fueron parcelas permanentes establecidas en diferentes ambientes: terraza, meandro, lomerío, sierra y sabana. Para fines prácticos los sitios se denominaron por su hábitat. La selección de los sitios se realizó en los alrededores de las regiones de Los Tuxtlas y Chajul; algunas características relevantes de cada sitio son las siguientes.

En la región de Los Tuxtlas:

Ex-Camino. - Es un sitio (brecha en medio de la selva) que fue perturbado durante muchos años y que desde hace 5 años se encuentra en recuperación natural.

Estación. - Es un sitio de selva madura con ligeras perturbaciones y cerca del borde de los límites de la Estación de Los Tuxtlas.

Pedregal. - Es un sitio de topografía irregular con suelo bajo en nutrimentos y vegetación conservada.

La Perla. - Es un sitio de selva madura con vegetación bien conservada.

En la región de Chajul:

Sabana. - Es un sitio con antecedentes de perturbación humana en el pasado que está en recuperación, el suelo es arcilloso y los árboles no sobrepasan los 15m.

Sierra Cárstica. - Es un sitio que presenta elevadas pendientes, el suelo es de origen calizo y su topografía accidentada. Este sitio y los siguientes cuentan con parcelas permanentes para investigaciones de largo plazo (M. Martínez-Ramos, com. pers.).

Lomerío Bajo. - Es un sitio con árboles de talla intermedia, el suelo es arcilloso y arenoso.

Terraza Aluvial. - Es el sitio con las mejores condiciones de captura y disposición de agua además cuenta con un alto contenido de nutrimentos.

Meandro Viejo. - Es un sitio pantanoso.

4.2. Métodos.

El muestreo se realizó empleando transectos de 150 m de largo por 5 m de ancho. En éstos, se tomó una muestra de todas las plantas menores a dos metros y se registró si la planta se encontraba infestada o no por insectos agalleros y minadores. Esta caracterización se realizó con base en las morfoagallas o minas presentes en las hojas de las plantas y no se colectaron los insectos responsables de los mismos. En los sitios de Chajul, estos transectos se realizaron dentro de los cuadros permanentes de investigación (M. Martínez-Ramos, datos no publ.) y en este caso, por conocerse la composición florística de cada sitio, sólo se colectaron las plantas infestadas. El área muestreada en total fue de 3000 m² en Los Tuxtlas y de 3750 m² en Chajul.

En el laboratorio, las plantas (infestadas y no infestadas) colectadas se determinaron taxonómicamente y se revisaron nuevamente las ramas colectadas para corroborar la presencia de agallas y minas hechas en el campo.

Para analizar la similitud a nivel local y regional entre los sitios de estudio empleamos el índice de similitud de Driver y Kroeber; la fórmula para la obtención de este índice es la siguiente:

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

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

La relación entre la riqueza de especies vegetales y la presencia de agallas y minas se evaluó con un análisis de correlación en el programa SYSTAT (Wilkinson *et al.*, 1992).

La comparación entre plantas infestadas y no infestadas entre sitios para cada región se hicieron con una prueba de G (Zar, 1974).

V. RESULTADOS

5. 1. Patrones generales

5. 1. a. Los Tuxtlas.

En los cuatro sitios estudiados de esta región se colectaron 418 plantas en total que incluyen tanto no infestadas (290 plantas; 69.4 %) como infestadas (128 plantas; 30.6 %) por insectos endófagos (agallas y minas) (Tabla 1a). Estas diferencias fueron estadísticamente significativas entre los sitios ($\chi^2 = 36.625$, g.l. = 3, $P < 0.001$). Los sitios presentaron distintos valores tanto del número total de plantas como de niveles de infestación y se detectó que los niveles de infestación fueron mayores en los sitios con el mayor número total de plantas. El sitio *Ex-Camino*, fue el que tuvo el mayor número de plantas (164 individuos) y 61 (37.2 %) se encontraban infestadas, mientras que en el sitio *La Perla*, sólo se muestrearon 66 plantas en total de las cuales 17 (25.8 %) presentaron infestación. Los sitios Estación y Pedregal presentaron valores intermedios (Tabla 1a).

Analizando el número de plantas infestadas por agallas, por minas y por ambos gremios, de manera independiente, se encontró que en el sitio *Ex-Camino* se presentó el mayor número de plantas infestadas por agallas y por agallas y minas, mientras que el sitio *La Perla*, tuvo el menor número de plantas con estos tipos de infestación (Tabla 1b). Para el caso de las plantas infestadas por minas, sin embargo, en el sitio *Ex-Camino* se encontró nuevamente el mayor número de plantas infestadas por minas pero los sitios *Pedregal* y *La Perla* presentaron los valores más bajos (Tabla 1b). Cabe mencionar, que el sitio *Ex-Camino* presentó el mayor número de plantas infestadas por agallas considerando todos los sitios tanto de Los Tuxtlas como de Chajul.

De las 128 plantas infestadas en esta región, identificamos 96 especies de plantas hospederas, de las cuales 53 especies correspondieron a plantas que sólo tuvieron agallas (Tabla 2). De éstas, sólo 6 especies estuvieron presentes en al menos dos de los sitios estudiados (Tabla 2a), y el resto, 47 especies fueron exclusivas de alguno de los sitios. En el sitio *Ex-Camino* se encontraron 29 especies exclusivas, 6 en el sitio *La Estación*, 8 en el *Pedregal* y sólo 4 especies exclusivas en *La Perla* (Tabla 2b).

Tabla 1.- Número total y porcentajes (entre paréntesis) de (a) plantas infestadas y no infestadas; y (b) plantas infestadas con agallas, minas y agallas y minas en cada uno de los sitios de estudio de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

a.					
Sitios	<i>Ex-Camino</i>	<i>Estación</i>	<i>Pedregal</i>	<i>La Perla</i>	Total
Plantas infestadas	61 (37.2)	27 (23.5)	23 (31.5)	17 (25.8)	128
Plantas no infestadas	103 (62.8)	88 (76.5)	50 (68.5)	49 (74.2)	290
Total de plantas	164	115	73	66	418
b.					
Sitios	<i>Ex-Camino</i>	<i>Estación</i>	<i>Pedregal</i>	<i>La Perla</i>	Total
Plantas con agallas	34	11	10	6	61
Plantas con minas	16	7	5	5	33
Plantas con agallas y minas	11	9	8	6	34
Total de plantas infestadas	61	27	23	17	128

Tabla 2. Especies de plantas que presentan agallas (a) que se comparten entre al menos dos de los sitios de estudio y (b) que sólo se encuentran en uno de los sitios en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

a. Especies	<i>Ex-Camino</i>	<i>Estación</i>	<i>Pedregal</i>	<i>La Perla</i>
<i>Eupatorium galeotti</i>	♦			♦
<i>Trichostigma octandrum</i>	♦	♦		♦
<i>Casearia sylvestris</i>	♦	♦		
<i>Formsteronia viridescens</i>		♦		♦
<i>Inga jinicuil</i>	♦	♦		
<i>Orthion oblancoelatum</i>	♦	♦		

b.

<i>Ex-Camino</i>	<i>Estación</i>	<i>Pedregal</i>	<i>La Perla</i>
<i>Acacia cornigera</i>	<i>Arrabidaea occidentalis</i>	<i>Costus dirzoi</i>	<i>Amphitecna tuxtliensis</i>
<i>A. skutchii</i>	<i>Cymbopetalum baillonii</i>	<i>Hamelia longipes</i>	<i>Ardisia compressa</i>
<i>Ampelocera hottlei</i>	<i>Faramea occidentalis</i>	<i>Iresine arbuscula</i>	<i>Combretum laxum</i>
<i>Anemopaegma chrysanthum</i>	<i>Poulsenia armata</i>	<i>Mansoa kerere</i>	<i>Ocotea dendrodaphne</i>
<i>Borreria caracasana</i>	<i>Quararibea</i> sp	<i>Maytenus schippii</i>	
<i>Calophyllum brasiliense</i>	<i>Smilax dominguensis</i>	<i>Myriocarpa longipes</i>	
<i>Casearia tacanensis</i>		<i>Siparuna andina</i>	
<i>Cissus gossypifolia</i>		<i>Urera caracasana</i>	
<i>Croton</i> sp			
<i>Cynometra retusa</i>			
<i>Hampea integerrima</i>			
<i>Inga pavoniana</i>			
<i>Lonchocarpus</i> sp			
<i>Lunania mexicana</i>			
<i>Mikania aromatica</i>			
<i>Nectandra albiflora</i>			
<i>Paragonia pyramidata</i>			
<i>Paullinia clavifera</i>			
<i>Philodendron sagittifolium</i>			
<i>Piper aequale</i>			
<i>P. amalago</i>			
<i>P. lapathifolium</i>			
<i>Psychotria chiapensis</i>			
<i>P. limonensis</i>			
<i>Pterocarpus rohrii</i>			
<i>Rourea glabra</i>			
<i>Sida rhombifolia</i>			
<i>Solanum schlechtendalianum</i>			
<i>Spondias radlkoferi</i>			

De las 96 especies mencionadas, 28 tuvieron únicamente minas de las cuales sólo 4 especies estuvieron presentes en al menos dos de los sitios estudiados (Tabla 3a) y el resto, 24 especies, estuvieron distribuidas en sólo uno de los sitios. En el sitio *Ex-Camino*, 12 especies fueron exclusivas de este sitio, 3 en la *Estación*, 5 en *Pedregal* y 4 en *La Perla* (Tabla 3b). De la misma manera, sólo 15 especies tuvieron agallas y minas en diferentes sitios (Tabla 4)

Tabla 3a. Especies de plantas que presentan minas (a) que se comparten entre los sitios de estudio y (b) exclusivas de cada sitio en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

a. Especies	<i>Ex-Camino</i>	<i>Estación</i>	<i>Pedregal</i>	<i>La Perla</i>
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	◆	◆		◆
<i>Aphelandra</i> sp.	◆	◆		
<i>Heliconia uxpanapensis</i>	◆	◆		
<i>Nectandra</i> sp.	◆	◆		
b.				
<i>Ex-Camino</i>	<i>Estación</i>	<i>Pedregal</i>	<i>La Perla</i>	
<i>Achyranthes</i> sp.	<i>Columnea purpusii</i>	<i>Lonchocarpus guatemaltensis</i>	<i>Aphelandra aurantiaca</i>	
<i>Chamissoa altissima</i>	<i>Nectandra lundellii</i>	<i>Nectandra ambigens</i>	<i>Crataeva tapia</i>	
<i>Dendropanax arboreus</i>	<i>Syngonium schottianum</i>	<i>Philodendron tripartitum</i>	<i>Psiguria triphylla</i>	
<i>Heliconia schiedeana</i>		<i>Pisonia aculeata</i>	<i>Psychotria veracruzensis</i>	
<i>Lithacne pauciflora</i>		<i>Syngonium chiapense</i>		
<i>Nectandra rubiflora</i>				
<i>Psychotria tenuifolia</i>				
<i>Rhodospatha wendlandii</i>				
<i>Senna papillosa</i>				
<i>Tradescantia zanonii</i>				
<i>Turpinia</i> sp.				
<i>Urera eggersii</i>				

Tabla 4. Especies de plantas infestadas con agallas (A) y minas (M) que se encuentran en los sitios de estudio de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

Especies	Ex-Camino	Estación	Pedregal	La Perla
<i>Acalypha diversifolia</i>	◆A	◆M		
<i>Chamaedorea alternans</i>	◆A◆M	◆M		
<i>Connarus schultesii</i>	◆A	◆M	◆A	
<i>Gouania lupuloides</i>	◆M	◆A	◆M	
<i>Nectandra salicifolia</i>				◆A◆M
<i>Odontonema callistachyum</i>	◆A		◆M	
<i>Paullinia venosa</i>	◆A◆M			◆A
<i>Piper hispidum</i>	◆A◆M	◆A		◆M
<i>Platymiscium pinnatum</i>	◆A	◆M		
<i>Pleuranthodendron lindenbergii</i>	◆A◆M		◆M	
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	◆A◆M	◆A	◆A	◆A
<i>Psychotria flava</i>		◆A	◆A◆M	
<i>Rheedia edulis</i>			◆A	◆M
<i>Syngonium</i> sp.	◆M	◆A		
<i>Urera elata</i>			◆M	◆A

5. 1. b. Chajul.

