



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

VARIACIÓN INTRA E INTER POBLACIONAL EN LOS NIVELES
DE HERBIVORÍA Y EN LA DENSIDAD DE TRICOMAS EN
AMPHIPTERYGIUM ADSTRINGENS (ANACARDIACEAE).

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Biología Ambiental)

P R E S E N T A

BIÓL. MARISOL PATRICIA RAMOS CALDERÓN

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:
DRA. MARÍA GRACIELA GARCÍA GUZMÁN

COMITÉ TUTOR: DR. ZENÓN CANO SANTANA
DR. JUAN SERVANDO NÚÑEZ FARFÁN

MÉXICO, D.F.

9 AGOSTO, 2012



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

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

VARIACIÓN INTRA E INTER POBLACIONAL EN LOS NIVELES
DE HERBIVORÍA Y EN LA DENSIDAD DE TRICOMAS EN
AMPHIPTERYGIUM ADSTRINGENS (ANACARDIACEAE).

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Biología Ambiental)

P R E S E N T A

BIÓL. MARISOL PATRICIA RAMOS CALDERÓN

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:
DRA. MARÍA GRACIELA GARCÍA GUZMÁN

COMITÉ TUTOR: DR. ZENÓN CANO SANTANA
DR. JUAN SERVANDO NÚÑEZ FARFÁN

MÉXICO, D.F.

9 AGOSTO, 2012

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 07 de mayo de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **RAMOS CALDERÓN MARISOL PATRICIA** con número de cuenta **301011954** con la tesis titulada "**Variación intra e interpoblacional en los niveles de herbivoría y en la densidad de tricomas en *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae)**", realizada bajo la dirección de la **DRA. MARÍA GRACIELA GARCÍA GUZMÁN:**

Presidente: DR. EFRAÍN TOVAR SÁNCHEZ
Vocal: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Secretario: DR. ZENON CANO SANTANA
Suplente: DRA. ANA LUISA ANAYA LANG
Suplente: DR. JUAN NÚÑEZ FARFÁN

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 02 de agosto de 2012.



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente de la interesada.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado de Ciencias Biológicas, de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM); por ser el medio que me permitió enriquecer mi formación académica y por todas las facilidades otorgadas para cubrir los requisitos necesarios para obtener el grado de Maestra en Ciencias.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico brindado durante la realización de este proyecto, a través de mi beca de maestría durante estos dos años (CVU/Becario): 345795/239886.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA), UNAM; a través del programa de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) proyecto IN227009.

A los miembros del Comité Tutor que supervisaron el presente proyecto, así como la escritura de esta tesis: Dra. Graciela García Guzmán (Tutora principal) , Dr. Juan Núñez Farfán y Dr. Zenón Cano Santana; por sus valiosas críticas, las cuales además de enriquecer este proyecto, han contribuido principalmente en mi formación académica.

A los miembros de mi comité de revisión de tesis: Dra. Ana Luisa Anaya Lang, Dra. Ek del Val de Gortari y al Dr. Efraín Tovar Sánchez; por su disposición y eficiencia al revisar mi proyecto, por todas las facilidades brindadas para nuestra comunicación, pero sobretodo por la gran aportación de sus comentarios para esta tesis.

Al Instituto de Ecología (IE) UNAM y a la estación de biología Chamela (IBUNAM); por todas las facilidades brindadas para el trabajo en sus instalaciones.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Un agradecimiento muy especial para el Dr. Zenón Cano por todo el apoyo que me brindo durante la realización de este proyecto, por el tiempo dedicado en el análisis estadístico, la elaboración y revisión de mi tesis; por que gracias a sus consejos y su guía académica puedo estar segura de presentar un trabajo de calidad, gracias también por ser paciente, por esa critica siempre amable y constructiva hacia mi trabajo, por la disposición para ayudarme y por mostrarme lo maravillosa que puede ser la estadística, es un placer haber podido trabajar con usted.

A la Dr. Irma trejo, a la M. en C. Verónica Aguilar, a la Biól. Irma Acosta, al Biol. Erick Gutiérrez, a Daniel, al Sr. Gustavo y a todas y cada una de las personas que me apoyaron en el trabajo de campo; mil gracias por esos días de trabajo bajo el sol, por los buenos y malos momentos que pasamos juntos, gracias por esas horas prensando hojas y buscando insectos, por las muchas veces que nos perdimos en la isla, por soportar los constantes ataques de garrapatas y pinolillos , sin su apoyo este trabajo no hubiera sido posible, de corazón mil gracias.

Gracias también al Biól. David Valencia Vilchis, amigo gracias por tu ayuda y orientación en la elaboración de los mapas de ubicación de mis sitios de estudio.

Un agradecimiento muy especial para la Dra. Wendy Fonseca por su amable ayuda en la revisión de mi abstract.

Y a mi amiga M. en C. Marleth Mendoza por ayudarme a darle formato a mi tesis, numerar las hojas y elaborar mi índice de cuadros y figuras.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A lo largo de la realización de esta tesis he aprendido varias cosas, ha sido un largo proceso no solo profesional sino también personal, he pasado por una serie de circunstancias que me han ayudado a convertirme en una mejor persona y estoy muy orgullosa de ello , nada es fácil en esta vida y todo lo que vale la pena cuesta trabajo conseguirlo , nunca hay que rendirse por más difíciles que parezcan muchas situaciones por que en nosotros mismos esta cambiar el rumbo de las cosas con perseverancia, dedicación, humildad y mucha pero mucha estabilidad emocional. He aprendido que la vida debe tomarse como viene, no preocuparse demasiado, aprender de nuestros errores, no vivir del pasado, mirar siempre hacia al frente y luchar por lo que queremos conseguir, porque el verdadero sentido de la vida no esta en cuanto tenemos , en que tan exitosos, arrogantes o prepotentes llegemos a ser , sino en cuan felices y plenos somos con la vida que llevemos y como compartimos esta felicidad con los demás.

“ Lo que era no es lo que soy..... y lo que soy no es aún lo que puedo ser ”

Son muchas las personas especiales a las que me gustaría agradecer su amistad, apoyo, ánimo y compañía en las diferentes etapas de mi vida. Sin importar en dónde estén o si alguna vez llegan a leer estas dedicatorias quiero darles las gracias por formar parte de mí, por todo lo que me han brindado y enseñado.

Primero que nada y aunque parezca un poco arrogante me doy gracias a mi misma, me siento muy orgullosa de poder concluir con esta etapa de mi vida, de haber sido capaz de realizar este proyecto a pesar de tantas piedras que se me presentaron durante el camino, no ha sido fácil y por ello puedo decir que por primera vez disfruto plenamente de este logro que es total y absolutamente mío, porque solo quien hace una tesis puede comprender la serie de sacrificios, desvelos, regaños, arrogancias, estrés, falta de alimento, sueño y vida social que esto significa. Como bien me diría un buen amigo escribir una tesis es cuestión de resistencia.

“ El éxito se alcanza sólo cuando se tiene con quien compartirlo”

En primer lugar me gustaría expresar mi más sincero agradecimiento a **Oscar Hernández** un hombre maravilloso que desde que llego a mi vida ha sido mi más grande apoyo, que me ha enseñado lo que es amar y ser amado , que me ha llevado de la mano en un difícil proceso y nunca me ha dejado caer. Contigo corazón es con quien quiero compartir este gran logro porque tu sabes todo lo que esto significa para mi y lo mucho que me ha costado llegar hasta aquí, gracias por estar en los mejores y peores momentos, por siempre apoyarme y darme esa fuerza para no desistir y seguir adelante en estos dos largos años de aprendizaje y lucha contra mi misma, soy inmensamente afortunada de tenerte a mi lado y aunque las palabras se queden cortas para expresar todo lo que siento por ti, quiero agradecerte todos y cada uno de los momentos que has estado a mi lado, pero sobretodo GRACIAS por confiar en mi y ayudarme a descubrir que nada es imposible si uno es perseverante ♥ A tu lado he crecido como persona y como pareja, eres y serás importante en mi vida siempre porque tú eres de esas personas que deja huella por donde pasan y en mi vida ya has dejado una huella hermosa e imborrable que llevare cada día de mi vida conmigo ♥ Yo también quiero ser un mejor ser humano, quiero dejar mis inseguridades y miedos atrás, quiero alcanzar mis metas y deseo con todo mi corazón que tu me acompañes en este proceso. Este logro no solo es mío corazón este logro es nuestro y es solo uno de los muchos que nos faltan por compartir y como tú mismo me dirías un 13 de enero del 2011 “La vida es esplendorosa con las personas adecuadas a tu lado” =D a seguir creciendo y darle átomos mi vida ♥TE AMO♥

“En medio del invierno, me pareció que había, dentro de mí, un invencible verano”

Quiero agradecer a mi mamá, porque es una persona maravillosa a la que amo con todo mi corazón, porque siempre me ha brindado apoyo porque su amor es fuerte e inquebrantable, admiro su tenacidad, determinación y fuerza ante la vida, porque gracias a ella soy lo que soy y me siento muy orgullosa de ser su hija, pocas veces se lo he dicho pero es una gran madre y la amo mucho. Gracias también a mi papá por aportar ese lado sensible y humano en mi vida, por hacerme una persona humilde, sociable y sencilla, lamento que hoy en día nuestra relación este tan deteriorada, espero que un día no muy lejano ambos nos demos cuenta de nuestros errores y todo mejore, porque a pesar de todo lo amo y lo único que siempre he querido es que sea feliz y este bien. Gracias a ambos porque de una u otra manera en ellos me he inspirado para saber que es lo que realmente quiero en mi vida. Papas los amo y les agradezco todo lo que me han dado porque gracias a todo esto soy lo que soy hoy en día y se que soy muy afortunada por tenerlos aún a mi lado y que ustedes puedan leer estas palabras.

“ La amistad duplica las alegrías y divide las angustias por la mitad”

Mi querida **Tony** (María Antonieta Flores) tu amistad es un gran regalo que me ha dado la vida, gracias por estar a mi lado cuando más te he necesitado, por escucharme y aconsejarme, por darme ánimos, porque contigo he conocido el verdadero significado de una amistad sincera y desinteresada. Ambas hemos pasado por situaciones difíciles y sabemos que los verdaderos amigos se cuentan con los dedos de la mano, que deben elegirse bien y que una vez que logras encontrar un verdadero amigo este es para siempre. TQM ♥

Luis Felipe (**Patula**) espero que leas esto que escribo para ti, porque dudo mucho decírtelo personalmente algún día jeje, amigo te quiero muchísimo eres un hombre magnifico, una persona leal y sincera en la cual se puede confiar totalmente, gracias por escucharme y apoyarme en todo momento, siempre estas cuando te necesito me das buenos consejos, apoyo y me encanta platicar contigo, todos deberían tener un patula en sus vidas y serían más felices yo soy feliz de tenerte a mi lado y se que puedo contar contigo siempre que lo necesite eres un amigo ideal y dudo mucho que alguien que te conozca no piense lo mismo, eres la neta del planeta, mereces ser feliz y estar lleno de

cosas chidas y quiero que sepas que siempre estaré para ti cuando me necesites, aunque sea dispersa y medio grinch jejeje (= .