En los cinco sitios de esta región se colectaron 426 plantas en total que comprenden 134 (31.4 %) individuos infestados y 292 (68.6 %) plantas no infestadas de insectos fitófagos endógenos (agallas y minas) (Tabla 5a). Estas diferencias no fueron estadísticamente significativas entre los sitios ($\chi^2 = 6.257$, g.l. = 4, $P > 0.05$). En esta región, cuatro de los cinco sitios presentaron porcentajes muy similares de plantas infestadas que

van de 30.7 % al 36.4 %; el sitio *Meandro Viejo* presentó el menor porcentaje de plantas infestadas (Tabla 5a).

En general, en esta región las plantas presentaron un mayor número de plantas (casi el doble) infestadas por minas que por agallas (Tabla 5b).

Tabla 5. Número y porcentaje (entre paréntesis) de (a) plantas infestadas y no infestadas y (b) plantas con agallas, minas y agallas y minas para cada uno de los sitios de estudio de la región de Chajul, Chiapas.

a.

Sitios	<i>Sabana</i>	<i>Sierra Cárstica</i>	<i>Lomerío Bajo</i>	<i>Terraza Aluvial</i>	<i>Meandro Viejo</i>	Total
Plantas infestadas	31 (30.7)	31 (33.3)	32 (36.4)	23 (31.5)	17 (24)	134
Plantas no infestadas	70 (69.3)	62 (66.7)	56 (63.6)	50 (68.5)	54 (76)	292
Total de plantas	101	93	88	73	71	426

b.

Sitios	<i>Sabana</i>	<i>Sierra Cárstica</i>	<i>Lomerío Bajo</i>	<i>Terraza Aluvial</i>	<i>Meandro Viejo</i>	Total
Plantas con agallas	3	9	8	4	6	30
Plantas con minas	23	16	10	10	5	64
Plantas con agallas y minas	5	6	14	9	6	40
Total de plantas infestadas	31	31	32	23	17	134

De las 134 plantas infestadas por estos insectos endófagos (Tabla 5) se identificaron 104 especies, de las cuales 26 especies tuvieron agallas, 57 minas y 21 tuvieron agallas y minas (Tabla 6). De las especies con agallas, únicamente 3 especies se encontraron en al menos dos sitios (Tabla 6a) y 23 estuvieron en sólo alguno de los sitios de estudio (Tabla 6b). El sitio que presentó el mayor número de especies exclusivas fue el sitio *Sierra Cárstica* con 6 especies y la menor la *Sabana* con únicamente 2 especies (Tabla 6b).

Tabla 6. Especies de plantas con agallas (a) que se presentaron en al menos dos de los sitios de estudio y (b) que se encontraron en un solo sitio de estudio en la región de Chajul, Chiapas.

Especies	Sabana	Sierra Cárstica	Lomerío Bajo	Terraza Aluvial	Meandro Viejo
<i>Eugenia</i> sp	◆	◆			
<i>Piper aequale</i>		◆	◆		
<i>Psychotria limonensis</i>			◆	◆	

b.

Sabana	Sierra Cárstica	Lomerío Bajo	Terraza Aluvial	Meandro Viejo
<i>Calyptantes lindenian</i>	<i>Eugenia acapulensis</i>	<i>Ampelocera hottlei</i>	<i>Batairea lindelli</i>	<i>Calea ternifolia</i>
<i>Miconia</i> sp	<i>E. axillaris</i>	<i>Brosimum alicastrum</i>	<i>Cruton galbellus</i>	<i>Coccoloba tuerckeimii</i>
	<i>E. koepperi</i>	<i>Croton nitens</i>	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	<i>Monstera acuminata</i>
	<i>Neea aff. belizensis</i>	<i>Parathesis serrulata</i>		<i>Paullinia clavigera</i>
	<i>Piper</i> sp	<i>Pouteria durtandii</i>		<i>Philodendron equalatera</i>
	<i>Sauvagesia erecta</i>	<i>Sideroxylon portoricense</i>		
	<i>Syngonium podophyllum</i>			

De las 104 especies encontradas en Chajul, 57 (54.8 %) presentaron minas y de éstas sólo 7 especies se encontraron en al menos dos de los sitios de estudio (Tabla 7a) y 50 especies fueron exclusivas de alguno de los sitios (Tabla 7b). Los sitios de la *Sabana* y Sierra Cárstica tuvieron 19 y 15 especies con minas respectivamente, que sólo se presentaron en este sitio, mientras que en el sitio *Meandro Viejo* sólo tuvo 3 especies (Tabla 7b). En esta región, 21 especies presentaron agallas y minas (Tabla 8).

Tabla 7. Especies de plantas con minas (a) que se comparten entre los sitios de estudio y (b) exclusivas en la región de Chajul, Chiapas.

Especies	Sabana	Sierra Cárstica	Lomerío Bajo	Terraza Aluvial	Meandro Viejo
<i>Cephaelis tomentosa</i>	♦		♦		
<i>Lacistema agregatum</i>	♦		♦		
<i>Philodendron smithii</i>				♦	♦
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>				♦	♦
<i>Psychotria chiapensis</i>	♦		♦		
<i>P. papantlensis</i>	♦		♦		
<i>Trichilia eritrocarpa</i>		♦	♦		

b.

Sabana	Sierra Cárstica	Lomerío Bajo	Terraza Aluvial	Meandro Viejo
<i>Allophylus cominia</i>	<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	<i>Anthurium pentaphyllum</i>	<i>Acalypha arvensis</i>	<i>Amphitecna apiculata</i>
<i>Byrsonima crassifolia</i>	<i>Begonia</i> sp	<i>Crossopetalum puberulum</i>	<i>Ardisia aff. tuerckheimii</i>	<i>Philodendron sagittifolium</i>
<i>Casearia</i> sp	<i>Cynometra retusa</i>	<i>Casearia arguta</i>	<i>Combretum laxum</i>	<i>Serjania goniocarpa</i>
<i>C. tacanensis</i>	<i>Dulbergia glabra</i>	<i>Psychotria brachiata</i>	<i>Crossopetalum parviflorum</i>	
<i>C. tremula</i>	<i>Manikara sapota</i>	<i>Thinuvia tomocarpa</i>	<i>Heteropterys laurifolia</i>	
<i>Clusia flava</i>	<i>Myriocarpa</i> sp		<i>Piper flavidum</i>	
<i>Clusia</i> sp	<i>Odontonema albiflorum</i>		<i>Protium multiramiflorum</i>	
<i>Dallocarpus dentatus</i>	<i>Philodendron radiatum</i>		<i>Tetrapteryx schiedeana</i>	
<i>Davila aspera</i>	<i>Quararibea funebris</i>			
<i>Guetarda macrocarpa</i>	<i>Quararibea</i> sp			
<i>Matayba glaberrima</i>	<i>Ruellia</i> sp			
<i>Mouriri exilis</i>	<i>Sideroxylon</i> sp			
<i>M. mirtoides</i>	<i>Strichnos tabascana</i>			
<i>Mouriri</i> sp	<i>Trichilia acutantera</i>			
<i>Palicourea</i> sp	<i>Wimmeria bartlettii</i>			
<i>Phoradendron</i> sp				
<i>Psychotria patens</i>				
<i>Rondeletia</i> sp				
<i>Scleria microcarpa</i>				

Tabla 8. Especies de plantas que presentaron agallas y minas en los cinco sitios de estudio de la región de Chajul, Chiapas.

Especies	Sabana	Sierra Carstica	Lomerío Bajo	Terraza Aluvial	Meandro Viejo
<i>Acalypha divesifolia</i>		♦A		♦A♦M	♦M
<i>Guarea glabra</i>			♦A♦M	♦A	
<i>Nectandra</i> sp		♦M	♦A	♦A	
<i>Ouretea lucens</i>	♦A		♦A♦M		
<i>Philodendron</i> sp			♦M	♦A♦M	♦A
<i>Piper hispidum</i>			♦A♦M		♦A
<i>Quararibea yunckerii</i>		♦A♦M	♦A		
<i>Calyptantes</i> sp	♦A♦M				
<i>Callophyllum</i> <i>brasiliense</i>	♦A♦M				
<i>Eugenia capuli</i>	♦M	♦A♦M			
<i>Pouteria</i> sp		♦A	♦M	♦M	
<i>Psychotria</i> sp	♦M	♦A			
<i>Costus scaber</i>			♦A♦M		♦M
<i>Cydista potosina</i>			♦A	♦M	
<i>Cymbopetalum</i> <i>mayaru</i>			♦A♦M	♦M	
<i>Mussatia hyacanthina</i>			♦A♦M	♦M	
<i>Philodendron</i> hederaceum			♦A♦M		
<i>Psychotria flava</i>			♦A♦M		
<i>Hiraea fagifolia</i>			♦M	♦M	♦A
<i>Parathesis psychotride</i>					♦A♦M
<i>Lonchocarpus</i> <i>cruentus</i>					♦A♦M

En esta tabla, es importante recalcar que en el sitio *Lomerío Bajo* se encuentra el mayor número de especies con minas y agallas.

5. 2. Índices de similitud

5. 2. a. *Insectos formadores de agallas y minadores de hojas en Los Tuxtlas.*

Del análisis del índice de similitud de Driver y Kroeber, se desprende que los sitios *Ex-Camino* y *Estación* son los sitios más afines en la composición de plantas tanto con presencia de agallas como de minas (Tabla 9).

Tabla 9. Valores de similitud entre las especies de plantas con presencia de agallas y minas para cuatro sitios en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Los números en *itálicas* corresponden a los valores de las agallas y en *negritas* los valores de las minas. Los valores subrayados son los de mayor similitud.

	<i>Ex-Camino</i>	<i>Estación</i>	<i>Pedregal</i>	<i>La Perla</i>
<i>Ex-Camino</i>	***	<u>22.87</u>	16.30	14.46
<i>Estación</i>	<u>31.43</u>	***	20.04	15.81
<i>Pedregal</i>	13.18	0	***	16.90
<i>La Perla</i>	14.74	10.66	0	***

5. 2. b. *Formadores de agallas y minadores de hojas en Chajul.*

Con base en el índice de Driver y Kroeber, los sitios más afines en la composición de plantas tanto con presencia de agallas como de minas son *Lomerío Bajo* y *Terraza Aluvial* (Tabla 10).

Tabla 10. Valores de similitud entre las especies de plantas con presencia de insectos formadores de agallas y minas para cinco sitios en la región de Chajul, Chiapas. Los números en *itálicas* corresponden a los valores de las agallas y en **negritas** los valores de las minas. Los subrayados corresponden a los valores con la mayor similitud.

	<i>Sabana</i>	<i>Sierra Cárstica</i>	<i>Terraza Aluvial</i>	<i>Lomerio Bajo</i>	<i>Meandro Viejo</i>
<i>Sabana</i>	***	<i>10.91</i>	<i>9.36</i>	<i>0</i>	<i>0</i>
<i>Sierra Cárstica</i>	4.41	***	<i>12.26</i>	<i>9.44</i>	<i>0</i>
<i>Terraza Aluvial</i>	<i>16.79</i>	5	***	<u><i>24.23</i></u>	
<i>Lomerio Bajo</i>	0	0	26.46	***	<i>11.18</i>
<i>Meandro Viejo</i>	0	0	<i>7.27</i>	24.25	***

5. 2. c. Formadores de agallas entre regiones.

Los sitios afines en la composición de plantas con presencia de insectos formadores de agallas son Ex-Camino (Los Tuxtlas) y Terraza Aluvial (Chajul), aunque los valores son más bajos que entre sitios de la misma región (Tabla 11).

Tabla 11. Valores de similitud para nueve sitios que comparan las especies de plantas con presencia de agallas. Los números subrayados corresponden a los valores con mayor similitud.

	<i>Sabana</i>	<i>Sierra Cárstica</i>	<i>Terraza Aluvial</i>	<i>Lomerio Bajo</i>	<i>Meandro Viejo</i>
<i>Ex-Camino</i>	<i>12.45</i>	<i>12.22</i>	<u><i>16.17</i></u>	<i>10.49</i>	<i>9.64</i>
<i>Estación</i>	0	0	8.83	<i>11.47</i>	<i>7.90</i>
<i>Pedregal</i>	0	0	9.44	<i>6.13</i>	8.45
<i>La Perla</i>	0	0	11.18	0	0

5. 2. d. *Minadores de hojas entre regiones.*

La mayor similitud para la presencia de minadores de hojas resultó entre los sitios de el *Pedregal* (Los Tuxtlas) con *Meandro Viejo* (Chajul) aunque en general, los valores de similitud son muy bajos (Tabla 12).

Tabla 12. Valores de similitud para nueve sitios que analizan las especies de plantas con presencia minadores. Los números subrayados corresponden a los valores con mayor similitud.

	<i>Sabana</i>	<i>Sierra Cárstica</i>	<i>Terraza Aluvial</i>	<i>Lomerio Bajo</i>	<i>Meandro Viejo</i>
<i>Ex-Camino</i>	0	4.78	5.05	4.55	6.95
<i>Estación</i>	0	6.91	7.31	0	10.05
<i>Pedregal</i>	0	0	7.66	6.90	<u>10.54</u>
<i>La Perla</i>	0	0	0	7.71	0

5. 3. **Correlación de plantas con agallas y minas con la riqueza vegetal.**

La correlación entre el total de plantas en cada sitio y la riqueza de morfoagallas fue significativa ($r^2 = 0.697$; $P < 0.05$) (Figura 1). Sin embargo, el coeficiente de determinación para la relación entre las especies de plantas y las minas no fue significativa ($r^2 = 0.420$; $P > 0.05$) (Figura 2).

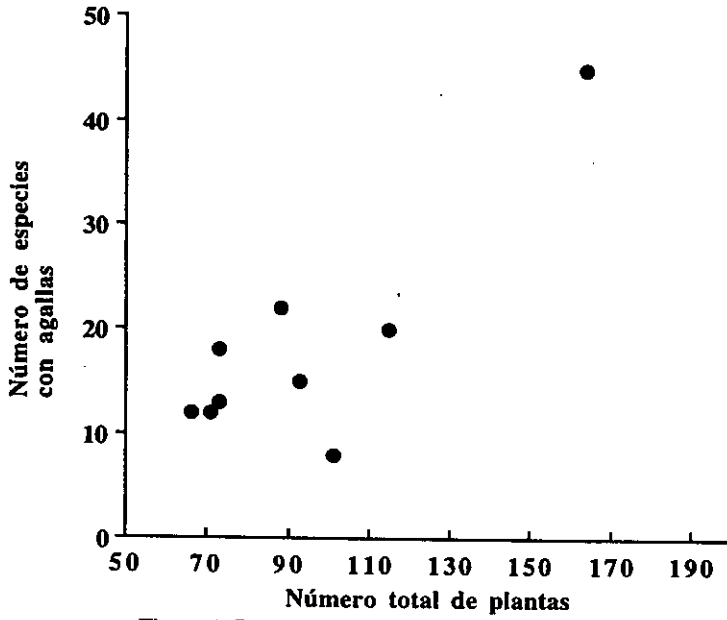


Figura 1. Relación entre la presencia de agallas y el número total de plantas en todos los sitios de estudio.

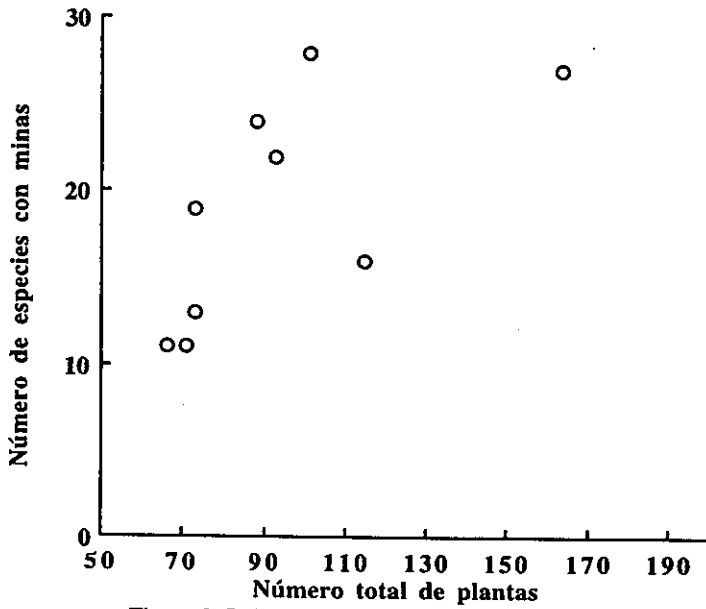


Figura 2. Relación entre la presencia de minas y el número total de plantas en todos los sitios de estudio.

VI. DISCUSIÓN

Patrones generales

En términos generales, se encontró que aproximadamente el 30 % del total de las plantas muestreadas en cada región se encuentran infestadas por agallas y minas. En el sitio de Los Tuxtlas, hubo una mayor variación entre sitios que en Chajul. En el primero, el porcentaje de infestación varió de 23.5 a 37.2 %, mientras que en Chajul cuatro de los cinco sitios estudiados presentaron un valor cercano al 30% de plantas infestadas (ver Tablas 1 y 5).

Insectos formadores de agallas.

Una de las suposiciones de este estudio, es que la presencia de una morfoagalla es única para cada especie. En general, se apreció un cierto grado de especialización entre las especies vegetales descritas y los insectos formadores de agallas. Si bien puede existir la posibilidad de que distintas especies de insectos formen agallas similares, la mayoría de las morfoagallas presentaron cierta particularidad con su planta hospedera. Aun más, las especies vegetales que se muestrearon en diferentes sitios, tanto en Los Tuxtlas como en Chajul, mostraron el mismo tipo de agalla en cada lugar. Esto corrobora de alguna manera el grado de especificidad (o de respuesta de la planta) de la interacción entre las agallas y sus plantas hospederas. Sin embargo, es importante cultivar los insectos de cada morfoagalla para conocer su identidad específica y poder corroborar el grado de especialización de las agallas con sus hospederos.

En los sitios de estudio de Los Tuxtlas las comunidades vegetales difieren en su riqueza de especies vegetales atacadas por insectos agalleros. La comunidad del *Ex-Camino* presentó la mayor riqueza de plantas con agallas que los otros sitios. Esto concuerda con la idea de que la riqueza de especies de plantas está asociado con una mayor riqueza de insectos formadores de agallas (Price, 1991, 1995; Wright, 1996, 1998). El sitio *Ex-Camino* es una parte de la selva que se mantuvo abierta durante muchos años y que hace aproximadamente cinco años se cerró permitiendo con esto la regeneración natural del mismo. Este sitio, al ser un camino de terracería, tiene la particularidad de estar rodeado de

vegetación primaria así como de especies secundarias. Esta conjunción de elementos ha permitido que distintas especies pioneras y persistentes, hayan colonizado y alcanzado a formar fragmentos muy ricos en especies.

Este sitio, *Ex-Camino*, también puede considerarse como un sitio perturbado y en recuperación. Esto resulta interesante ya que se ha sugerido que las plantas en este tipo de sitios están más propensas a ser colonizadas por insectos formadores de agallas. Asimismo, en este tipo de sitios, la abundancia de plantas por especie es mayor lo cual puede estar indicando que la denso-dependencia de plantas es importante en la distribución espacial de los insectos agalleros (Blundell y Peart, 1998). También se ha sugerido que las especies vegetales preferidas por los insectos formadores de agallas son las de hábito arbustivo y juveniles (Kearsley, 1997) esta cualidad es muy bien aprovechada por los insectos gallícolas de corta vida (Mani, 1964).

En la localidad del *Ex-Camino*, los géneros como *Casearia*, *Inga*, *Pseudolmedia*, *Trichostigma*, *Piper*, *Orthion*, *Eupatorium*, *Connarus* y *Paullinia*, que se encontraron en otras localidades de Los Tuxtlas, también presentaron agallas. Esto nos puede sugerir, que la colonización de los insectos agalleros se realiza en corto tiempo y permanecen independientemente del estado sucesional en el que se encuentren ubicadas las especies vegetales.

En la localidad de la *Perla* en Los Tuxtlas, se cuantificó el menor número de especies de plantas. Esta reducida riqueza florística estuvo asociada a un menor número de insectos formadores de agallas. Este resultado apoya la idea de que la riqueza de especies vegetales determina la riqueza de los insectos endógenos asociados (Price, 1991, 1995; Wright, 1996, 1998). Sin embargo, en el sitio *La Estación* en Los Tuxtlas, a pesar de ser el segundo sitio con mayor número de especies vegetales, la riqueza de insectos agalleros fue bajo. Estos resultados, sugieren que no necesariamente existe una relación lineal entre la riqueza de ambos componentes sino que otros factores pueden estar desviando el valor ya sea de la riqueza de plantas o la de los insectos agalleros. Una posible explicación es que estos dos últimos sitios, el estado de desarrollo de la comunidad se encuentre en una fase más madura

de selva donde la composición de las especies vegetales esté dominada por especies persistentes y con bajas densidades de juveniles de las mismas. De acuerdo con Blundell y Peart (1998) la colonización de los insectos agalleros se da en función tanto de la densidad como de la distancia entre individuos vegetales.

Por último, el sitio *Pedregal* en Los Tuxtlas se localiza en una selva madura y al parecer, presenta muy pocas perturbaciones no naturales. Sin embargo, este sitio presentó un gran número de especies de plantas con agallas con valores intermedios de riqueza florística.

En la región de Los Tuxtlas se cuenta con información sobre la historia natural de muchas especies de plantas (González-Soriano *et al.*, 1997) aunque no particularmente de sus interacciones. En el desarrollo de este trabajo se logró detectar algunos casos de interés. Por ejemplo, el género *Piper* está representado por diez especies en Los Tuxtlas. De éstas, sólo cuatro especies presentaron una asociación con insectos formadores de agallas. *Piper hispidum* además presentó varios tipos de morfoagallas en un sólo individuo en la lámina foliar, el peciolo y en los tallos. Resulta interesante entonces saber por qué sólo algunas especies dentro de un mismo género presentan la interacción con insectos agalleros. En contraste, todas las especies de la familia Moraceae en los Tuxtlas presentaron una interacción con diferentes insectos agalleros (M. Martínez-Ramos, com. pers.). En este caso, un estudio filogenético coevolutivo sería de mucho interés.

Una de las especies más comunes de la familia Moraceae en Los Tuxtlas es *Pseudolmedia oxyphyllaria*. Esta especie es dioica, muy abundante y presenta altos niveles de daño por una especie formadora de agallas. Sin embargo, esta especie puede ser un sistema interesante para analizar si el dimorfismo sexual puede estar influyendo en los eventos de colonización de esta especie de insecto agallero. En promedio los árboles masculinos miden 16.7 m (± 0.3 error estándar) de altura y 60.9 m² (± 10.6) de área de cobertura de la copa, mientras que los árboles femeninos son de 14.2 m (± 0.4) y 36.4 m² (± 4.4) respectivamente (M. Martínez-Ramos *et al.*, en prep.). Sería muy importante conocer si existe una especialización local por parte de este insecto o si existen varias especies

asociadas a esta especie arbórea. Igualmente, se podrían poner a prueba hipótesis relacionadas con los gradientes latitudinales y la abundancia de insectos agalleros (*e.g.*, Price, 1991, 1995).