Toño (José Antonio Ruiz), amigo ya varios años de conocernos tu sabes lo mucho que te quiero y a pesar de que no nos vemos muy seguido ambos sabemos que siempre estaremos juntos, como te dije una vez tú eres muy especial en mi vida, eres como un hermano para mi y te adoro con todo mi corazón, te agradezco todo tu apoyo y buena vibra, porque siempre me escuchas y me apoyas, extraño tu compañía y tus locuras jeje. Te quiero amigo.

Gracias a mi buen amigo y fiel compañero de clases **Jaime Camacho** (micosis) por tantas risa y buenos momentos a tu lado (= estas bien loquito amigo, sin tu compañía durante esta maestría me hubiera vuelto loca , gracias por salvarme de las brujas y toda su maldad, por esas inmensas tareas de ecología de poblaciones, por nuestros días de comunidades, nuestras comiditas, por prestarme tu revista chamuco, por las chelas relajantes y por esas fiestas locas que desaprovechamos y a las que nunca fuimos mientras estabas aquí, recuerda amigo aunque sea muertos pero salimos de esta maestría jejeje.

A mi consejera y amiga **Marleth** (= por todos los buenos momentos, las buenas comidas, las platicas, los consejos, las tareas y trabajos, por nuestros días en Iztacala y nuestra maravillosa clase de diseños experimentales jejeje. Neta que te admiro mujer , eres una campeona en todo los sentidos y lo mejor es que trasmites toda esa buena vibra a las personas que te rodean, me agrada contar con personas tan maravillosas como tú en mi vida. Mil gracias también por ayudarme a dar formato a mi tesis, hacer mi índice de figuras y calmar mi ansiedad al realizar todos estos tramites de titulación =D. TQM.

Gracias a mi amiga **Ale**, mujer espero leas esto y estés en mi examen te agradezco por esas buenísimas clases de samba, por nuestras platicas locas donde nos poníamos de gritonas y nos corrían de la biblioteca y la secretaría salía a callarnos jeje, tú hiciste más leve mi estancia en el instituto, eres una chava llena de buena vibra con la que da gusto estar, me identifico mucho contigo y deseo fortalecer nuestra loca amistad :P

Sandy, Azul, Ara, Mayra, Sam, Tania, Nelly, Maritza, Alicia, Clau, Juan Carlos, Alma, amig@s muchas gracias por su amistad, por hacer más divertida mi vida, por todos y cada uno de los buenos momentos que hemos pasado juntos y por todos los que faltan.

Y como olvidar a mis buenos compañeros de laboratorio, gracias a Dafne, Jaqueline, Nallely, Diana y Gustavo por hacer agradables mis momentos en el laboratorio a pesar de las malas vibras que predominan en nuestro amado lugar de trabajo jejeje.

A mi tía Inés, por todas sus bendiciones y su apoyo emocional y económico para la impresión de esta tesis.

A mi terapeuta Jorge Eduardo muchas gracias por ser mi guía emocional, por darme las herramientas para obtener mi equilibrio y poder enfrentarme a cualquier situación por difícil que esta sea.

Y por último y no menos importante quiero agradecer de todo corazón a Iliana Hernández y Agustina Campos por abrirme las puertas de su hogar, por toda esa calidez y apoyo que me han brindado durante estos casi 3 años, son unas personas maravillosas.

“El éxito es el resultado obligado de la constancia, de la responsabilidad, del esfuerzo, de la organización y del equilibrio entre la razón y el corazón”.

ÍNDICE

RESUMEN	XIV
ABSTRACT	XV
1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVO E HIPÓTESIS	3
3. ANTECEDENTES	4
3.1. Papel ecológico y evolutivo de la herbivoría	4
3.2. Respuestas a la heterogeneidad ambiental	6
3.3. Resistencia y tolerancia ante el ataque de herbívoros	8
3.4. Tricomas foliares	9
4. ÁREA DE ESTUDIO	10
5. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE	10
6. MÉTODO	11
6.1. Trabajo de campo	11
6.2. Trabajo de laboratorio	15
6.3. Análisis estadísticos	16
7. RESULTADOS	17
7.1. Área foliar dañada	17
7.2. Densidad de tricomas	22
7.3. Tipos de daño	28
8. DISCUSIÓN	30
8.1. Niveles de daño	30
8.2. Variación intra- e inter-poblacional en los niveles de herbivoría	32
8.2.1. Variación intrapoblacional	33
8.2.2. Variación interpoblacional	36
8.3. Variación en la densidad de tricomas	37
8.4. Relación entre la densidad de tricomas y el área foliar dañada	39

8.5. Folívoros y tipos de daño	40
8.6 Perspectivas	42
8.7 Conclusiones	43
LITERATURA CITADA	44
ANEXO 1	64
ANEXO 2	65

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización geográfica de los sitios de estudio para el estado de Jalisco y Oaxaca. En vista satelital escala 1:300 (Google Earth 3, abril 2012).	14
Figura 2. Porcentaje de área foliar dañada por planta para cada población en (a) 2009, (b) 2010-1 y (c) 2010-2. Las barras verticales representan \pm (D.E). Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de Tukey para 2010-2; ANdeVA de una vía y prueba de Tukey para 2009 y 2010-1). Nótese que se presentan escalas distintas en el eje de las Y.....	19
Figura 3. Densidad de tricomas (\pm e.e.) en el haz (barras blancas) y en el envés (barras oscuras) de la hoja en cada población por temporada de muestreo. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de Tukey).....	24
Figura 4. Análisis de regresión para verificar el efecto de la densidad de tricomas del haz y del envés sobre el porcentaje de área foliar dañada por árbol (2009, 2010-1, 2010-2). Los datos en negritas señalan un efecto significativo.....	26

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Datos promedio de precipitación anual (mm) y temperatura media anual (C°) características ambientales del sitio, porcentaje de apertura del dosel e índice foliar para cada sitio de muestreo. Datos proporcionados por la Dra. Irma Trejo Vázquez (Instituto de Geografía, UNAM).....	12
Cuadro 2. Descripción del plan de muestreo llevado a cabo en cada localidad.....	14
Cuadro 3. ANdeVAS anidados para verificar el efecto de cada planta individual y de cada población sobre el porcentaje de área foliar dañada por planta. Se incluye el porcentaje de varianza que explica cada factor en cada uno de los periodos de muestreo a) 2009 (3 poblaciones de Jalisco: I. Cocinas, Chachalaca y Tejón; 3 poblaciones de Oaxaca: Cacaluta, El Mohón y Zimatán), b) 2010-1 (4 poblaciones de Jalisco: I. Cocinas, Chachalaca, Tejón y Las Rosadas) y c) 2010-2 (3	

poblaciones de Jalisco: I. Cocinas, Chachalaca y Las Rosadas; 3 poblaciones para Oaxaca (El Mohón, Zimatán y La Entrega).....18

Cuadro 4. Análisis de regresión para determinar el efecto de la densidad relativa de *A. Adstringens* por población, altura individual, pendiente, precipitación y temperatura del sitio de muestreo sobre el área foliar dañada en individuos de *A. adstringens* en tres muestreos (2009, 2010-1 y 2010-2). Los datos en negritas señalan los factores que tuvieron un efecto significativo.....21

Cuadro 5. Análisis de regresión para determinar el efecto de la densidad relativa de *A. Adstringens* por población, altura individual, pendiente, precipitación y temperatura del sitio de muestreo sobre el promedio de hojas dañadas en individuos de *A. adstringens* en tres muestreos (2009, 2010-1 y 2010-2). Los datos en negritas señalan los factores que tuvieron un efecto significativo.....22

Cuadro 6. ANdeVAS anidados para verificar el efecto de cada planta individual y de cada población sobre la densidad de tricomas por hoja en haz y envés. Se incluye el porcentaje de varianza que explica cada factor en cada uno de los periodos de muestreo a) 2009, b) 2010-1, y c) 2010-2...23

Cuadro 7. Análisis de regresión para verificar el efecto de la densidad relativa de *A. adstringens* y la pendiente sobre la densidad de tricomas del haz y del envés de las hojas por muestreo (2009, 2010-1, 2010-2).....25

Cuadro 8. Análisis de regresión para verificar el efecto de la temperatura promedio anual y la precipitación promedio anual sobre la densidad de tricomas del haz y del envés de las hojas por muestreo (2009, 2010-1, 2010-2). Los datos en negritas señalan los factores que tuvieron un efecto significativo.....26

Cuadro 9. Análisis de regresión para verificar el efecto de la densidad de tricomas (x , 0.25 mm^2) sobre el área foliar dañada (y , % promedio a nivel de árbol individual) en cada uno de los muestreos (2009, 2010-1 y 2010-2) en las localidades estudiadas. Los datos en negritas señalan un efecto significativo.....28

Cuadro 10. Promedio del porcentaje total de hojas dañadas y por cada uno de los cuatro tipos de herbívoros (masticadores, minadores, ambos daños) por población y muestreo 2009.....29

Ramos-Calderón, M.P. 2012. Variación intra e inter poblacional en los niveles de herbivoría y en la densidad de tricomas en *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae). Tesis de Maestría (Biología Ambiental). Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. 81 pp.

RESUMEN

Para poder comprender la dinámica coevolutiva de una especie de planta y sus herbívoros y cómo esta dinámica afecta la organización de las comunidades naturales; primero es necesario entender cuál es el papel ecológico que están jugando los herbívoros en la dinámica de las poblaciones y comunidades vegetales, así como el determinar las causas de la variabilidad espacial a escala local y regional. En este estudio se analizó la variación intra- e inter-poblacional de los niveles de herbivoría en ocho poblaciones de *Amphipterygium adstringens* localizadas en la costa del Pacífico mexicano y se determinó si la densidad de tricomas foliares se correlaciona con los niveles de daño foliar en tres muestreos (septiembre 2009, marzo 2010, septiembre-octubre 2010). En las ocho poblaciones se determinó el porcentaje de área foliar dañada, el porcentaje de hojas consumidas y los tipos de herbivoría que afectan el follaje.

Se determinó el tipo de tricomas y se cuantificó su densidad. Los resultados obtenidos para daño foliar muestran que el porcentaje de área foliar dañada por planta varió de 0.003 a 4.56% mientras que el porcentaje de hojas atacadas por planta varió de 8 a 98%. Se detectaron diferencias significativas tanto intra como inter poblacionales en los niveles de herbivoría en las ocho poblaciones de *A. adstringens*. Se obtuvieron relaciones significativas con dirección positiva entre el área foliar dañada y la altura de los árboles y el número de hojas dañadas y la altura de los árboles muestreados en dos de los tres muestreos (2009 y 2010-2). Se detectaron relaciones significativas y negativas entre el área foliar dañada y la temperatura media anual y entre el número de hojas dañadas y la temperatura media anual en el muestreo 2010-2. Los resultados obtenidos con el tipo y densidad de tricomas muestran que *A. adstringens* presenta hojas hispidas con tricomas glandulares y hojas lisas carentes de tricomas. Se detectaron diferencias significativas tanto intra como inter poblacionales en la densidad de tricomas del haz y del envés en las ocho poblaciones de *A. adstringens*. Se obtuvo una relación significativa y positiva entre el área foliar dañada y la densidad de tricomas en sólo uno de los muestreos (septiembre-octubre-

2010 (2010-2)) por lo que los tricomas foliares de *A. adstringens* posiblemente no juegan un papel defensivo contra herbívoros. El tipo de daño dominante fue el generado por larvas de insectos minadores. La densidad de tricomas del haz se relaciono positiva y significativamente con la temperatura media anual en 2009 y 2010-1. Este estudio abre las puertas para continuar investigando sobre las presiones de selección que están originando las respuestas defensivas en *A. adstringens* y cómo es que la heterogeneidad ambiental afecta el resultado de las interacciones de esta especie y sus herbívoros. Deben realizarse estudios para determinar si las diferencias en la densidad de tricomas tienen una base genética y elucidar cuál es el papel que están desempeñando en esta especie, así como determinar cuáles son las especies de insectos que atacan a esta especie de árbol y si existe alguna relación coevolutiva entre ellos.