En Chajul, el sitio conocido como *Lomerio Bajo* tuvo una baja calidad de nutrimentos asociado al tipo del suelo que sostiene (Siebe *et al.*, 1996) con una riqueza intermedia de plantas pero con la mayor presencia de plantas con insectos gallícolas. A nivel local, al parecer la presencia de agallas no está correlacionada con la riqueza florística pero si con la baja calidad del suelo.

La localidad del *Meandro Viejo* tuvo un número intermedio de insectos formadores de agallas y una riqueza florística inferior a las otras localidades de la misma región. El suelo es del tipo planosol eutrítico, su principal característica es la deficiente drenación, lo que ocasiona que este sitio se asemeje a un pantano.

Otro sitio con baja presencia de insectos formadores de agallas es el de *Terraza Aluvial* que a pesar de que se trata de una comunidad con una riqueza media de plantas, ancladas en los profundos suelos del tipo luvisol haplítico, tiene la característica de tener una alta cantidad de nutrientes aunque con condiciones desfavorables como la inclinación de la topografía y la alta drenación.

La presencia más baja de insectos gallícolas en las plantas hospederas se encontró en el hábitat *Sabana* (ver Cuevas-Reyes, 1998), en donde existen antecedentes de perturbación humana desde el período Preclásico durante el florecimiento de la cultura maya, por lo que se puede inferir que se trata de una comunidad de origen relativamente reciente (Siebe *et al.*, 1996). Esta localidad presentó la mayor riqueza de especies vegetales de toda la región, pero esto no influyó en la presencia de los insectos formadores de agallas en las plantas hospederas distribuidas en este sitio. El factor de la calidad del suelo no explica esta mayor riqueza, ya que este sitio tiene una cantidad intermedia de nutrientes en comparación con el resto de los sitios de la región de Chajul (Siebe *et al.*, 1996). Al parecer la alta disponibilidad de luz limitó la presencia de agallas en las plantas hospederas, como ha sido sugerido por Rossi y Stiling (1998), quienes reportaron que la densidad de agallas está negativamente

correlacionada con la iluminación.

Para la región Chajul el número de géneros de plantas hospedero con presencia de gallícolas es ligeramente menor al encontrado para Los Tuxtlas, a pesar de que se incrementa la diversidad vegetal. En esta región, nuevamente encontramos géneros (*Eugenia*, *Acalypha*, *Psychotria*, *Philodendron*, *Ouratea*, *Piper*, *Nectandra*, *Guarea* y *Quararibea*) distribuidos ampliamente y con la presencia de agallas. Esto indica un patrón en la presencia, distribución y riqueza de la entomofauna fitófaga interna, que ha elaborado asociaciones muy específicas con estos géneros, que por lo tanto tendrán una distribución interregional.

Un análisis interesante es la comparación de los resultados de las dos selvas húmedas estudiadas a nivel regional (sureste de México) que geográficamente están muy corta distancia. La interacción entre el insecto formador de agallas con su planta hospedera sugiere un alto grado de especialización en la interacción. Una demostración de esto sería que las mismas plantas presentarían los mismos interactuantes en distintas regiones. A nivel de morfoagallas, las siguientes especies estuvieron presentes en las nueve localidades estudiadas y presentaron, para cada especie, la misma morfoagalla. Dichas especies son: *Miconia* sp., *Piper hispidum*, *P. aequale*, *Psychotria flava*, *P. limonensis*, *Acalypha diversifolia*, *Calophyllum brasiliense*, *Paullinia clavigera*, *Ampelocera hottlei*, *Monstera acuminata* y *Paullinia venosa*.

Aunque este estudio no se enfocó a las agallas colonizadoras de estructuras reproductivas, en las observaciones realizadas no se detectó ningún caso. Sin embargo, sería muy importante seguir con más detalle estas observaciones de agallas florales. Estudios realizados en otros sistemas muestran la importancia demográfica de esta interacción como ocurre con *Cuphea* y su interacción con la mosquita de agallas *Asphondylia* (Diptera: Cecidomyiidae) y con el microlepidóptero *Mompha* sp. (Lepidoptera: Momphidae) que se alimenta de los órganos reproductores de la flor (Graham, 1995).

Finalmente, otro factor importante que influye en la interacción planta-agalla es la selección de la planta de acuerdo con su arquitectura, la cual refleja la complejidad de las ramas hasta la altura del individuo, esto sucede con *Tetraneura aphide* que selecciona el

fenotipo de su planta hospedero (Akimoto, 1994). Además, Floate *et al.* (1996) mencionan que debe haber diferentes categorías de genotipos en las plantas hospederas, de tal modo que estas diferencias genómicas jugarán un papel en la presencia de las especies gallicolas.

Insectos minadores de hojas.

Las localidades de las regiones estudiadas fueron muy heterogéneas. Del análisis de plantas hospederas que presentaron insectos minadores de hojas se encontró que las localidades *Ex-Camino* (con vegetación tipo acahual) y *Sabana*, se contaron los máximos valores de presencia de minadores. Los resultados sugieren que los sitios con alta riqueza de especies vegetales son muy atractivos e importantes para el desarrollo biológico y ecológico de los insectos minadores, y de otros gremios de insectos fitófagos endógenos, como los gallicolas. Particularmente en estos sitios se corroboró la relación de la presencia de insectos minadores con el número de especies de plantas, este es un principio bien demostrado para el caso de los gallicolas (Price, 1991, 1995; Wright, 1996, 1998); y como sugieren los resultados también puede ser aplicable para los minadores de hojas (únicamente para el par de sitios antes mencionados), ya que los resultados así lo demuestran.

Por procesos sucesionales, los sitios *Ex-Camino* y *Sabana* presentan un gran número de especies vegetales. Un mismo escenario que comparten ambos sitios es el de la perturbación humana que se han ocasionado en diferentes escalas temporales en el área de cada uno de los sitios.

La poca edad de los individuos que determinan la composición vegetal en los dos sitios arriba citados los convierte en hábitats muy susceptibles para la herbivoría de este gremio fitófago, además de otros organismos. Esto es porque las comunidades en proceso de regeneración natural ofrecen hábitats con mayor riqueza vegetal, recurso que aprovechan los insectos formadores de minas para colonizar y seleccionar los taxa de plantas hospedero. M. Martínez-Ramos (com. pers.) comenta que este tipo de sitios son recubiertos principalmente por especies pioneras que emplean mayor asignación de recursos para el crecimiento debido a la corta duración de su ciclo de vida; de acuerdo con esto, las plantas

asignan un menor recurso para su defensa química contra los depredadores. Al carecer de una vegetación madura, es muy fácil que penetre la luz para favorecer la funciones básicas de las plantas, lo que garantiza una buena nutrición para el insecto minador 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) (Cuevas-Reyes, 1998).

Por el tipo de vegetación, las sabanas y los claros de grandes dimensiones (en proceso de sucesión) son sitios muy expuestos a fuertes radiaciones de sol, Bultman y Faeth (1988), observaron que ante tal condición los minadores de hojas reducen su presencia debido a que mueren por causas de desecación de la lámina foliar.

La calidad en los nutrientes del suelo también tiene un papel protagónico para la presencia de minadores en la comunidad, las plantas que crecen sobre suelos con niveles bajos de nutrimentos poseen menos defensas químicas (Duffey y Bloem, 1986). La mayor composición de los minadores de hojas se encontró en algunos sitios como *Lomerío Bajo* (el suelo es del tipo acrisol húmico) y *Pedregal*, que tienen calidades bajas de nutrientes en los suelos. Este tipo de suelos representan lugares exitosos en la presencia de insectos que forman minas en las hojas (Cuevas-Reyes, 1998).

Estación y Sierra Cárstica, es una pareja de sitios con condiciones intermedias de nutrientes que presentaron una buena estructura de minadores de hojas. En *Sierra Cárstica* cuyo suelo es del tipo leptosol rendzidico, ofrece poca profundidad para el desarrollo de las plantas y aún con condiciones físicas desfavorables como la inclinación de la topografía y la alta drenación, este lugar presentó la segunda mayor riqueza florística y el tercer sitio con presencia de insectos minadores de hojas de la región de Chajul.

Aún en suelos con altas cantidades de nutrientes, las plantas tienen baja riqueza florística. *Terraza Aluvial*, se mantuvo con una cantidad intermedia de minadores en plantas ancladas en suelos profundos del tipo luvisol haplítico. Esto posiblemente sea debido a la calidad de nutrimentos contenidos en el suelo no son incorporados inmediatamente a su sistema químico de defensa ya que este tipo de suelo se caracteriza por tener mucho material

suelto, el cual periódicamente es removido presentando procesos drásticos de erosión (Cuevas-Reyes, 1998).

En general la región de Los Tuxtlas la estructura y composición de los insectos minadores de hojas fue baja, *La Perla* es un sitio que localmente tuvo la más baja riqueza florística correlacionada con la baja presencia de insectos minadores de hojas.

La humedad del sitio aparentemente influye en la presencia de los insectos minadores. *Meandro Viejo* resultó ser el de menor presencia de insectos minadores de hojas, además, de ser localmente el menor en riqueza florística dentro de la región de Chajul. Este sitio tiene un tipo de suelo clasificado como planosol eutrítico, su principal característica es la deficiencia de drenaje, lo que convierte al lugar en un estilo de pantano, donde hay condiciones para convertir a este sitio como el más húmedo de las dos regiones de estudio. Como el resultado lo indica, los sitios que sean muy húmedos en general tendrán una baja composición de insectos fitófagos endógenos del gremio de los minadores de hojas, porque en los sitios húmedos se incrementa la mortalidad por parasitismo según argumentos de Price y Fernandes (1992).

Evidentemente existen factores que no han sido contemplados en el presente estudio y que tienen efecto sobre la presencia de los minadores de hojas. Algunos de los siguientes ejemplos podrían ayudar a explicar la variación encontrada: por ejemplo, Stiling (1982) reportó que en algunas zonas la aparición de insectos minadores está limitada por los parasitoides, por lo tanto, esta limitación formará gradientes de presencia. Otras condiciones que limitan la estancia de los minadores de hojas son la competencia, depredación (Stiling, 1987) y canibalismo entre las larvas minadoras (Dohse, 1988). Las densidades de larvas de insectos minadores de hojas compiten intraespecíficamente, y las larvas mueren por procesos denso-dependientes, quizás causados por efectos físicos o químicos de la hoja (Bultman 1986, 1988). Algunas especies de minadores para escapar de los parasitoides eligen hospederos distantes (Marino y Cornell, 1992). La abscisión de la hoja es un factor más, que ocasiona la muerte y desaparición de la larva del minador (Bultman, 1986; Auerbach, 1988, Stiling, 1987, 1989; Preszler y Price, 1993), sin embargo hay quienes están

en desacuerdo con este planteamiento (e.g., Kahn y Cornell, 1989; investigaron la interacción entre el minador *Phytomyza ilicicola* con la abscisión de la hoja de *Ilex opaca* y observaron que no afectaba la sobrevivencia del minador.

Algunas plantas incrementan su resistencia hacia los insectos fitófagos asociándose con hongos endófitos, los cuales impiden el desarrollo de la larva que en pocas ocasiones llega al estado de pupa (Faeth, 1997). Otras desarrollan fuertes cantidades de taninos que afectan el desarrollo de las larvas de los insectos minadores de hojas (Faeth y Bultman, 1986).

La distribución geográfica de algunos géneros de plantas hospederas (*Aphelandra*, *Nectandra*, *Heliconia*, *Astrocaryum*, *Chamaedorea*, *Pleuranthodendron*, *Gouinia* y *Piper*) es un factor importante en la distribución de la riqueza de especies de insectos minadores, debido a la especificidad mostrada entre insectos minadores y sus plantas hospederas, por lo que es normal encontrar insectos que tienen una distribución de más de un sitio (Price, 1980; Bodfray, 1982; Strong *et al.*, 1984)

Los resultados sugieren un determinado grado de especialización por parte de este gremio de insectos fitófagos con algunas especies de plantas que toman como hospedero y que se encuentran compartidas o repetidas entre las comunidades de las dos regiones, dichas especies son: *Nectandra* sp., *Piper hispidum*, *Psychotria flava*, *Acalypha diversifolia*, y *Pleuranthodendron lindenii*.

Similitud local y regional.

Los resultados proporcionados por los índices de similitud indicaron que localmente los sitios *Ex-Camino* y *Estación*, y *Terraza Aluvial* y *Lomerío Bajo* son los más semejantes en la composición florística con presencia de agallas y minas, a su vez, los morfos de los dos gremios anteriores son muy específicos debido a que su presencia se limita a unas pocas especies compartidas. Esto nos da una idea de que la distribución de ambos gremios es muy local y específica en cada una de las dos regiones.

Interregionalmente *Ex-Camino* y *Terraza Aluvial* son los sitios más semejantes en la

composición de plantas infestadas con insectos formadores de agallas. La variabilidad en el contenido florístico hace que la composición y estructura del gremio de los gallícolas sea cinco veces mayor en el sitio de Los Tuxtlas en comparación con el de Chajul; por lo tanto las plantas con presencia de agallas es mínima, específica y restringida a unas cuantas especies vegetales que se encuentran en hábitats totalmente heterogéneos.

En el caso de las plantas con presencia de insectos minadores de hojas la mejor similitud se encontró en *Pedregal* y *Meandro Viejo*; ambos sitios son muy parecidos en el número total de especies vegetales pero, muy diferentes en las características físicas del hábitat, entre ambos sitios, sólo compartieron una especie.

Como síntesis, localmente la estructura y composición de los insectos fitófagos endógenos es bajo en número de morfoespecies de ambos gremios. A nivel interregional la estructura y composición de los insectos es aún menor.

La correlación entre la riqueza de agallas con la riqueza de plantas a nivel ecosistema mostró una asociación lineal significativa. Este tipo de ajustes se han observado en otros estudios (e.g., Wright y Samways, 1996), quienes encontraron un modelo de correlación significativo en un ecosistema tipo xérico en Sudáfrica. Sin embargo, para la presencia de minas, esta no fue significativa, por lo que para este gremio la estructura y composición depende de otros factores; lo que queda claro es que la riqueza florística no es un buen parámetro para conocer su estructura y composición en una selva húmeda.

VII. CONCLUSIONES

Las principales conclusiones de este trabajo son:

- 1.- Se concluye que la estructura y composición de las plantas con agallas se incrementa conforme aumenta el número de especies vegetales. Esta hipótesis se probó significativamente en las dos regiones estudiadas. En el caso de los minadores de hojas está hipótesis no se cumple.
- 2.- Los patrones locales y regionales de la estructura y composición de las plantas infestadas por insectos formadores de agallas y minas se relaciona con numerosos factores. Los sitios de reciente formación y de alta riqueza florística presentaron el punto máximo en el gradiente estructural y en la composición de los insectos agalleros y minadores.
- 3.- Se corrobora y concluye que la distribución de las plantas infestadas por ambos gremios tienen una composición significativa en sitios con suelos de baja calidad nutricional.
- 4.- La hipótesis que predice que las plantas infestadas por agallas serán más comunes en sitios secos no se probó totalmente. Sin embargo, los sitios inundables (Chajul) presentaron los valores más bajos de presencia de agallas, lo cual corrobora parcialmente esta hipótesis.
5. La distribución geográfica de las especies de plantas hospederas confirma la presencia de morfoespecies específicas de agallas y minas.
- 6.- El patrón encontrado en las plantas infestadas por insectos agalleros en relación con la riqueza florística del sureste mexicano, se acerca a lo reportado en otras regiones del planeta. Para el caso de los minadores de hojas que invaden las plantas hasta el momento no se han reportado patrones en función con la riqueza florística a nivel global.

LITERATURACITADA

- Aide, T.M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature* 336: 574-575.
- Aide, T.M. y E.C. Londoño. 1989. The effects of rapid leaf expansion on the growth and survivorship of lepidopteran herbivore. *Oikos* 55: 66-70.
- Akimoto, S. 1990. Local adaptation and host race formation of a gall-forming aphid in relation to environmental heterogeneity. *Oecologia* 83: 162-170.
- Akimoto, S. y Y. Yamaguchi. 1994. Phenotypic selection on the process of gall-formation of *Tetraneura* aphid (Pemphigidae). *Ecology* 63: 727-738.
- Angermeier, P.L. y M.R. Winston. 1998. Local vs. regional influences on local diversity in stream fish communities of Virginia. *Ecology* 79: 911-927.
- Auerbach, M. y D. Simberloff. 1988. Rapid leaf-miner colonization of introduced trees and shifts in sources of herbivore mortality. *Oikos* 52: 41-50.
- Basset, Y. 1991. Influence of leaf traits on the spatial distribution of insect herbivores associated with an overstorey rainforest tree. *Oecologia* 87: 388-393.
- Blundell, A.G. y D.R. Peart. 1998. Distance dependence in herbivory and foliar condition for juvenile *Shorea* trees in Bornean dipterocarp rain forest. *Oecologia* 117: 151-160.
- Bultman, T.L. y S.H. Faeth. 1986. Selective oviposition by a leaf miner in response to temporal variation in abscission. *Oecologia* 69: 117-120.
- Bultman, T.L. y S.H. Faeth. 1988. Abundance and mortality of leaf miners on artificially shaded emory oak. *Ecological Entomology* 13: 131-142.
- Calvo-Irabién, L.M. 1989. Demografía y dinámica poblacional de *Aphelandra aurantiaca* (Scheidt) Lindl. en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Ver. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Carroll, G. 1988. Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont. *Ecology* 69: 2-9.
- Chapin III, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review Ecology and*

- Systematics 11: 233-260.
- Chizón-Sánchez, E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas Veracruz. Tesis Profesional. ENEP-Zaragoza, UNAM. México.
- Cibrián -Tovar, D.; J.T. Méndez; R. Campos; H. O. Yates III y J. Flores-Lara. 1995. Insectos forestales de México. Universidad Autónoma Chapingo. México.
- Clay, K. 1988. Fungal endophytes of grasses: a defensive mutualism between plants and fungi. *Ecology* 69: 10-16.
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- Connor, E.F. y M.P. Taverner. 1997. The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit. *Oikos* 79: 6-25.
- Cornell, H.V. 1983. The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the Cynipinae (Hymenoptera): Why and how? *American Midland Naturalist* 110: 225-234.
- Cornell, H.V. y B.A. Hawkins. 1995. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: Some demographic trends. *American Naturalist* 145: 563-593.
- Cornell, H.V. y R.H. Karlson. 1996. Species richness of reef-building corals determined by local and regional processes. *Journal of Animal Ecology* 65: 233-241.
- Cuevas-Reyes, P. 1998. Patrones locales de la riqueza de especies de dos gremios de insectos en la Estación de Biología Chajul en la selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Dohse, L.A. y J.N. McNeil. 1988. An intraspecific competition model for the leafminer, *Agromyza frontella* (Rondani). *Canadian Entomologist* 120: 779-786.
- Donovan, T.M., P.W. Jones, E.M. Annand y F.R. Thompson III. 1997. Variation in local-scale edge effects: mechanisms and landscape context. *Ecology* 78: 2064-2075.
- Ernest, K.A. 1989. Insect herbivory on a tropical understory tree: effects of leaf age and habitat. *Biotropica* 21: 194-199.

- Erwin, T.L. 1983. Beetles and other insects of tropical forest canopies at Manaus, Brazil, sampled by insecticidal fogging. En: Sutton S.L., T.C Whitmore y A.C. Chadwick (Eds.). Tropical rain forest: ecology and management. Pp. 59-76. Blackwell Scientific Pub., Oxford.
- Faeth, S.H. y K.E. Hammon. 1997. Fungal endophytes in oak trees: experimental analyses of interactions with leafminers. *Ecology* **78**: 820-827.
- Faeth, S.H. y T.L. Bultman. 1986. Interacting effects of increased tannin levels on leaf-mining insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **40**: 297-300.
- Fernandes, G.W. 1987. Gall forming insects: their economic importance and control. *Revista Brasileira de Entomologia* **31**: 379-398.
- Fernandes, G.W. y A.C.F. Lara. 1993. Diversity of Indonesian gall-forming herbivores along altitudinal gradients. *Biodiversity Letters* **1**: 186-192.
- Fernandes, G.W. y P.W. Price. 1988. Biogeographical gradients in galling species richness. Tests of hypotheses. *Oecologia* **76**: 161-167.
- Fernandes, G.W. y P.W. Price. 1991. Comparison of tropical and temperate galling species richness: the roles of environmental harshness and plant nutrient status. En: Price P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Benson (Eds.). Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. Pp. 91-115. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York.
- Fernandes, G.W. y P.W. Price. 1992. The adaptative significance of gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia* **90**: 14-20.
- Floate, K.D., G.W. Fernandes y J.A. Nilsson. 1996. Distinguishing intrapopulational categories of plants by their insect faunas: galls on rabbitbrush. *Oecologia* **105**: 221-229.
- García-Valencia, A. 1980. Agallas producidas por ácaros e insectos en *Quercus* spp. e *Ipomea* sp. en dos zonas del estado de Morelos. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- García, E. 1970. Los climas del estado de Veracruz (según el sistema de clasificación

- climática de Köeppen modificado por la autora. Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica 41: 3-42.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- García-Gil, J.G. y J. Lugo-Hupb. 1992. Las formas de relieve y los tipos de vegetación en las selva Lacandona. En: Vásquez-Sánchez M.A. y M.A. Ramos (Eds.). Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación. Pp. 39-49. Publicaciones Especiales Ecosfera Chiapas, México.
- Graham, S.A. 1995. Gall makers on flowers of *Cuphea* (Lythraceae). Biotropica 27: 461-467.
- González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt. (Eds.). 1997. Historia natural de Los Tuxtlas. UNAM. México.
- Harrison, S. 1987. Treefall gaps versus forest understory as environments for a defoliating moth on a tropical forest shrub. Oecologia 72: 65-68.
- Hawkins, B.A., H.V. Cornell, y M.E. Hochberg. 1997. Predators, parasitoids, y pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. Ecology 78: 2145-2152.
- Hespenheide, H.A. 1991. Bionomics of leaf-mining insects. Annual Review of Entomology 36: 535-560.
- Hodkinson, I.D. y D.S. Casson. 1987. A survey of plant-food utilization by Hemiptera (Insecta) in the understory of primary lowland rain forest in Swlawesi, Indonesia. Journal Tropical Ecology 3: 75-85.
- Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1986. Canopy gaps and the dynamics of neotropical forest. En: Crawley, M. (Ed.). Plant ecology. Pp. 77-96. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Ibarra-Manríquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca. 1987. Listados florísticos de México. VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Biología. UNAM. México.
- Janzen, D.H. y P.G. Waterman. 1984. A seasonal census of phenolics, fibre and alkaloids in foliage of forest trees in Costa Rica: some factors influencing their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 21: 439-454.
- Kahn, D.M. y H.V. Cornell. 1989. Leafminers, early leaf abscission, and parasitoids: A tritrophic interaction. *Ecology* 70: 1219-1226.
- Kearsley, M.J.C. y T.G. Whitham. 1997. The developmental stream of cottonwoods affects ramet growth and resistance to galling aphids. *Ecology* 79: 178-191.
- Kelly, R.H. y I.C. Burke. 1997. Heterogeneity of soil organic matter following death of individual plants in shortgrass steppe. *Ecology* 78: 1256-1261.
- Kimmerer, T.W. y D.A. Potter. 1987. Nutritional quality of specific leaf tissues and selective feeding by a specialist leafminer. *Oecologia* 71: 548-551.
- Lara, A.C.F. y G.W. Fernandes. 1996. The highest diversity of galling insects: Serra do Cipó, Brazil. *Biodiversity Letters* 3: 111-114.
- Mani, M.S. 1964. The ecology of plant galls. W. Junk. La Haya.
- Mani, M.S. 1992. Introduction to Cecidology. En: Shorthouse J.D. y O. Rohfritsch (Eds.). *Biology of insect-induced galls*. Pp. 3-7. Oxford University Press, Nueva York.
- Marino, P.C. y H.V. Cornell. 1992. Adult movement of the native holly leafminer, *Phytomyza ilicicola* Loew (Diptera: Agromyzidae): consequences for host choice within and between habitats. *Oecologia* 92: 76-82.
- Martínez, E., C.H. Ramos y F. Chiang. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 99-177.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gomez-Pompa A. y S. Del Amo (Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico*. Pp. 191-239. Volumen II. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.