ABSTRACT

To understand the coevolutionary dynamics of a plant species and its herbivores, and to know how this dynamics affects the organization of natural communities; first of all, we need to understand the ecological role of the herbivores in the population dynamics and plant communities as well as establish the causes of spatial variability at local and regional scale. In this study, we analyzed the intra – inter –population variation of herbivory levels in eight populations of *Amphipterygium adstringens*, located on the Pacific coast of Mexico also we determined if the density of leaf trichomes correlates with the levels of foliar damage in three samples (September 2009, March 2010, September-October 2010). In each population we determined the percentage of leaf area consumed and the types of herbivory that affect this foliage. Otherwise, the density and types of trichomes was determined. The results of this study, indicated that 0.003 – 4.56 % of leaf area damage per plant while 8 – 98% of leaves whit herbivory. We also observed significant difference between the intra – inter –population in herbivore levels in the eight populations of *A. adstringens*, also we found positive and significant relationships between the leaf damage area, the height of the trees and the leaves whit herbivory and the height of the trees in two dates (2009 and 2010-1). Moreover, It was also observed negative and significant relationships between the leaf damage area and the average annual temperature and among the leaves whit herbivory and the average

annual temperature in 2010-2. The results of density and type of trichomes showed that *A. adstringens* has leaves with glandular trichomes and smooth leaves without trichomes. In addition, it was found intra – inter – population significant differences in the density of trichomes on the lower and upper surface of the leaves in the eight populations of *A. adstringens*. Otherwise, it was found positive and significant relationships between damaged leaf area and the density of trichomes during the months of (September – October 2010 (2010.2)). This data suggest that the leaf trichomes in

A. adstringens does not defend against attack by folivores. The dominant types of damage are the larvae of the group of miners. Finally, it was found positive and significant relationships between the density on the upper surface of the leaves and the average annual temperature in 2009 and 2010 – 1. This study opens the doors to future research in the selection pressures that are causing defensive responses in *A. adstringens* and how is that environmental heterogeneity disturbing the interaction between this specie and its herbivores. We must make studies to determine if the cause of variation in trichome density is due to genetic basis, determine their role in this species of tree, determine their folivores and the possible coevolutionary relationship.

1. INTRODUCCIÓN

Las interacciones planta-herbívoro se caracterizan por presentar una alta variabilidad espacial dentro y entre poblaciones, debido a factores tales como la abundancia y la diversidad de herbívoros y a la estructura de las comunidades (Landsberg y Gillieson 1995, Coley y Barone 1996). Por otra parte, la herbivoría afecta de diferente manera a las plantas hospederas dependiendo de una gran variedad de factores bióticos y abióticos (Coley y Barone 1996). Varios estudios han demostrado que la pérdida de área foliar antes, durante o después de iniciada la reproducción podría tener efectos diferentes sobre la adecuación de las plantas (Ehrlen 1995), ya que el daño limita los recursos necesarios para el crecimiento y la reproducción (Crawley 1983, Hendrix 1988, Fritz y Simms 1992, Marquis 1992). Por ejemplo, varios estudios han mostrado que cuando el ataque por herbívoros se da antes de la reproducción se puede afectar negativamente la supervivencia y reproducción de las plantas (Strauss 1991, 1996, Juenger y Bergelson 2000, Stinchcombe 2002, Knight 2003, Del-Val y Crawley 2005, Hanley y May 2006). Además, muchas especies de plantas pueden ser atacadas por varias especies de insectos herbívoros que afectan de modo diferente su adecuación (William y Myers 1984, Moran y Whitham 1990, Pilon 1996). Entre las características más importantes que determinan el tipo de daño que producen los herbívoros y que condicionan las respuestas de las plantas, se encuentran la abundancia y edad de las hojas removidas, el momento del ataque con respecto al desarrollo ontogénico de la planta, la frecuencia de daño y la distribución espacial del daño dentro de la planta (Dirzo 1984, Marquis 1996).

Por otra parte, Thompson (2005) propuso mediante su teoría del “Mosaico Geográfico de la Coevolución”, que la variabilidad espacial es clave para entender la dinámica de los procesos coevolutivos que son importantes en la organización de las comunidades. Así, la distribución espacial de los herbívoros puede indicar cómo es que la heterogeneidad ambiental afecta los resultados de la interacción planta-herbívoro a un nivel coevolutivo, considerando que el éxito reproductivo de una especie depende de la distribución de los genotipos en la otra especie. Por lo tanto, las presiones de selección ejercidas por los herbívoros originarán respuestas por parte de las especies de plantas que consumen y la heterogeneidad ambiental afectará los resultados de las interacciones. Para poder comprender la dinámica coevolutiva que se puede estar generando entre una especie de planta y sus herbívoros, y cómo esta dinámica afecta la organización de sus comunidades naturales; primero es necesario entender cuál es el papel ecológico que están jugando los herbívoros en la dinámica de las

poblaciones y comunidades vegetales, así como el determinar las causas de la variabilidad espacial a escala local y regional.

Además de comprender las vías mediante las cuales los factores bióticos y abióticos afectan la incidencia de herbivoría a nivel local y regional, y cómo esto influye en la adecuación de los individuos dentro de las poblaciones, se requiere investigar los mecanismos defensivos que presentan las plantas para evitar o disminuir el daño causado por los herbívoros. La densidad de tricomas foliares es considerada como un mecanismo de defensa (Marquis 1992). Existen varios estudios que apoyan la idea de que los tricomas foliares son un componente de la resistencia (Mauricio *et al.* 1997, Elle *et al.* 1999, Valverde *et al.* 2001, Sánchez-Peña 2006) y tienen un efecto positivo sobre la adecuación relativa de las plantas. Además, se ha demostrado que presentan varias funciones fisiológicas entre las que destacan la protección contra la radiación y ayudan a reducir la pérdida de agua por evapotranspiración (Ehleringer *et al.* 1976, Vogelmann 1993). Esto sugiere que la densidad de tricomas en las hojas puede ser sinérgicamente favorecida por la selección impuesta por otros factores ambientales, además de la herbivoría. Para poder evaluar el rol de la densidad de tricomas en las hojas como un componente de resistencia a herbívoros se requieren estudios en distintas poblaciones para determinar si las diferencias en la densidad de tricomas presentan una base genética (Thompson 1999).

Amphipterygium adstringens (Schlecht.) Standl. (Anacardiaceae), conocido en muchas partes de México como cuachalalate es una de las especies mejor representadas en la selvas bajas caducifolias, localizadas principalmente a lo largo de la vertiente del Pacífico (Pennington y Sarukhán 1998) y de acuerdo con observaciones preliminares llevadas a cabo en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jal., el follaje es susceptible al ataque por insectos minadores y masticadores que aparentemente causan altos niveles de daño (M. Ramos y G. García-Guzmán, obs. perss.). Esta especie tropical y sus herbívoros podrían ser un sistema ideal para probar la teoría del mosaico geográfico de la coevolución ya que algunos de los herbívoros que la atacan parecen ser específicos (lepidópteros y coleópteros) y causar altos niveles de daño. Además, se ha observado que aparentemente el número de tricomas foliares varía entre poblaciones, lo cual podría estar indicando que existe variación en las defensas de las plantas.

En el presente estudio se analizó la variación intra- e inter-poblacional en los niveles de daño causado por insectos herbívoros en ocho poblaciones de la especie *A. adstringens*, localizadas en la

vertiente del Pacífico. Se determinó el porcentaje de área foliar dañada así como el porcentaje de hojas consumidas, considerando que existe una aparente variación en el número de tricomas foliares entre poblaciones (M. Ramos-Calderón y G. García-Guzmán, obs. perss.), se llevaron a cabo conteos del número de tricomas para determinar su densidad en las distintas poblaciones y se correlacionaron con los niveles de daño para determinar su posible papel como mecanismo defensivo de esta especie contra sus herbívoros.

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo es analizar la variación intra- e inter-poblacional de los niveles de herbivoría en ocho poblaciones de *Amphipterygium adstringens* localizadas en la vertiente del Pacífico de la República Mexicana y determinar si la densidad de tricomas foliares se correlaciona con los niveles de daño foliar.

Los objetivos específicos son los siguientes:

- Determinar el porcentaje de área foliar dañada y el porcentaje de hojas consumidas a nivel intra e inter-poblacional en ocho poblaciones de *A. adstringens*.
- Evaluar la relación entre la densidad de tricomas foliares y los niveles de daño causados por los insectos herbívoros.
- Determinar los tipos de herbivoría (minadores, masticadores) que afectan el follaje de *A. adstringens*.

Varios estudios consideran que la densidad de tricomas foliares juega un papel defensivo contra el ataque por insectos herbívoros. Si consideramos que las hojas de *A. adstringens* se caracterizan por su elevada pubescencia, se espera obtener una correlación negativa entre la densidad de tricomas y los niveles de daño foliar en las ocho poblaciones de *A. adstringens*.

Considerando que la variación genética en resistencia y tolerancia a la herbivoría está presente en poblaciones naturales, generando una variación en las estrategias de defensa, se espera obtener un alto porcentaje de varianza en los niveles de daño a nivel intra-poblacional en las ocho poblaciones de *A. adstringens*.

3. ANTECEDENTES

3.1 Papel ecológico y evolutivo de la herbivoría

La herbivoría es el consumo de tejidos y fluidos de diversas estructuras vegetales por parte de animales, que con frecuencia ocasiona una reducción en el desempeño o en la adecuación de las plantas (Crawley 1983, Coley y Barone 1996). Los insectos folívoros se consideran los consumidores más importantes (Bigger y Marvier 1998), ya que se ha estimado que remueven cerca del 18% de la biomasa terrestre (Cry y Page 1993). La herbivoría ha sido considerada como un mecanismo complejo que depende de una gran gama de factores (Crawley 1983, McNaughton 1983, Maron y Crone 2006), como pueden ser: la conducta del herbívoro (Arnold 1987); la duración, frecuencia e intensidad del daño (McNaughton 1992, Juenger y Bergelson 2000, García y Ehrlen 2002); la variación temporal y espacial en las condiciones ambientales (Bastrenta 1991, Chapin 1991); la competencia interespecífica de las plantas (Bergelson 1990, Barradas 1991, Silvertown *et al.* 1994); la densidad y fenología de las poblaciones de plantas (Crawley 1983); la salud fisiológica del individuo atacado (Lowman y Heatwole 1992); y del alcance de la compensación que presenten las plantas frente a la herbivoría (Doak 1991).

A nivel de individuo y de población, la herbivoría tiene el potencial de afectar negativamente el desempeño de las plantas (Dirzo 1984, Marquis 1992) ya que reduce significativamente su crecimiento y supervivencia, altera su arquitectura, modifica los ritmos temporales de reproducción así como la expresión sexual y éxito reproductivo (Freeman *et al.* 1980, Crawley 1983, Dirzo 1984, Marquis 1984, Clark y Clark 1985, Huntly 1991, Stowe *et al.* 2000). Por ejemplo, Louda y Potvin (1995) realizaron dos experimentos para cuantificar el efecto del consumo de inflorescencias y semillas en plántulas y juveniles de la especie *Cirsium canescens* y determinaron que los insectos herbívoros generan una disminución en la producción de semillas, en la emergencia de plántulas y en la densidad de plantas, así como en la adecuación de la planta en condiciones naturales. Por otra parte, Horvitz y Schemske (2000) analizaron el efecto de la variación natural en herbivoría, la competencia local, el tamaño de la planta y la producción de frutos en el crecimiento de poblaciones naturales de *Calathea ovandensis* durante 5 años. Se observó que el daño en poblaciones naturales es bajo, y sólo afectó negativamente el crecimiento y la supervivencia en uno de los cinco años. Los autores mencionan que el escaso efecto de la herbivoría en el crecimiento y supervivencia de la especie hospedera puede deberse a que las tasas de crecimiento son altas lo que puede haber

compensado el tejido eliminado. Sin embargo, Mothershead y Marquis (2000) encontraron que el incremento de daño en las hojas de *Oenothera macrocarpa* (Onagraceae) genera una disminución en la producción de frutos y semillas por planta, así como el número y tamaño de las flores. Estos resultados apoyan la idea de que la herbivoría tiene un efecto directo en la adecuación de la planta al disminuir la producción de semillas debido a la pérdida de área foliar y al consumo de estructuras reproductivas, e indirecto al mitigar las relaciones mutualistas entre plantas y polinizadores. Otros estudios sugieren que la herbivoría tiene un fuerte efecto en la tasa de crecimiento poblacional de las especies, ya que la herbivoría altera la supervivencia de plantas en estado reproductivo y disminuye la fecundidad generando un declive en el crecimiento poblacional (Knight 2004).

Por otra parte, la herbivoría se considera como una fuerza selectiva importante para la determinación y mantenimiento de una gran variedad de defensas, tanto químicas como físicas (Painter 1958, Feeny 1976, Janzen 1985, Coley y Barone 1996, Marquis 1992, Ohgushi 2005) ejerciendo fuertes presiones de selección sobre los caracteres defensivos de sus plantas (Mauricio y Rausher 1997, Shonle y Bergelson 2000, Valverde *et al.* 2001, Fornoni *et al.* 2003), debido a que los herbívoros pueden ejercer una presión diferencial sobre las plantas de una población y eliminar a los morfos menos resistentes o pueden mantener el polimorfismo en la población, lo cual tiene un efecto sobre la evolución de la especie (Dirzo y Harper 1982). Tanto las plantas como sus consumidores responden de manera recíproca a la variación fenotípica de la especie con la que interactúan. Si consideramos que este tipo de interacción va a generar efectos negativos recíprocos entre las especies interactuantes, las especies van a evolucionar hacia la generación de defensas y contradefensas que reducen los efectos negativos (Janzen 1980). En la mayoría de los casos, la estrategia defensiva de las plantas es un conjunto de caracteres defensivos (Agrawal y Fishbein 2006) que incluyen tanto caracteres de resistencia como de tolerancia. Se ha observado que en condiciones naturales las plantas van a expresar estrategias de defensa mixtas, es decir, expresan niveles intermedios de resistencia y tolerancia (Nuñez-Farfán *et al.* 2007, Espinosa 2009), sugiriendo que estas estrategias podrían representar equilibrios evolutivamente estables mantenidos por selección natural.

Una interacción puede variar de una localidad a otra; sin embargo, las fuentes que generan dicha variación no han sido bien estudiadas (Thompson 1988), y se necesita determinar cómo es que

los procesos coevolutivos operan a través de mosaicos geográficos vinculando los procesos ecológicos locales con los patrones filogeográficos (Thompson 1999).

La teoría del Mosaico Geográfico de la Coevolución propuesta por Thompson (2005) considera a la variabilidad espacial como la clave para entender la dinámica de los procesos coevolutivos que son importantes en la organización de las comunidades. Esta teoría también toma en cuenta que las diferencias en las tasas de herbivoría observadas en las plantas de una población pueden influir en la dirección y velocidad de la selección natural de los mecanismos defensivos de las plantas. Además, la variación intraespecífica en los niveles de herbivoría puede tener efectos en la supervivencia y reproducción de las plantas, lo que afecta la estructura de la población actual y de las generaciones subsecuentes. Thompson (1999) menciona que las interacciones locales generan cambios coevolutivos que en ocasiones generan selección recíproca.

En el caso de la variación en el daño foliar a nivel intra e inter-específico, la distribución espacial de los herbívoros puede indicar como es que la heterogeneidad ambiental afecta los resultados de la interacción planta-herbívoro a un nivel coevolutivo, considerando que el éxito reproductivo de una especie depende de la distribución de los genotipos en la otra especie. Por lo tanto, las presiones de selección ejercidas por los herbívoros originarán respuestas por parte de las especies de plantas que consumen y la heterogeneidad ambiental afectará los resultados de las interacciones.

3.2 Respuestas a la heterogeneidad ambiental

De manera general, se considera que la herbivoría puede tener efectos negativos sobre la adecuación de las plantas (Belsky 1986), sin embargo, existen algunos estudios que reportan efectos positivos en plantas tolerantes a los herbívoros (Paige y Whitham 1987, Dyer *et al.* 1993, Paige 1999). Los efectos de la herbivoría (positivos o negativos) dependen de las condiciones ambientales bajo las cuales crecen las plantas atacadas (Coley *et al.* 1985, Chapin 1991), la intensidad de daño (Whigham y Chapa 1999) y la duración de los eventos de herbivoría (Juenger y Bergelson 2000, García y Ehrlen 2002). Particularmente, el medio ambiente puede modificar las respuestas de las plantas a la herbivoría dependiendo de las condiciones climáticas y la disponibilidad de recursos (Mengue y Olson 1990, Ritchie 2000). Las condiciones de estrés pueden modificar los patrones de herbivoría tanto positiva como negativamente. Por ejemplo, Louda y Collinge (1992) evaluaron los patrones de herbivoría a lo largo de un gradiente de incidencia solar bajo diferentes condiciones de

sucesión vegetal, encontrando que algunos herbívoros prefieren alimentarse de especies de plantas que crecen en condiciones de alta incidencia solar debido a que éstas han alterado su calidad nutricional y defensa química debido al estrés ambiental. De tal modo, que la variación en las condiciones ambientales presentes en los diferentes estadios de sucesión vegetal pueden modificar la calidad nutricional y la defensa química de las plantas y, por lo tanto, moldear los patrones de selección de hospederos y las tasas de consumo. Por otro lado Cobb y colaboradores (1997) encontraron que los niveles de herbivoría causados por la polilla *Dioryctria albovittella* en *Pinus edulis* son mayores bajo condiciones de estrés ambiental, particularmente observaron una asociación positiva entre el ataque y las condiciones de estrés hídrico y por nutrientes. Otros estudios han mostrado que la magnitud de la herbivoría varía espacialmente dependiendo de los gradientes altitudinales (Galen 1990, Olf *et al.* 1997, Bruelheide y Scheidel 1999, Rand 2002), el disturbio (Knight y Holt 2005) y la intensidad lumínica (Lincoln y Mooney 1984, Louda y Rodman 1996).

No todas las plantas en una población presentan los mismos niveles de daño por herbívoros. Existen varios estudios que se han centrado en elucidar las causas de esta variación en términos del microclima (Lincoln y Mooney 1984, Bowers *et al.* 1992, Dudt y Shure 1994, Ritchie 2000, Canto 2004), los enemigos naturales (Hare 1992, Ohsaki y Sato 1994, Turlings *et al.* 1995, Takabayashi y Dicke 1996, DeMoraes *et al.* 1998), el genotipo (Marquis 1990, Fritz 1990, Bowers *et al.* 1992, Kliebenstein *et al.* 2001, Agrawal 2002), el fenotipo de las plantas (Dirzo y Harper 1982, Núñez-Farfán y Dirzo 1994, Agrawal 2001, Pigliucci 2001), los metabolitos secundarios (Dirzo y Harper 1982, Zangerl y Berenbaum 1993, Kahl 2000, Facchini 2001, Kliebenstein 2004), la fenología (Moran y Whitham 1990) y los cambios ontogénicos (Boege 2005).

Tanto el tamaño de la planta como su arquitectura también permiten explicar las diferencias en los niveles de herbivoría entre especies, pero rara vez entre conoespecíficos (Lawton 1983). En algunos especies de árboles, la variación en los niveles de herbivoría depende del lugar en el que los árboles estén ubicados (Heichel y Turner 1984, Marquis 1988) y la cercanía a otros individuos atacados o de la preferencia de los folívoros por los sitios de ovoposición dentro de la planta (Thompson 1988, Alonso y Herrera 1996). Incluso algunos herbívoros pueden tener un efecto indirecto al influir en el ataque por otros herbívoros, ya que generan cambios químicos y fisiológicos que alteran la susceptibilidad de la planta (Doak 1991, Karban y Baldwin 1997, Strauss y Zangerl 2002, De la Riva 2005). Por ejemplo, Weissling *et al.* (2003) observaron que *Metamasius hemipterus*,

un polífago barrenador que ataca peciolos y tallos, puede provocar un daño significativo a la planta hospedera debilitándola y haciéndola más propensa a posteriores ataques por otros organismos. Otro estudio realizado por De la Riva *et al.* (2005) sugiere que el hábito alimentario del herbívoro *Metamasius* sp. favorece una mayor incidencia de daño foliar por otros insectos herbívoros, el daño generado por *Metamasius* sp corta parcial o totalmente la conexión de la lámina con el resto de la planta, restringiendo el transporte de algunos compuestos entre los que destacan los metabolitos secundarios que pueden actuar como defensa química.

La duración de la expansión foliar y el tamaño de la hoja son variables que también se relacionan con el daño causado por herbívoros (Moles y Westoby 2000). La evidencia muestra que las especies de plantas con mayor área foliar presentan mayores porcentajes de daño por insectos herbívoros (Barone y Coley 2002). Por otro lado, Westoby *et al.* (2000) señalan que una tasa de recambio de hojas muy baja o la presencia de hojas con una longevidad alta debe favorecer el desarrollo de defensas físicas contra el ataque por herbívoros. En sistemas tropicales, varios estudios sobre tipos de defensa contra herbívoros han detectado que las plantas que presentan hojas con un mayor grosor, dureza y pubescencia, también presentan una menor susceptibilidad al ataque por herbívoros (Coley 1983, Ayres y Maclean 1987, Lightfoot y Whitford 1987, Cunningham *et al.* 1999, Housman *et al.* 2002, Westoby *et al.* 2002).