- Ed. Alhambra Mexicana. Veracruz, México.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224.
- Martínez-Ramos, M. y C. Samper. 1998. Tree life history patterns and forest dynamics: a conceptual model for the study of plant demography in patchy environments. *Journal of Sustainable Forestry* 6: 85-125.
- Meave, J. 1990. Estructura y composición de la selva alta perennifolia de los alrededores de Bonampak. Serie Arqueología. Instituto de Antropología e Historia México, D.F.
- Miranda, F. 1975. La vegetación de Chiapas. Ed. Gobierno del Estado. Chiapas, México.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 29: 20-179.
- Miranda, F. 1961. Tres estudios botánicos en la Selva Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 26: 133-176.
- Mitter, C., B. Farrell y B. Wiegmann. 1988. The phylogenetic study of adaptive zones: has phytophagy promoted insect diversification? *American Naturalist* 132:107-128.
- Müllerried, F.K.G. 1957. Geología de Chiapas. Ed. Cultura. México.
- Nieves-Aldrey, J.L. 1998. Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas: una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 23: 3-12.
- Orellana, L.R. 1978. Relaciones clima-vegetación en la región Lacandona, Chiapas. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Price, P.W. 1991. Patterns in communities along latitudinal gradients. En: Price P.W., T.M.Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Benson (Eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical y temperature regions*. Pp. 51-69. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York.
- Price, P.W. y K.M. Clancy. 1986. Interactions among three trophic levels: gall size and parasitoid attack. *Ecology* 67: 1593-1600.
- Price, P.W., G.W. Fernandes y G.L. Waring. 1987. Adaptive nature of insect gall.

- Environmental Entomology 16: 15-24.
- Price, P.W., I.R. Diniz, H.C. Morais y E.S.A. Marques. 1995. The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species. *Biotropica* 27: 468-478.
- Riess-Herrera, C. 1956. Insectos productores de agallas entomocecidias de algunos lugares de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Ríos-Macbeth, F. 1952. Estudio geológico de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. *Asociación Mexicana de Geología y Petróleo Boletín* 4: 325-376.
- Rossi, A.M. y P. Stiling. 1995. Intraspecific variation in growth rate, size, and parasitism of galls induced by *Asphondylia borrichiae* (Diptera: Cecidomyiidae) on three host species. *Annals of the Entomological Society of America* 88: 39-44.
- Rossi, A.M. y P. Stiling. 1998. The interactions of plant clone and abiotic factors on a gall-making midge. *Oecologia* 116: 170-176.
- Rossi, A.M., P.D. Stiling, P.R. Strong y D.M. Johnson. 1992. Does gall diameter affect the parasitism rate of *Asphondylia borrichiae* (Diptera: Cecidomyiidae)? *Ecological Entomology* 17: 149-154.
- Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Ed. Limusa. México.
- Seneviratne, G., L.H.J. Van Holm, L.J.A. Balachandra y S.A. Kulasooriya. 1999. Differential effects of soil properties on leaf nitrogen release. *Biology Fertil Soil* 28: 238-243.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, W.G. Segura, R. J Velázquez y S.S. Beltrán. 1996. Soil and vegetation tropical rain forest at Chajul, southeast Mexico. International congress on soil of tropical forest ecosystems. 3rd. Conference on forest soils (ISSS-AISS-IBG). Mulawarman Uniniversity Press, Samarinda, Indonesia.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology* 79: 23-30.
- Soto, E.M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. En: Gómez-Pompa A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (Eds.).

- Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Pp.70-110. C.E.C.S.A., México.
- Stiling, P.D., B.V. Brodbeck y D.R. Strong. 1982. Foliar nitrogen and larval parasitism as determinants of leafminer distribution patterns on *Spartina alterniflora*. *Ecological Entomology* 7: 447-452.
- Stiling, P.D., D. Simberloff y L.C. Anderson. 1987. Non-random distribution patterns of leaf miners on oak trees. *Oecologia* 74: 102-105.
- Stiling, P., A.M. Rossi, D.R. Strong y D.M. Johnson. 1992. Life history and parasites of *Asphondyliaborrichiae* (Diptera: Cecidomyiidae), a gall marker on *Borrchia frutescens*. *Florida Entomologist* 75: 130-137.
- Stork, N.E. 1991. The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland rain forest trees. *Journal of Tropical Ecology* 7:161-180.
- Swaine, M.D. y T.C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical forest. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Vásquez-Sánchez, M.A. 1992. La Reserva de la Biosfera Montes Azules: Antecedentes. En: M.A. Vásquez-Sánchez y M.A. Ramos (Eds.). Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación. Pp. 19-38. Publicaciones Especiales Ecosfera, Chiapas, México.
- Vázquez-Yanes, C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. *Tropical Ecology* 21: 103-112.
- Vinson, M.R. y C.P. Hawkins. 1998. Biodiversity of stream insects: variation at local, basin and regional scales. *Annual Review of Entomology* 23: 271-293.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-538.
- Wilkinson, L., M. Hill y E. Vang. 1992. SYSTAT: statistics. Vers. 5.2. Evanston, Illinois.
- Willis, K.J., M. Braun, P. Sümegi y A. Tóth. 1997. Does soil change cause vegetation change or vice versa? A temporal perspective from Hungary. *Ecology* 78: 740-750.
- Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects.

Journal of Animal Ecology 47: 369-381.

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

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

Zar, J.H. 1974. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Inc. Englewood Cliffs, NJ.

APÉNDICE I.

Familias de insectos minadores de hojas.

Orden Coleoptera	Orden Diptera	Orden Lepidoptera	Orden Hymenoptera
Buprestidae	Tephritidae	Eriocraniidae	Pergidae
Nitidulidae	Ephydriidae	Acanthopteroctetidae	Argidae
Chrysomelidae	Drosophilidae	Nepticulidae	Tenthredinidae
Belidae	Agromyzidae	Opostegidae	
Attelabidae	Scathophagidae	Tischeriidae	
Curculionidae	Anthomyiidae	Palaeophatidae	
	Tipulidae	Incurvariidae	
	Chironomidae	Prodoxidae	
	Phoridae	Adelidae	
		Heliozelidae	
		Gracillariidae	
		Bucculatricidae	
		Douglasiidae	
		Roeslerstammidae	
		Oecophoridae	
		Elachistidae	
		Coleophoridae	
		Momphidae	
		Cosmopterygidae	
		Scythrididae	
		Gelechiidae	
		Carposinidae	
		Epermeniidae	
		Glyphipterigidae	
		Acrolepiidae	
		Argyrestidae	
		Yponomeutidae	
		Heliodinidae	
		Ochsenheimeriidae	
		Lyonetiidae	
		Tortricidae	
		Pyralidae	
		Pterophoridae	

APÉNDICE II.

Lista de plantas encontradas en los Tuxtlas, Veracruz durante este estudio.

Familia	Especie
ACANTHACEAE	<i>Aphelandra aurantiaca</i> (Scheldw.) Lundell. <i>Mendoncia retusa</i> Turril. <i>Odononema callistachyum</i> (Schldl. & Cham.) Kuntze. <i>Schaueria calycobracteata</i> Hilsenbeck & Marshall. <i>Schaueria parviflora</i> (Leonard) T.F. Daniel.
ACTINIDIACEAE	<i>Saurauia yasicae</i> Loes.
AMARANTHACEAE	<i>Achyranthes indica</i> (L.) Mill. <i>Achyranthes aspera</i> L. Matuda. <i>Chamissoa altissima</i> (Jacq.) Kunth in H.B.K. <i>Iresine arbuscula</i> Uline & Bray. <i>I. diffusa</i> Willd.
ANACARDIACEAE	<i>Spondias radikoferi</i> J.D. Smith. <i>Tapirira mexicana</i> Marchand.
ANNONACEAE	<i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E. Fries. <i>Guamia</i> sp. GIM. <i>Rollinia jimenezii</i> Saff. <i>Tridimeris</i> sp. GIM.
APOCYNACEAE	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Muell. Arg. <i>Fornsteronia viridescens</i> Blake. <i>Prestonia guatemalensis</i> Woodson. <i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose ex J.D. Smith) Woodson. <i>Tabernaemontana alba</i> Mill.
ARACEAE	<i>Anthurium flexile</i> Schott. <i>A. pentaphyllum</i> (Aublet). <i>Dieffenbachia seguine</i> (L.) Schott. <i>Monstera acuminata</i> G. Koch. <i>M. tuberculata</i> Lundell. <i>Philodendron guttiferum</i> Kunth in H.B.K.

P. inaequilaterum Liebm.
P. radiatum Schott.
P. saggitifolium Liebm.
P. scandens G. Koch & Sell.
P. tripartitum (Jacq.) Schott.
Rhodospatha aff. *wendlandii* Schott.
Spathiphyllum cochlearispathum (Liebm.) Engl.
S. chiapense Standley.
S. podophyllum Schott.
S. aff. *schottianum* Wendl. ex Schott.

ARALIACEAE *Dendropanax arboreus* (L.) Decne. & Planchon.

ARECACEAE *Astrocaryum mexicanum* Liebm. ex Mart.
Bactris mexicana Mart.
Chamaedorea alternans H. Wendl.
C. concolor Mart.
C. elatior Mart.
C. ernesti-agustii H. Wendl. in Otto & Dietr.
C. oblongata Mart.
C. pinnatifrons (Jacq.)
C. tepejilote Liebm. in Mart.
Chamaedorea sp.
Desmoncus ferox Bartlett.
Reinhardtia gracilis (H. Wendl. in Otto & Dietr.)

BEGONIACEAE *Begonia glabra* Aublet.
B. nelumbifolia Schidl. & Cham.
B. sousae Burt-Utley.

BIGNONIACEAE *Amphitecna tuxtensis* A. Gentry.
Anemopaegma chrysanthum Dugand.
Arrabidaea candicans (L. Rich.)
A. verrucosa (Standley) A. Gentry.
Callichlamys latifolia (Rich.) Schumann.
Mansoa hymenaea (D.C.) A. Gentry.
M. verrucifera (Schidl.)

	<i>Paragonia pyramidata</i> (Rich.) Bur.
BOMBACACEAE	<i>Quararibea funebris</i> (Llave) Vischer. <i>Quararibea</i> sp. GIM. <i>Q. yunckeri</i> Standley.
BORAGINACEAE	<i>Cordia megalantha</i> Blake.
BURSERACEAE	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.
CAESALPINIACEAE	<i>Cynometra retusa</i> Britton & Rose. <i>Senna multijuga</i> (Rich.) <i>S. papillosa</i> (Britton & Rose)
CAPPARACEAE	<i>Capparis baducca</i> L. GIM. <i>C. aff. mollicella</i> Standley. <i>Crataeva tapia</i> L. GIM.
CARICACEAE	<i>Jacaratia dolichaula</i> (J.D. Smith) Woodson.
CELASTRACEAE	<i>Maytenus schippii</i> Lundell. <i>Wimmeria bartlettii</i> Lundell.
CLETHRACEAE	<i>Clethra</i> aff. <i>macrophylla</i> Martius & Galeotti.
CLUSIACEAE	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess. <i>Clusia</i> sp. <i>Rheedia edulis</i> (Seemann) Triana & Planchón.
COMBRETACEAE	<i>Combretum laxum</i> Jacq.
COMMELINACEAE	<i>Commelina difussa</i> Burn. f. GIM. <i>Tradescantia zanonía</i> (L.) Sw.
COMPOSITAE	<i>Baltimora recta</i> L. GIM. <i>Eupatorium galeottii</i> Robins. <i>Mikania aromatica</i> Oersted. <i>Piptocarpha chontalensis</i> Baker in Mart.

- Pseudelephantopus spicatus* (Aubl.) Rohr.
Vernonia patens Kunth in H.B.K.
- CONNARACEAE *Connarus schultesii* Standley ex R. Schultes.
 Connarus panamensis Griseb.
 Rourea glabra Kunth in H.B.K.
- CONVOLVULACEAE *Ipomea phillomega* (Vull.) House.
 Itzaea sericea (Standley)
- COSTACEAE *Costus dirzoi* García-Mendoza et Ibarra-Manríquez.
 Costus scaber Ruiz-López & Pavón.
- CUCURBITACEAE *Psiguria triphylla* (Miq.) C. Jeffrey.
- DILLENiaceae *Tetracera volubilis* L. GIM.
- DIOSCOREACEAE *Dioscorea compositae* Hemsl.
 D. convolvulacea Hemsl.
- EBENACEAE *Diospyros digyna* Jacq.
- ERYTHROXYLACEAE *Erythroxylon tabascense* Britton.
- EUPHORBIACEAE *Acalypha diversifolia* Jacq.
 A. skutchii I.M. Johnston.
 Cnidoscoulus multilobus (Prax) I.M. Johnston.
 Croton lobatus L. SSC.
 C. schiedeanus Schldl.
 Croton pyramidale L. GIM.
 Omphalea oleifera Hemsl.
 Tragia bailloniana Muell. Arg.
- FABACEAE *Erythrina folkersii* Krukoff & Mold.
 Lonchocarpus guatemalensis Benth.
 Lonchocarpus sp. GIM.
 Machaerium floribundum Benth.
 Oxyrhynchus trinervius (J.D. Smith) Rudd.

- Platymiscium pinnatum* (Jacq.)
Pterocarpus rohrii Vahl.
- FLACOURTIACEAE** *Casearia sylvestris* Sw. **GIM.**
 C. tacanensis Lundell.
 Lunania mexicana Bradegee.
 Pleuranthodendron lindenii (Turcz.) Sleumer.
- GESNERIACEAE** *Columnea purpusii* Standley.
- HIPPOCRATEACEAE** *Hippocratea celastroides* Kunth in H.B.K.
 Salacia megistophylla Standley.
- ICACINACEAE** *Mappia racemosa* Jacq.
- LAURACEAE** *Beilschmiedia* aff. *hondurensis* Kostermans.
 Licaria sp. **GIM.**
 Nectandra albiflora Lundell ex Cham.
 N. ambigens (Blake) Allen.
 N. lundellii (Lundell) C.K. Allen.
 N. rubiflora (Mez) Allen.
 N. salicifolia (Kunth in H.B.K.) Mez.
 Nectandra sp. **GIM.**
 Ocotea dendrodaphne Mez.
- LOGANIACEAE** *Strychnos tabascana* Sprague & Sandw.
- MALPIGHIACEAE** *Bunchosia lindeniana* A. Juss.
 Heteropteris laurifolia (L.) A. Juss.
 Hiraea fagifolia (D.C.) A. Juss.
- MALVACEAE** *Hampea nutricia* Fryxell.
 Pavonia schiedeana Standley.
 Sida rhombifolia L. **GIM.**
- MARANTACEAE** *Calathea lutea* (Aublet) G. Meyer.
- MELASTOMATACEAE** *Miconia argentea* (Sw.) D.C.

- MELIACEAE *Guarea glabra* Vahl.
 Guarea grandifolia A. DC.
 Trichilia breviflora Blake & Standley.
 T. moschata Sw. GIM.
- MENISPERMACEAE *Abuta panamensis* (Standley) Krukoff & Barneby.
 Hyperbaena mexicana Miers.
- MIMOSACEAE *Acacia cornigera* (L.) Willd.
 Albizia purpusii Britton & Rose.
 Inga acrocephala Steudel.
 I. jinicuil Schldl.
 I. pavoniana Don.
 I. quaternata Poeppig.
 Inga sp. GIM.
- MONIMIACEAE *Mollinedia viridiflora* Tul. GIM.
 Siparuna andina (Tul.) A. D.C.
- MORACEAE *Cecropia obtusifolia* Bertol.
 Ficus paraensis (Miq. in Hook) Miq.
 F. petenensis Lundell.
 F. yoponensis Desv. GIM.
 Ficus sp.
 Poulsenia armata (Miq.) Standley.
 Pseudolmedia oxyphyllaria J.D. Smith.
 Trophis mexicana (Liebm.) Bureau in D.C.
- MUSACEAE *Heliconia latispatha* Benth.
 H. schiedeana Klotzch.
 H. wpanapensis Gutiérrez.
- MYRISTICACEAE *Virola guatemalensis* (Hemsl.) Warb.
- MYRSINACEAE *Ardisia compressa* Kunth in H.B.K.
 Ardisia donell-smithii Mez.
 Oerstedianthus brevipes Lundell.

	<i>Parathesis lenticellata</i> Lundell.
MYRTACEAE	<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud. <i>E. mexicana</i> Steud. <i>Eugenia</i> sp. <i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.
NYCTAGINACEAE	<i>Neea psychotriodes</i> J.D. Smith. <i>Pisonia aculeata</i> L. GIM.
OLEACEAE	<i>Chionanthus dominguensis</i> (Lam.) Knobl.
PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora helleri</i> Peyr. <i>Passiflora</i> sp. GIM.
PHYTOLACCACEAE	<i>Trichostigma octandrum</i> (L.) H. Wait. in Engl.
PIPERACEAE	<i>Piper aequale</i> Vahl. <i>P. amalago</i> L. GIM. <i>P. hispidum</i> Sw. GIM. <i>P. lapathifolium</i> Steud. <i>P. pansamalanum</i> C. DC. <i>P. sanctum</i> Schldl. ex Miq. <i>Piper</i> sp.
POACEAE	<i>Lithacne pauciflora</i> (Sw.) Beauv. <i>Paspalum</i> sp.
POLYGONACEAE	<i>Coccoloba hondurensis</i> Lundell.
POLYPODIACEAE	<i>Bolbitis bernoullii</i> (Kuhn ex Christ) Ching. <i>Didymochlaena truncatula</i> (Sw.) J. Smith.
PROTEACEAE	<i>Roupala montana</i> Aublet.
RANUNCULACEAE	<i>Clematis dioica</i> L. GIM.
RHAMNACEAE	<i>Gouania lupoloides</i> (L.) Urban.

Gouania mexicana Rose.

RUBIACEAE

Borreria sp.
Faramea occidentalis (L.) A. Rich.
Hamelia longipes Standley.
Psychotria chiapensis Standley.
P. faxlucens Lorence & Dwyer.
P. flava Oersted ex Standley.
P. limonensis Krause.
P. papantlensis (Oersted) Hemsl.
P. simiarum Standley.
Psychotria sp. 1
Psychotria sp. 2
P. veracruzensis Lorence & Dwyer.
Randia retroflexa Lorence & Nee.
Rondeletia buddleioides Benth.

RUTACEAE

Zanthoxylum kellermanii P. Wilson.
Zanthoxylum sp.

SAPINDACEAE

Allophylus campestachys Radlk.
Cupania glabra Sw. GIM.
C. aff. macrophylla A. Rich.
Paullinia clavigera Schldl.
P. fuscescens Radlk.
P. venosa Radlk.
Serjania mexicana (L.) Willd.

SAPOTACEAE

Pouteria durlandii (Standley) Baehnl.
Pouteria rynchocarpa T.D. Penn.
P. sapota (Jacq.) H. Moore & Stearn.
Sideroxylon portoricense (Pittler) T.D. Penn.

SMILACACEAE

Smilax dominguensis Willd.
Smilax sp.

SOLANACEAE

Solanum nudum Dunal.
S. schlechtendalianum Walp.

STAPHYLEACEAE	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.)
TILIACEAE	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz. <i>Mortoni dendron guatemalense</i> Standley & Steyerm.
ULMACEA	<i>Ampelocera hottlei</i> (Standley) Standley. <i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg. <i>Ulmus mexicana</i> (Liebm.) Planchon in D.C.
URTICACEAE	<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm. <i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Griseb. <i>U. eggersii</i> Hieron. <i>U. elata</i> (Sw.) Griseb.
VERBENACEAE	<i>Aegiphila costaricensis</i> Mold. <i>Citharexylum affine</i> D. Don. <i>C. hexangulare</i> Greenman.
VIOLACEAE	<i>Orthion oblanceolatum</i> Lundell. <i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson) Bartlett.
VITACEAE	<i>Cissus gossypifolia</i> Standley. <i>C. microcarpa</i> Vahl. <i>C. sicyoides</i> L. GIM.

APÉNDICE III.

Lista de plantas de Chajul, Chiapas encontradas en este estudio.

Familia	Especie
ACANTHACEAE	<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) <i>Justicia breviflora</i> (Ness) Rusby. <i>Odontonema albiflorum</i> Leonard. <i>O. hondurensis</i> (Lindau) D.Gibson. <i>Odontonema</i> sp.
ACTINIDIAECEAE	<i>Saurauia belizensis</i> Lundell.
AGAVACEAE	<i>Dracaena americana</i> J.D. Smith.
AMARANTHACEAE	<i>Iresine celosia</i> Castillo.
ANACARDIACEAE	<i>Metopium brownei</i> (Jacq.) Urban.
ANNONACEAE	<i>Annona scleroderma</i> Safford. <i>Cymbopetalum mayarum</i> Lundell. <i>C. 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>T. 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>A. schlechtendalli</i> Kunth. <i>Anthurium</i> sp. <i>Dieffenbachia seguine</i> (L.) Schott. <i>Monstera acuminata</i> C. Koch. <i>M. tuberculata</i> Lundell.

Philodendron hederaceum (Jacq.) Schott.

P. inaequilaterum

P. pentaphyllum

P. radiatum Schott.

P. sagittifolium Liebmann.

P. scandens

P. seguine

Philodendron sp.

P. tripartitum (Jacq.)

P. aff. sagittifolium

Rodospata wendlandii

Syngonium chiapensis

S. podophyllum

S. schottianum

ARALIACEAE

Dendropanax arboreus (L.) Decne.

D. schippi A.C. Smith.

Schefflera morototoni (Aublet) McGuire.

ASCLEPIADACEAE

Matelea sp.

BEGONIACEAE

Begonia glabra Aublet.

BIGNONIACEAE

Amphilophium paniculatum (L.) H.B.K.

Amphitecna apiculata A. Gentry.

A. latifolia (Miller) A. Gentry.

Arrabidaea chica (Humb & Bonpl.)

A. florida DC.

A. inaequalis (DC. ex Splitg)

A. patellifera (Schlecht)

Arrabidaea sp.

Cydista diversifolia (H.B.K.) Miers.