3.3 Resistencia y tolerancia ante el ataque de herbívoros

Las plantas poseen dos estrategias básicas de defensa contra sus herbívoros o patógenos: la resistencia y la tolerancia (Strauss y Agrawal 1999). La resistencia se define como la capacidad de una planta para evitar o reducir el daño generado por herbivoría (Schoonhoven 2005). Las plantas resistentes pueden reducir la cantidad de daño generado tanto por herbívoros como por patógenos a través de la presencia de defensas químicas y físicas (Ehrlich y Raven 1964, Berenbaum *et al.* 1986). Los caracteres de resistencia incluyen espinas, tricomas, cantidad y calidad de la cutícula que cubre las células epidérmicas y engrosamiento de las paredes celulares (Agrios 1997, Waller y Lenné 2002), así como una gran diversidad de compuestos químicos denominados metabolitos secundarios (Espinosa-García 2001). Por otra parte, se considera que una planta es tolerante cuando es capaz de amortiguar el impacto negativo del daño en su adecuación, una vez que ha ocurrido la remoción de tejidos (Rausher 1992, Stowe *et al.* 2000). A diferencia de la resistencia, la tolerancia no evita el ataque por parte de herbívoros pero le permite a la planta compensar el daño producido por sus

enemigos naturales; tampoco fomenta una respuesta co-evolutiva en sus enemigos naturales ya que aparentemente la tolerancia no tiene un efecto negativo sobre sus poblaciones (Stinchcombe *et al.* 2001, Rausher 2001).

3.4. Tricomas foliares

Los tricomas son proyecciones unicelulares de células epidérmicas o apéndices multicelulares (Kramer y Boyer 1995). Pueden cumplir tres funciones diferentes: 1) barrera de protección ante el medio físico, 2) mecanismo de defensa físico-químico contra enemigos naturales y 3) controles fisiológicos y de intercambio de productos entre la planta y el ambiente (Gual 1998). Según su forma, se clasifican en simples, fasciculados, estrellados y capitados (Hardin 1990) y, debido a su origen ontogénico, se clasifican en glandulares y epidérmicos (Carlquist 1958).

Existen varios estudios en los cuales la densidad de tricomas ha sido asociada con una reducción en los niveles de herbivoría por insectos (Baur *et al.* 1991, Fernandes 1994, Van Dam y Hare 1998, Letourneau 1999, Molles y Westoby 2000, Hare y Elle 2003, Gassmann y Hare 2005, Molina-Montenegro 2006). En sistemas tropicales, Martínez-Becerril (1999) encontró una correlación positiva entre la pubescencia y la resistencia de varias especies del género *Croton* en la región de Chamela. El autor sugiere que los tricomas constituyen una adaptación antiherbivoría en las especies de *Croton*. Igualmente, Sánchez-Peña *et al.* (2006) reportaron que la densidad de tricomas en la hoja de *Solanum* sp. es un componente de resistencia contra *Bemisia* sp. Valverde *et al.* (2001), por su parte, evaluaron el rol de la densidad de tricomas foliares como un componente de resistencia a herbívoros en seis poblaciones de *Datura stramonium* y encontraron diferencias inter-poblacionales en la densidad de tricomas, la resistencia relativa y adecuación y una fuerte correlación positiva entre la densidad de tricomas foliares y la resistencia. En otro estudio, Løe *et al.* (2007) mostraron que las hojas pubescentes de *Arabidopsis lyrata* son menos dañadas que las lisas, y encontraron que tanto la producción de tricomas como el daño por herbivoría disminuye al incrementar la altitud.

4. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco y en la región de Huatulco, Oaxaca. La Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala se ubica a 125 km al noreste de Manzanillo y a menos de 2 km de la costa del Pacífico (19° 30'N, 105° 03'W; Lott 1985, Lott *et al.* 1987). Comprende una parte de la costa entre el río San Nicolás al norte y el río Cuitzmala al sur. Está limitada a una franja costera, con altitudes menores de 200 m (Bullock 1988) y con una superficie aproximada de 13 142 ha (Noguera *et al.* 2002). El clima es cálido subhúmedo con una marcada estacionalidad. La época seca se presenta de noviembre a junio, algunas veces interrumpida por lluvias ligeras o fuertes en diciembre o enero. La temperatura promedio anual es de 22.1°C y la máxima promedio es de 30.3 °C (García- Oliva *et al.* 1995).

La región de Huatulco se localiza en la parte sur del estado de Oaxaca y es una entidad conformada por una gran extensión de planicies que limitan con el litoral del Pacífico. La Sierra Madre del Sur, se localiza al norte del territorio estudiado, al oriente limita con la región del Istmo y al poniente con el estado de Guerrero, sus límites al oeste y al este son el río Cuajuinicuil y el río Tenango respectivamente, las altitudes varían desde 0 a hasta 1,050 m (Salas-Morales 2002). El clima característico de la región es cálido subhúmedo con lluvias en verano y una temperatura que fluctúa entre los 22 y 28° C (INEGI 2000). En toda el área se observa una época seca de medio verano, es decir, una pequeña temporada menos lluviosa dentro de la estación de lluvias (Salas-Morales 2002).

5. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

Amphipterygium adstringens (Schltdl.) Standl. (Anacardiaceae) es un árbol de aproximadamente 6 a 9 m de altura y de 10 a 40 cm de diámetro a la altura del pecho; de tronco torcido y corteza ornamentada de color gris marrón lisa de la base; presenta ramificación simpodial con hojas aserradas y copa aplanada. Especie dioica que pierde las hojas durante 6 meses del año en sus dos sexos, generalmente de noviembre a mayo, los frutos se presentan en racimo de 2.5 a 5 cm de largo son de color verde pálido alargados y abultados, producen dos semillas aladas por fruto. Su floración se lleva a cabo de mayo a junio, habita en clima cálido, semicálido y templado desde los 100 y los 3000 msnm. Crece en zonas perturbadas de bosque tropical caducifolio y subcaducifolio (Martínez 1989). Es una especie nativa de México conocida comúnmente con el nombre de "Cuachalalate", cultivada en Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Morelos y Puebla (Rzedowski 1978 ; Pennington y

Sarukhán, 1998). Su corteza es utilizada como medicina tradicional mexicana, debido a sus potenciales agentes terapéuticos para curar más de treinta enfermedades diferentes. Su aprovechamiento se concentra en el estado de Morelos y parte del Estado de Guerrero, ocupando el octavo lugar en importancia, de cuatrocientas especies útiles registradas en el uso tradicional en el estado de Morelos (Martínez 1989).

6. MÉTODO

6.1 Trabajo de campo

6.1.1. *Selección de las poblaciones y fechas de muestreo.* Con base en datos disponibles (CONABIO), revisiones de herbario (Herbario Nacional de México y Herbario de la Facultad de Ciencias) y consulta a expertos en Selvas Bajas como la Dra. Irma Trejo Vázquez (Instituto de Geografía, UNAM), se hizo una selección de ocho poblaciones naturales de *A. adstringens* (Cuadro 1), cuatro sitios se localizaron en el estado de Jalisco (Isla cocinas, Chachalaca, Tejón y las Rosadas) y cuatro en el estado de Oaxaca (Cacaluta, Zimatán, El Mohón y La Entrega) (Fig. 1). El muestreo se realizó durante la época húmeda de los años 2009 y 2010 (2010-2). Además, se llevó a cabo un muestreo de las poblaciones de Jalisco durante una época de lluvias extemporánea (Marzo 2010, cf. Cuadro 2), a la que se le designó como 2010-1.

6.1.2. *Características locales del sitio.* Se obtuvo la información sobre la altitud, exposición de ladera y pendiente, y se tomaron fotos hemisféricas para obtener datos cuantitativos de las características de incidencia de luz, el índice foliar y la proporción de apertura del dosel en cada sitio. Además, se utilizaron datos de las estaciones climáticas cercanas a las poblaciones para obtener los elementos climáticos. Algunos de estos datos se correlacionaron linealmente con la densidad de tricomas.

Cuadro 1. Datos promedio de precipitación anual (mm) y temperatura media anual (C°) características ambientales del sitio, porcentaje de apertura del dosel e índice foliar para cada sitio de muestreo. Datos proporcionados por la Dra. Irma Trejo Vázquez (Instituto de Geografía, UNAM).

<i>Localidad</i>	<i>Latitud N</i>	<i>Longitud W</i>	<i>Altitud m.s.n.m</i>	<i>Precipitación anual (mm)</i>	<i>Temperatura media anual (°C)</i>	<i>Mes con menor pp (mm)</i>	<i>Mes mas seco (mm)</i>	<i>Temperatura mes mas cálido (°C)</i>	<i>Temperatura mes más frio (°C)</i>	<i>Vegetación</i>	<i>Tipo de suelo</i>	<i>Tipo Clima</i>	<i>Apertura del dosel (%)</i>	<i>Índice foliar (LAI 4 Ring)</i>	<i>(%) Trans Total:</i>
I. Cocinas	19°32'51"	105°06'36"		708	26.5	191	1	34.0	16.3	Selva Baja Caducifolia, matorral xerófilo de acantilado y duna costera	Regosoles Faeozems Cambisoles Rendzinas Litosoles	BS1(h')w(w)i	38.45	1.08	52.70
Rosadas	19°33'33"	105°05'06"	400-800	708	26.5	191	1	34.0	16.3	Selva Baja Caducifolia y matorral xerófilo rodeados por brechas y senderos con urbanización incipiente.	Cambisol eútrico Regosol eútrico Litosol solonchak Gleyico órtico Cambisol crómico	BS1(h')w(w)i	36.31	1.23	36.58
Chachalaca	19°29'49"	105°02'35"	500	790	26.2	215	1	33.6	16.0	Selva Baja Caducifolia y Subcaducifolia	Regosoles Luvisoles Cambisol Faeozem	BS1(h')w(w)i	33.49	1.33	33.72
Tejón	19°29'59"	105°02'33"	500	790	26.2	215	1	33.6	16.0	Selva Baja Caducifolia y Subcaducifolia	Regosoles Luvisoles Cambisol Faeozem	BS1(h')w(w)i	31.38	1.48	37.02

Cacaluta	15°43'43"	96°09'33"	900	709	27.4	172	2	34.8	18.8	Selva Baja Caducifolia con especies arbóreas de entre 15 y 18 m.	Litosoles Regosoles	BS1(h')w(w)iw "	44.78	0.97	46.51
La Entrega	15°44'14"	96°08'19"		715	27.3	174	2	34.7	18.7	Selva Baja Caducifolia matorral espinoso, bosque de galería y manglar en el cordón litoral.		BS1(h')w(w)iw "	39.08	1.26	40.31
Mohón	15°48'37"	96°00'22"	400	715	27.4	145	1	34.8	18.7	Selva baja caducifolia, vegetación riparia, vegetación secundaria y selva mediana.	Regosol Cambisol	BS1(h')w(w)iw "	34.61	1.34	29.71
Zimatán	15°52'28"	96°00'18"	200	715	27.2	147	1	34.8	18.4	Selva Baja y mediana Caducifolia	Cambisoles crómicos Regosoles eútricos Litosol Feozems háplicos	BS1(h')w(w)iw "	26.44	1.77	25.50

Cuadro 1. (Continúa).

Cuadro 2. Descripción del plan de muestreo llevado a cabo en cada localidad.