C. potosina (K. Schum & Loes)

Macfadyena unguis-cati (L.) A. Gentry.

Mansoa petelifera

M. verrucifera (Schlecht.)

Mussatia hyacinthina (Standley)

Paragonia pyramidata (L. C. Rich.)

- BOCHISACEAE *Paragonia* sp.
- BOMBACACEAE *Stizophyllum riparium*
Bochisia hondurensis
Quararibea funebris (Llave) Vischer.
Q. guatemalteca (J. D. Smith)
Q. yunckeri Standley.
Pachira aquatica Aublet.
Protium multiramiflorum
- BROMELIACEAE *Tillandsia* sp.
Cyrepus sp.
Androlepis skinneri Brong. ex Houliet.
- BURMANNIACEAE *Aptery aphylla*
Gymnosiphon divaricatus
- BURSERACEA *Bursera simaruba* (L.) Sarg.
Protium schippii Lundell.
P. copal (Schlecht. & Chamm.)
Bursera aff. simaruba
- CAPPARIDACEAE *Capparis quiriguensis* Standley.
- CELASTRACEAE *Crossopetalum puberulum* (Lundell)
Wimmeria bartlettii Lundell.
Wimmeria sp.
- CHRYSOBALANACEAE *Hirtella americana* L. Ahush.
H. mexicana
H. racemosa Lamarck.
Hirtella sp.
Licania platypus (Hemsley)
- COMBRETACEAE *Combretum argenteum* Bertol.
C. laxum Jacq.
Combretum sp.

Terminalia amazonia (J. F. Gmelin)

COMMELINACEAE

Tradescantia zanonii (L.) Swartz

COMPOSITAE

Baccharis trinervis (Lam) Pers.

Eupatorium sp.

Mikania cordifolia (L. F.) Willd.

M. micrantha H.B.K.

Mikania sp.

Piptocarpha chontalensis Baker.

P. longiocreatum

Zexmenia sp.

CONNARACEAE

Cnestidium ruferescens Planchon.

Rourea glabra H.B.K.

R. schippii Standley.

CONVULVALACEAE

Ipomea sp.

Merremia sp.

M. tuberosa (L.) Rendle.

CUCURBITACEAE

Angura warszewiczii Hook F.

CYPERACEAE

Carex sp.

DICHAPETALACEAE

Dichapetalum donnell-smithii Engler.

DILLENACEAE

Davilla kunthii St. Hil.

Doliocarpus dentatus (Aublet) Standley.

Tetracera volubilis L.

DIOSCOREACEAE

Dioscorea bartlettii C. Morton.

D. floribunda Martens & Gal.

EUPHORBIACEA

Acalypha arvensis Poepp. & Endl.

A. diversifolia Jacq.

A. setosa A. Rich.

Acalypha 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	<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) <i>Pharus latifolius</i> <i>P. parvifolius</i> Nash.
GUTTIFERAE	<i>Calophyllum brasiliense</i> <i>Clusia flava</i> Jacq. <i>C. lundelli</i> Standley. <i>C. minor</i> <i>C. salvinii</i> J. D. Smith. <i>Clusia</i> sp.
HERNADIACEAE	<i>Sparattanthium amazonum</i>
HIPPOCRATEACEAE	<i>Hippocratea excelsa</i> H. B. K. <i>H. volubilis</i> L. Lundell.
LACISTEMACEAE	<i>Lacistema aggregatum</i> (Berg.) Rusby.
Lauraceae	<i>Dalbergia</i> sp. <i>Nectandra reticulata</i> (Rufz & Pavón) <i>N. salicifolia</i> (H. B. K.) Nees. <i>N. sanguinea</i> <i>Nectandra</i> sp. <i>Ocotea cernua</i> (Nees) Mez. <i>Ocotea</i> sp.
LEGUMINOSAE	<i>Acacia glomerosa</i> Benth. <i>A. hayesii</i> Benth. <i>Bauhinia glabra</i> Jacq.

Calliandra centralis (Britton & Rose)
Canavalia sp.
C. villosa Benth.
Cynometra oaxacana
Dalbergia glabra (Miller) Standley.
Dialium guianense (Aublet) Sandw.
Erythrina sp.
Inga acrocephala Steudel.
I. laurina (Swartz) Willd.
I. lindeniana Benth.
I. pavoniana Don.
I. vera Willd.
Lonchocarpus cruentus Lundell.
L. guatemalensis Benth.
Lonchocarpus sp.
Machaerium floribundum Benth.
Machaerium sp.
Mucuna argyrophylla Standley.
Phitecellobium pachypus Pittler.
Phitecellobium sp.
Pterocarpus rohrii Vahl.
Vatairea lundellii (Standley) Killip ex.
Zapoteca portoricensis (Jacq.)

LOGANIACEAE

Strichnos aff. brachistantha Standley.
S. 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.
T. laurifolia
T. schiedeana Schlecht.
Tetrapteryx sp.

MALVACEAE	<i>Pavonia schiedeana</i> Steudel.
MARANTACEAE	<i>Calathea lutea</i> (Aubl.) G.F.W. Meyer. <i>C. macrochlamys</i> Woodson.
MARCGRAVIACEAE	<i>Marcgravia guatemalensis</i> Standley. <i>Souroubea loczyi</i> (Al. Richter)
MELASTOMATACEAE	<i>Adelobotrys adscendens</i> (Swartz) Triana. <i>Clidemia heterophylla</i> <i>C. hirtella</i> <i>Clidemia octona</i> (Bonpl.) L.O. Wms. <i>Clidemia</i> sp. <i>Conostegia hirtella</i> Cong. <i>C. icosandra</i> (Swartz) Urban. <i>Conostegia</i> sp. <i>C. xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don. <i>Miconia argentea</i> (Swartz) DC. <i>M. ciliata</i> (L. Rich.) DC. <i>M. glaberrima</i> (Schlenct.) Naudin. <i>Miconia</i> sp. <i>M. tomentosa</i> (L. Rich.) D. Don. <i>M. trinervia</i> (Wartz) D. Don. ex Loud. <i>Mouriri gleasoniana</i> Standley & Steyerf. <i>M. myrtilloides</i> (Swartz) Poirét. <i>Mouriri</i> sp.
MELIACEAE	<i>Guarea dentata</i> <i>G. excelsa</i> H.B.K. <i>G. glabra</i> <i>Guarea</i> sp. <i>Trichilia acuthantera</i> C. DC. <i>T. aff. erythrocarpa</i> Lundell. <i>T. havanensis</i> Jacq. <i>T. pallida</i> Swartz.
MENISPERMACEAE	<i>Abuta panamensis</i> (Standley) Krukoff. <i>Hyperbaena mexicana</i> Miers.

- MONIMIACEAE** *Mollinedia guatemalensis* Perkins.
M. viridiflora Tulasne.
- MORACEAE** *Brosimum alicastrum* Swartz.
B. costaricanus Libmann.
B. lactescens (S. Moore) C.C. Berg.
Castilla elastica Cervantes.
Ficus cotinifolia H.B.K.
F. maxima P. Miller.
F. obtusifolia H.B.K.
Pseudolmedia oxiphyllaria J.D. Smith.
Trophis mexicana (Libmann) Bureau.
T. racemosa (L.) Urban.
- MUSACEAE** *Heliconia psittacorum*
Heliconia sp.
H. spissa Castillo.
- MYRSINACEAE** *Ardisia* aff. *tuerckheimii* J.D. Smith.
Parathesis membranacea Lundell.
P. psychotroides Lundell
P. serrulata (Swartz) Mez.
Parathesis sp.
Rapanea myricoides (Schlecht) Lundell.
- MYRTACEAE** *Calyptantes chytraculia* (L.) Swartz.
C. lindeniana Bergius.
Calyptranthes sp.
Eugenia acapulensis Steudel.
E. capuli (Stechlecht & Cham.)
E. mexicana Steud.
E. nigrata Lundell.
E. oerstediana Bergius.
Eugenia sp.
- NYCTAGINACEAE** *Neea* aff. *belizensis* Lundell.
N. 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*
B. trichophylla
Chamaedorea alternans
C. concolor
C. elegans Martius.
C. ernesti-augusti Wendland.
C. nubium Standley.
C. oblongata Martius.
C. tepejilote Liebmann.
Desmoncus quasillarius Bartlett.
Geonoma mexicana Liebmann.
Reinhardtia gracilis (H.A. Wendland)
R. simplex Burret.
Scheelea liebmannii Beccari.
- PASSIFLORACEAE *Passiflora cookii* Killip.
Passiflora sp.
- PIPERACEAE *Peperomia obtusifolia* (L.) A. Dietr.
Peperomia sp.
Piper aecuale Vahl.
P. aff. aecuale
P. aff. sactum
P. amalago L.
P. auritum (H.B.K.)

- P. flavidum* C. DC. ex J.D. Smith.
P. hispidum Swartz.
P. peltatum L.
Piper sp.
P. yzabalanum 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.
Borreria sp.
Cephaelis glomerulata J.D. Smith.
C. tomentosa (Aubl.) Vahl.
Chiococca sp.
Faramea occidentalis (L.) A. Rich.
Guettarda macrosperma J.D. Smith.
Guettarda sp.
G. tikalana Lundell.
Palicourea padifolia (Willd. ex R. & S.)
Palicourea sp.
Palicourea thiphylla DC.
Psychotria aff. changuerensi
P. aff. papantlensis
P. brachiata Swartz.
P. cuspidata Bredem.
P. changuerensi
P. chiapensis Standley.
P. fruticeiorum Standley.
P. limonensis Krause.
P. marginata Swartz.
P. padiflora (R. & S.) Taylor.

P. papantlensis (Oerst.) Hemsl.
P. patens Swartz.
Psychotria sp.
Randia armata (Swartz)
Rondeletia buddleioides Benth.
Rondeletia sp.
R. stachyoidea J.D. Smith.
Sabiceae villosa Roem. & Schult.

RUTACEAE

Casimiroa sapota Oerst.
Esenbeckia belizensis Lundell

SAPINDACEAE

Allophylus campstostachys Radlk.
A. cominia (L.) Swartz)
A. psilospermus Radlk.
Cupania aff. *glabra*
C. belizensis Standley.
C. dentata DC.
C. glabra Swartz.
C. guatemalensis (Turcz.)
C. macrophylla A. Rich.
Matayba glaberrima Radlk.
Matayba sp.
Paullinia clavigera Schlecht.
P. venosa
Serjania goniocarpa Radlk.
S. mexicana (L.) Willd.
S. paniculata H.B.K.
Thinouia sp.
T. tomocarpa Standley.
Thouinia paucidentata Radlk.

SAPOTACEAE

Chrysophyllum mexicanum Brandegee.
Chrysophyllum sp.
Manilkara zapota (L.) Van Royen.
Pouteria campechiana (H.B.K.) Baehni.
P. durlandii (Standley) Baehni.
Pouteria sp.

	<i>Sideroxylon portoricense</i> Urban.
SIMAROUBACEAE	<i>Pricammia</i> sp. <i>P. teapensis</i> Tulasne.
SMILACACEAE	<i>Smilax lanceolata</i> <i>Smilax</i> sp. <i>S. spinosa</i> Miller.
SOLANACEAE	<i>Cestrum glanduliferum</i> Francey. <i>C. oblongifolium</i>
THEOPHRASTACEAE	<i>Deherainia smaragdina</i> (Planchon ex Linden)
THIRMELLIACEAE	<i>Dapnopsis trinervia</i>
ULMACEAE	<i>Ampelocera hotteii</i> Standley.
URTICACEAE	<i>Myriocarpa</i> sp. <i>Pilea</i> sp. <i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Griseb. <i>U. aff. 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>C. laevis</i> Ruiz & Pavón. <i>C. pictus</i> D. Don. <i>C. scaber</i> Ruiz & Pavón.