Estado	Localidad	2009		2010	
		Septiembre	2010-1 Marzo	2010-2 Septiembre-Octubre	
JALISCO	Isla Cocinas	X	X	X	
	Chachalaca	X	X	X	
	Tejón	X	X		
	Las Rosadas		X	X	
OAXACA	Cacaluta	X			
	Mohón	X		X	
	Zimatán	X		X	
	La Entrega			X	



Figura 1. Localización geográfica de los sitios de estudio para el estado de Jalisco y Oaxaca. En vista satelital escala 1:300 (Google Earth 3, abril 2012).

6.1.3. *Parámetros estructurales de la comunidad.* En cada población se establecieron tres parcelas de $20 \times 5 \text{ m}^2$ siguiendo el método utilizado por Gentry (1982), con el fin de estimar la densidad de *A. adstringens* y obtener los parámetros estructurales de la comunidad en donde se encuentran establecidas las poblaciones estudiadas, se tomaron los individuos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) $> 1 \text{ cm}$. Se determinó la especie, altura y DAP de cada individuo.

6.1.4. *Obtención de material foliar.* En cada población se seleccionaron al azar 30 individuos adultos de *A. adstringens*. De cada individuo, se obtuvieron tres ramas grandes de distintas partes de la copa (alta, media y base). Las ramas de cada individuo se colocaron en bolsas de plástico y en laboratorio se analizaron cuidadosamente para determinar si había presencia de insectos herbívoros. Una vez llevado a cabo el análisis de las ramas, se procedió a desprender todas las hojas de las ramas de cada individuo y al azar se seleccionan 20 hojas que se prensaron para posteriormente estimar el área foliar total y dañada, así como el porcentaje de hojas consumidas mediante el sistema de análisis de imágenes *WinFOLIA* Regent Instruments Inc. 2008.

6.2 Trabajo de laboratorio

6.2.1. *Cuantificación de tricomas.* Para cuantificar la pubescencia de las hojas de cada individuo muestreado, se registró la densidad y tipo de tricomas en cinco hojas por planta elegidas al azar. Se tomaron dos mediciones por hoja, una en la parte del haz y otra en el envés (150 hojas y 300 mediciones por población). Dichas zonas de conteo se eligieron con base en un análisis de correlación realizado con distintos campos de medición tanto del haz como del envés con ayuda del programa estadístico JMP 9.0 (Anexo 1). El conteo de los tricomas se realizó con ayuda de una cuadrícula de $0.5 \times 0.5 \text{ mm}$ (0.25 mm^2) y un microscopio Olympus SZX7.

6.2.2. *Tipo de herbívoros.* Para determinar los tipos de herbívoros que afectaron el follaje de *A. adstringens* se analizó cada hoja y se determinó si presentaba daño por insectos minadores o masticadores. Se estimó el porcentaje de daño por cada tipo de herbívoro a nivel individuo, población y año de muestreo.

6.3 Análisis estadísticos.

6.3.1. *Área foliar dañada.* Para determinar si existen diferencias tanto dentro como entre poblaciones en los niveles de herbivoría en las ocho poblaciones de *A.adstringens* se realizó un ANdeVA anidado entre las poblaciones muestreadas para cada uno de los años de muestreo (2009, 2010-1 y 2010-2) con ayuda del programa estadístico JMP 9.0. Los análisis se hicieron con el porcentaje de área dañada de cada una de las hojas transformado al arcoseno $\sqrt{\%}$. Debido a que el cálculo de F en un ANdeVA anidado es incorrecto, según las ecuaciones que establece Zar (2010), tanto en el programa JMP 9.0 como en el Statistica 7.0, éste se calculó como el cociente de la varianza por efecto del tratamiento entre la varianza por efecto del árbol individual (Zar 2010). Se hicieron pruebas post-hoc en caso de detectarse efecto significativo de la población.

6.3.2. *Densidad de tricomas.* Para determinar si existen diferencias entre el número de tricomas entre poblaciones tanto en el haz como en el envés, se realizaron ANdeVAS anidados con ayuda del programa estadístico JMP 9.0. Los análisis fueron hechos con la densidad de tricomas de cada una de las hojas muestreadas tanto del haz como del envés transformado los datos como $\sqrt{(x + 0.5)}$, por tratarse de datos porcentuales. Se recalculó el valor de F por efecto de la población de la forma mencionada en 5.3.1 (Zar, 2010). Se aplicó una prueba de Tukey como prueba post-hoc tanto para los tricomas del haz, como para los del envés utilizando como base la varianza por efecto del individuo. Todas las medidas se presentan junto con sus valores de desviación estándar.

6.3.3. *Correlación entre densidad de tricomas y daño foliar.* Para determinar si existe una relación entre la densidad de tricomas foliares y los niveles de daño foliar se realizaron análisis de regresión con ayuda del programa estadístico JMP 9.0 entre la densidad de tricomas de cada una de las hojas muestreadas tanto del haz como del envés y el porcentaje de área foliar dañada de cada una de las hojas con datos transformados como $\sqrt{(x + 0.5)}$, por tratarse, en ambos casos, de datos porcentuales.

7. RESULTADOS

7.1 Área foliar dañada

El promedio del porcentaje de área foliar dañada por planta durante el muestreo del 2009 varió de 0.37 ± 1.16 desviación estándar (d.e.) a 4.6 ± 1.16 %, siendo mayor al porcentaje de área foliar dañada por planta obtenido durante los muestreos posteriores de 2010-1 (0.01 ± 0.05 a 0.18 ± 0.05 %) y 2010-2 (0.003 ± 0.15 a 1.34 ± 0.15 %). Estos valores coinciden con el porcentaje de hojas dañadas que, al igual que el área foliar dañada, fue mayor en el muestreo de 2009. Durante este año, en la población de Cacaluta se observó el menor porcentaje de hojas atacadas (73%) y en la población del Tejón se detectó que el 98% de hojas estaban atacadas. En 2010-2, se observó que mientras sólo el 9% de hojas fueron atacadas en Isla Cocinas, en la población del Mohón el 93% de las hojas mostraron daño. Los niveles más bajos de hojas atacadas corresponden a 2010-1, fecha en la que nuevamente el porcentaje más bajo se observó en la población de Isla Cocinas (8%), pero el mayor se detectó en la población de Las Rosadas (34%; Fig.3).

Los análisis estadísticos mostraron que el área foliar dañada varió significativamente entre poblaciones en cada uno de los tres años de muestreo. Los análisis indican que para los muestreos realizados en el 2009 y 2010-1 la varianza explicada fue mayor a nivel individual mientras en el muestreo 2010-2 la variación fue explicada principalmente a nivel poblacional (Cuadro 3).

Cuadro 3. ANdeVAS anidados para verificar el efecto de cada planta individual y de cada población sobre el porcentaje de área foliar dañada por planta. Se incluye el porcentaje de varianza que explica cada factor en cada uno de los periodos de muestreo **a) 2009** (3 poblaciones de Jalisco: I. Cocinas, Chachalaca y Tejón; 3 poblaciones de Oaxaca: Cacaluta, El Mohón y Zimatán) , **b) 2010-1** (4 poblaciones de Jalisco: I. Cocinas, Chachalaca, Tejón y Las Rosadas) y **c) 2010-2** (3 poblaciones de Jalisco: I. Cocinas, Chachalaca y Las Rosadas; 3 poblaciones para Oaxaca (El Mohón, Zimatán y La Entrega).

a)

2009						
<i>Fuente</i>	<i>S.C</i>	<i>g.l</i>	<i>C.M</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>% Varianza</i>
Población	155.804	5	31,161	10,078	<0.001	13.711
Individuo[Población]	500.964	162	3,092	21.213	<0.001	16.135
Error	449.937	3062	0.147			70.153

b)

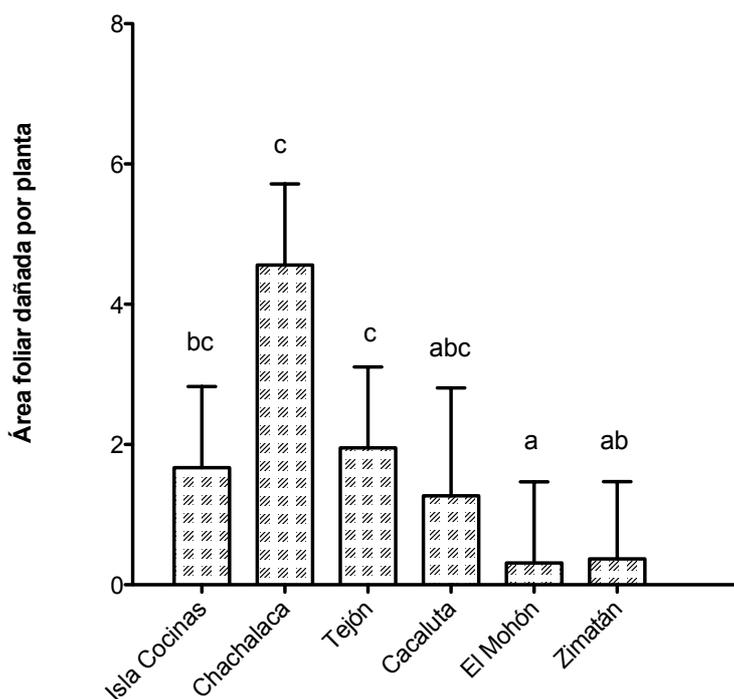
2010-1						
<i>Fuente</i>	<i>S.C</i>	<i>g.l</i>	<i>C.M</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>% Varianza</i>
Población	1.913	3	0.638	3,731	<0.01	4.009
Individuo[Población]	18.429	108	0.171	18.012	<0.001	33.556
Error	20.16	2128	0.009			62.435

c)

2010-2						
<i>Fuente</i>	<i>S.C</i>	<i>g.l</i>	<i>C.M</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>% Varianza</i>
Población	130.745	5	26,149	41,506	<0.001	36.576
Individuo[Población]	108.381	172	0.630	9.211	<0.001	16.727
Error	230.112	3377	0.068			46.697

Las pruebas de Tukey, Duncan, Newman, intervalos de confianza, Dunnet y Sheffé (Montgomery 1991, Chacin 2000, Zar 2010) utilizando como base la varianza por efecto del individuo no detectaron diferencias significativas en el porcentaje de área foliar dañada entre poblaciones durante los muestreos de 2009 y 2010-1. Por lo anterior, se corrieron ANdeVAS de una vía con los datos promedio del área foliar dañada por individuo en cada población y año de muestreo y se hicieron pruebas post-hoc (Tukey; Fig.2).

(a) Muestreo 2009



(b) Muestreo 2010-1

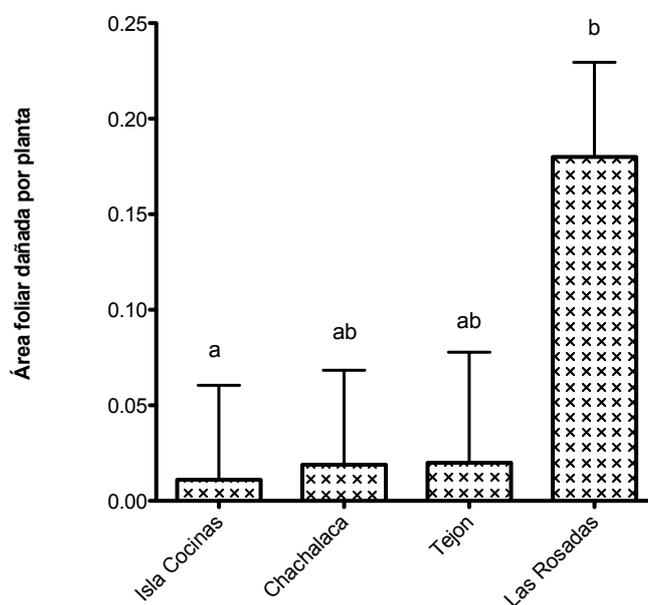


Figura 2. Porcentaje de área foliar dañada por planta para cada población en (a) 2009, (b) 2010-1 y (c) 2010-2. Las barras verticales representan \pm (D.E). Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de Tukey para 2010-2; ANdeVA de una vía y prueba de Tukey para 2009 y 2010-1). Nótese que se presentan escalas distintas en el eje de las Y.

(c) Muestreo 2010-2

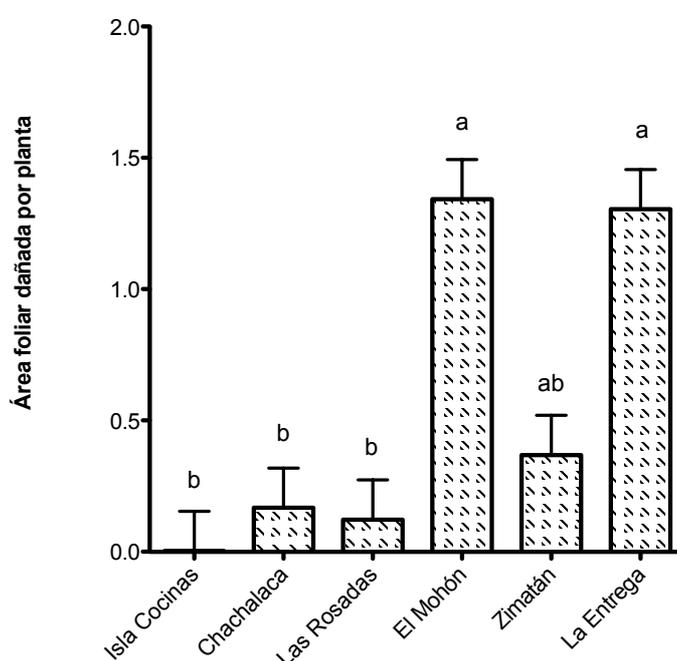


Figura 2. (Continúa).

Durante 2009 no se detectaron diferencias significativas en el porcentaje de área foliar dañada por planta entre las tres poblaciones de Jalisco (Chachalaca, Isla Cocinas y Tejón), ni entre las de Oaxaca (Cacaluta, El Mohón y Zimatán). El área foliar dañada fue significativamente más alta en Chachalaca. El porcentaje de área foliar dañada por planta de las poblaciones de Chachalaca y Tejón difiere significativamente de las poblaciones de El Mohón y Zimatán, mientras que la población de Isla Cocinas solo difiere significativamente en el porcentaje de área foliar dañada por planta con la población del Mohón cuyos niveles de área foliar dañada resultaron ser los más bajos durante este año. En el muestreo 2010-1 (Fig. 2b) se observó que el porcentaje de área foliar dañada fue significativamente más alto en Las Rosadas variando significativamente con respecto a Isla Cocinas; no se encontraron diferencias en los niveles de daño foliar entre Chachalaca, Isla Cocinas y Tejón, ni entre las poblaciones de Las Rosadas, Chachalaca y Tejón. En el muestreo 2010-2 (Fig. 2c) se observan mayores niveles de área foliar dañada por planta en las poblaciones de Oaxaca, no se detectan diferencias significativas en el porcentaje de área foliar dañada por planta entre las tres poblaciones de Jalisco

(Chachalaca, Isla Cocinas y La Rosadas), ni entre las de Oaxaca (El Mohón, Zimatán y La Entrega), la población de Zimatán (Oaxaca) no presenta diferencias significativas con las poblaciones de Jalisco; sin embargo el porcentaje de área foliar dañada por planta de las poblaciones de Chachalaca, Isla Cocinas y Las Rosadas varían significativamente de El Mohón y La Entrega.

Los análisis de regresión mostraron que hay una relación positiva y significativa entre el área foliar dañada y la altura de los árboles tanto en los muestreo 2009 como en 2010-2. Por otro lado, se obtuvo relación negativa y significativa entre el área foliar dañada y la temperatura promedio anual en 2010-2, pero relación positiva y significativa entre estas dos variables en 2009 (Cuadro 4).

Por otra parte, se obtuvo una relación positiva y significativa entre el promedio de hojas dañadas por individuo y la altura de los árboles en los muestreos de 2009 y 2010-2, y una relación negativa y significativa entre el promedio de hojas dañadas por individuo y la temperatura promedio anual en el 2010-2 (Cuadro 5).

Cuadro 4. Análisis de regresión para determinar el efecto de la densidad relativa de *A. Adstringens* por población, altura individual, pendiente, precipitación y temperatura del sitio de muestreo sobre el área foliar dañada en individuos de *A. adstringens* en tres muestreos (2009, 2010-1 y 2010-2). Los datos en negritas señalan los factores que tuvieron un efecto significativo.

Período	Parámetro	Modelo de regresión	r²	g.l	F	P
2009	Densidad relativa de <i>A. adstringens</i>	Y= 7.839-0.029x	0.128	19	2.639	0.122
	Altura	Y= 2.254+0.807x	0.101	145	16.229	0.001
	Pendiente	Y= 7.354-0.004x	0.0005	21	0.010	0.921
	Precipitación	Y= 5.886+0.064x	0.008	169	1.319	0.252
	Temperatura	Y= -13.643+0.602x	0.113	169	21.497	0.0001
2010-1	Densidad relativa de <i>A. adstringens</i>	Y= 0.424-0.004x	0.019	19	0.342	0.566
	Altura	Y= 0.203+0.090x	0.31	110	3.490	0.064
	Pendiente	Y= 0.264+0.005x	0.009	21	0.179	0.676
	Precipitación	Y=0.716-0.006x	0.002	111	0.206	0.651
	Temperatura	Y=0.774-0.002x	0.000	111	0.002	0.965
2010-2	Densidad relativa de <i>A. adstringens</i>	Y= 0.543-0.007x	0.033	19	0.623	0.440
	Altura	Y= 0.916+0.272x	9.208	145	9.208	0.003
	Pendiente	Y= 0.205+0.008x	0.011	21	0.219	0.645
	Precipitación	Y=2.855+0.004x	0.0006	179	0.103	0.748
	Temperatura	Y=9.247-0.207x	0.054	179	10.091	0.002

Cuadro 5. Análisis de regresión para determinar el efecto de la densidad relativa de *A. Adstringens* por población, altura individual, pendiente, precipitación y temperatura del sitio de muestreo sobre el promedio de hojas dañadas en individuos de *A. adstringens* en tres muestreos (2009, 2010-1 y 2010-2). Los datos en negritas señalan los factores que tuvieron un efecto significativo.

Periodo	Parámetro	Modelo de regresión	r ²	g.l	F	P
2009	Densidad relativa de <i>A. adstringens</i>	Y= 19.785-0.016x	0.072	19	1.399	0.252
	Altura	Y= 15.253+0.395x	0.040	145	5.962	0.016
	Pendiente	Y=18.993+0.022x	0.034	21	0.716	0.408
	Precipitación	Y= 17.189+0.045x	0.006	169	1.007	0.317
	Temperatura	Y= 11.020+0.192x	0.018	169	3.024	0.083
2010-1	Densidad relativa de <i>A. adstringens</i>	Y= 1.294+0.006x	0.003	19	0.054	0.819
	Altura	Y= 3.340+0.188x	0.008	110	0.896	0.346
	Pendiente	Y=1.909-0.009x	0.001	21	0.027	0.870
	Precipitación	Y= 4.440-0.047x	0.008	111	0.854	0.357
	Temperatura	Y= 1.900+0.082x	0.001	111	0.160	0.690
2010-2	Densidad relativa de <i>A. adstringens</i>	Y= 1.828-0.006x	0.003	19	0.061	0.807
	Altura	Y= 5.712+0.652x	0.038	145	5.643	0.019
	Pendiente	Y= 1.381+0.023x	0.009	21	0.173	0.681
	Precipitación	Y= 10.330+0.030x	0.004	179	0.773	0.380
	Temperatura	Y= 28.288-0.579x	0.061	179	11.485	0.001

7.2. Densidad de tricomas

Se encontraron diferencias significativas en la densidad de tricomas del haz y del envés dentro y entre poblaciones en los tres muestreos. Una proporción elevada de varianza, tanto del haz como del envés (con excepción de los tricomas del haz para el muestreo del 2009) es a nivel individual (Cuadro 6).

Se obtuvo una relación positiva y significativa entre la densidad de tricomas del haz y la precipitación promedio anual en el 2009. Una relación positiva y significativa entre la densidad de tricomas del haz y la temperatura promedio anual en los muestreos del 2009 y 2010-1. Así como una relación negativa y significativa entre la densidad de tricomas del envés y la temperatura promedio anual en el muestreo del 2009 (Cuadro 8). No se presentan relaciones significativas con el promedio de la densidad relativa de *A.adstringens* en cada año ni con la pendiente del sitio (Cuadro 7).

Cuadro 6. ANdeVAS anidados para verificar el efecto de cada planta individual y de cada población sobre la densidad de tricomas por hoja en haz y envés. Se incluye el porcentaje de varianza que explica cada factor en cada uno de los periodos de muestreo a) 2009, b) 2010-1, y c) 2010-2.

a)

MUESTREO 2009						
DENSIDAD DE TRICOMAS EN EL HAZ						
<i>Fuente</i>	<i>S.C</i>	<i>g.l.</i>	<i>C.M</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>% Varianza</i>
Población	1107.112	5	221.422	52.656	<0.001	52.749
Individuo[Población]	731.833	174	4.205	7.377	<0.0001	26.488
Error	410.4	720	0.57			20.763

MUESTREO 2009						
DENSIDAD DE TRICOMAS EN EL ENVÉS						
<i>Fuente</i>	<i>S.C</i>	<i>g.l.</i>	<i>C.M</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>% Varianza</i>
Población	362.516	5	72.503	6.584	<0.001	11.712
Individuo[Población]	1915.947	174	11.011	9.919	<0.0001	56.575
Error	799.2	720	1.11			31.713

b)

MUESTREO 2010-1						
DENSIDAD DE TRICOMAS EN EL HAZ						
<i>Fuente</i>	<i>S.C</i>	<i>g.l.</i>	<i>C.M</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>% Varianza</i>
Población	11.873	3	3.957	2.468	>0.05	3.639
Individuo[Población]	186.06	116	1.603	13.585	<0.0001	68.915
Error	56.64	480	0.118			27.445

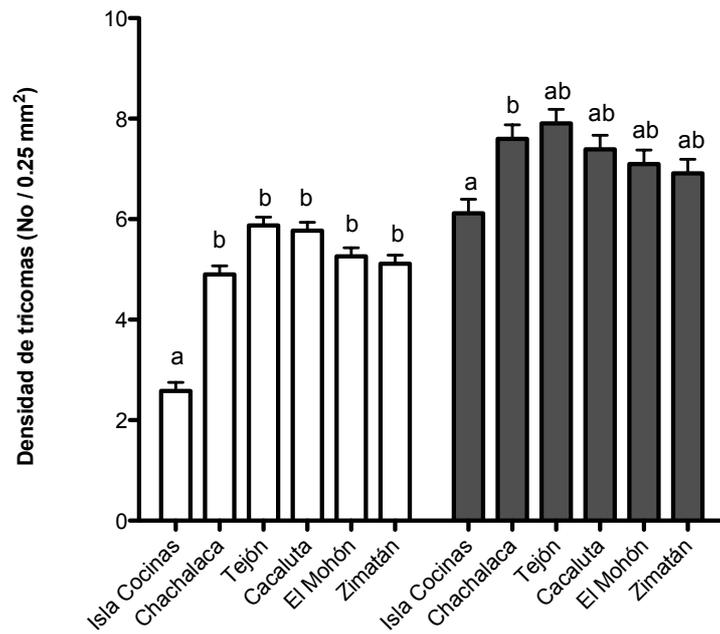
MUESTREO 2010-1						
DENSIDAD DE TRICOMAS EN EL ENVÉS						
<i>Fuente</i>	<i>S.C</i>	<i>g.l.</i>	<i>C.M</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>% Varianza</i>
Población	33.738	3	11.246	5.236	<0.001	8.759
Individuo[Población]	249.26	116	2.148	8.507	<0.0001	54.774
Error	121.2	480	0.253			36.467

c)

MUESTREO 2010-2						
DENSIDAD DE TRICOMAS EN EL HAZ						
<i>Fuente</i>	<i>S.C</i>	<i>g.l.</i>	<i>C.M</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>% Varianza</i>
Población	1167.557	5	233.511	24.575	<0.001	39.704
Individuo[Población]	1653.353	174	9.502	20.682	<0.0001	48.082
Error	330.800	720	0.459			12.215

MUESTREO 2010-2						
DENSIDAD DE TRICOMAS EN EL ENVÉS						
<i>Fuente</i>	<i>S.C</i>	<i>g.l.</i>	<i>C.M</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>% Varianza</i>
Población	2194.222	5	438.844	26.985	<0.001	43.530
Individuo[Población]	2829.64	174	16.262	32.345	<0.001	48.701
Error	362.000	720	0.503			7.769

MUESTREO 2009



MUESTREO 2010-1

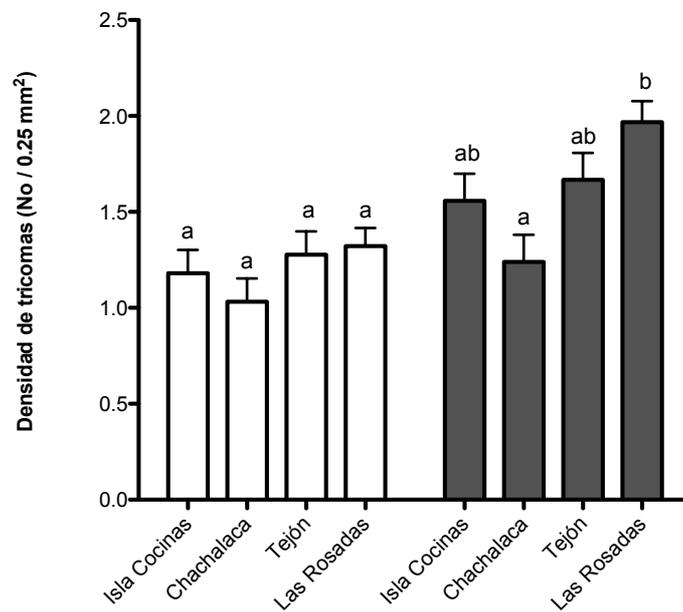


Figura 3. Densidad de tricomas (\pm e.e.) en el haz (barras blancas) y en el envés (barras oscuras) de la hoja en cada población por temporada de muestreo. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de Tukey).

MUESTREO 2010-2

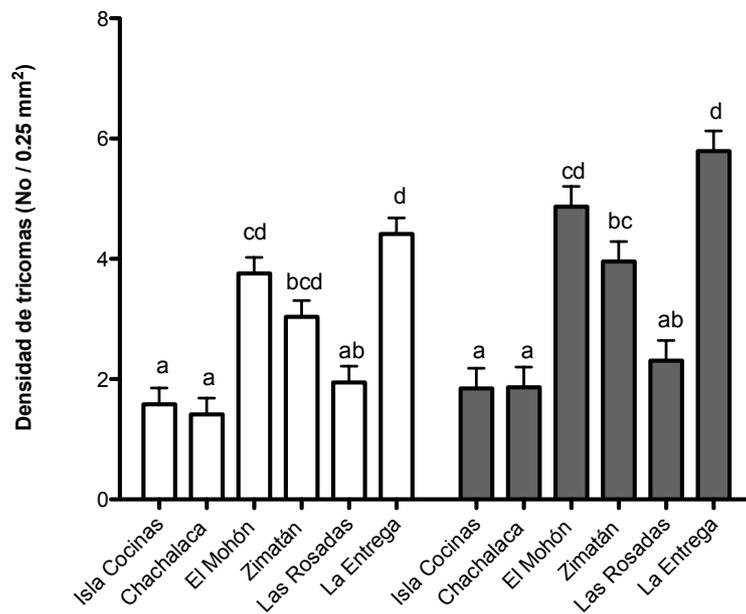


Figura 3. (Continúa)

Cuadro 7. Análisis de regresión para verificar el efecto de la densidad relativa de *A. adstringens* y la pendiente sobre la densidad de tricomas del haz y del envés de las hojas por muestreo (2009, 2010-1, 2010-2).

Período	Parámetro		Modelo de regresión	r ²	g.l	F	P
2009	Densidad relativa de <i>A. adstringens</i>	Haz	Y= 2.38+0.0086x	0.087	19	1.720	0.206
		Envés	Y= 5.016-0.014x	0.027	19	0.507	0.485
	Pendiente	Haz	Y= 2.174-0.004x	0.004	21	0.091	0.765
		Envés	Y= 4.645+0.008x	0.002	21	0.044	0.836
2010-1	Densidad relativa de <i>A. adstringens</i>	Haz	Y= 1.167+0.008x	0.109	19	2.197	0.155
		Envés	Y= 1.721+0.008x	0.063	19	1.214	0.285
	Pendiente	Haz	Y= 1.591-0.012x	0.063	21	1.353	0.258
		Envés	Y= 1.755+0.007x	0.013	21	0.261	0.615
2010-2	Densidad relativa de <i>A. adstringens</i>	Haz	Y= 1.322-0.005x	0.034	19	0.631	0.437
		Envés	Y= 1.293+0.002x	0.006	19	0.111	0.742
	Pendiente	Haz	Y=0.975+0.0146x	0.039	21	0.821	0.376
		Envés	Y= 1.337-0.002x	0.001	21	0.021	0.888

Cuadro 8. Análisis de regresión para verificar el efecto de la temperatura promedio anual y la precipitación promedio anual sobre la densidad de tricomas del haz y del envés de las hojas por muestreo (2009, 2010-1, 2010-2). Los datos en negritas señalan los factores que tuvieron un efecto significativo.

Período	Parámetro		Modelo de regresión	r ²	g.l	F	P
2009	Precipitación	Haz	Y=2.892+0.090x	0.063	244	16.351	0.0001
		Envés	Y= 6.742-0.016x	0.004	244	0.964	0.327
	Temperatura	Haz	Y= -15.049+0.578x	0.688	243	533.147	0.0001
		Envés	Y= 13.149-0.206x	0.176	243	51.962	0.0001
2010-1	Precipitación	Haz	Y= 3.001+ 0.035x	0.012	177	2.239	0.136
		Envés	Y=1.410+0.013x	0.019	177	3.478	0.064
	Temperatura	Haz	Y= -18.036+0.712x	0.433	177	134.377	0.0001
		Envés	Y= 1.755-0.011x	0.001	177	0.214	0.644
2010-2	Precipitación	Haz	Y= 1.399-0.003x	0.003	245	0.749	0.3878
		Envés	Y= 1.769+0.000x	0.000	245	0.0001	0.990
	Temperatura	Haz	Y= 1.138+0.008x	0.001	245	0.322	0.571
		Envés	Y= 2.528-0.026x	0.011	245	2.824	0.094

Con base en análisis de regresión se determinó que existe una relación positiva y significativa entre el área foliar dañada y la densidad de tricomas en el 2010-2. No se presentan relaciones significativas para 2009 y 2010-1 (Fig. 4).

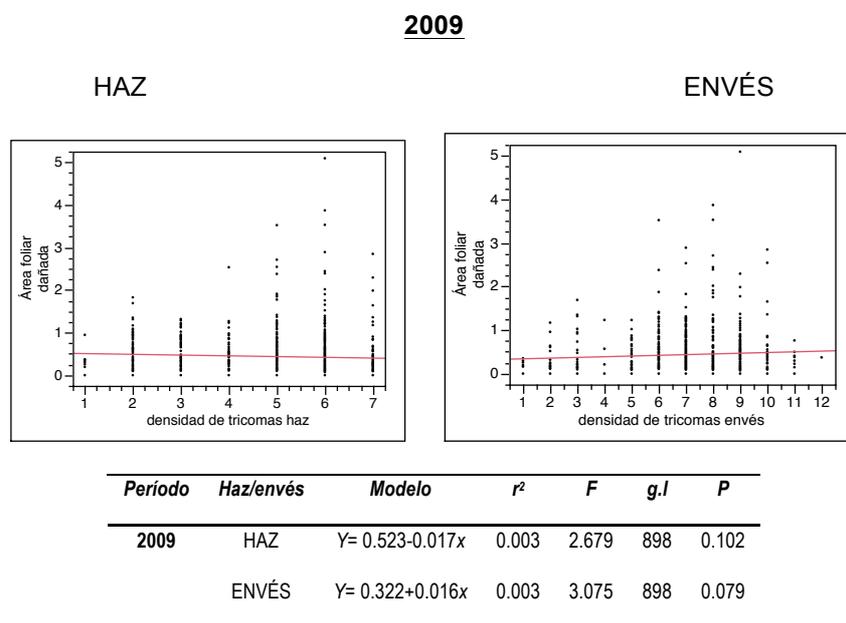
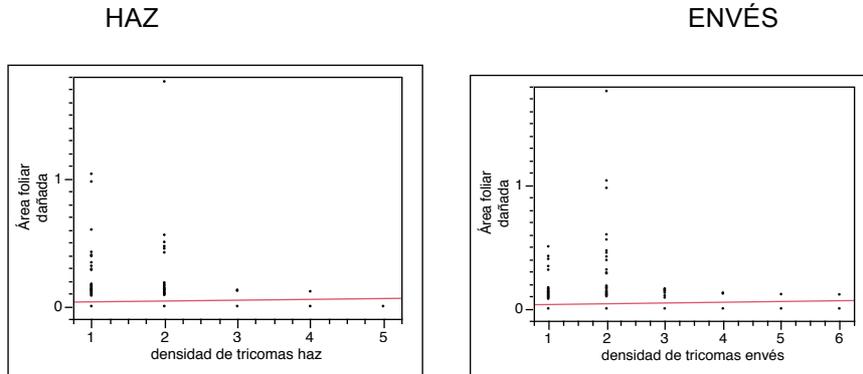


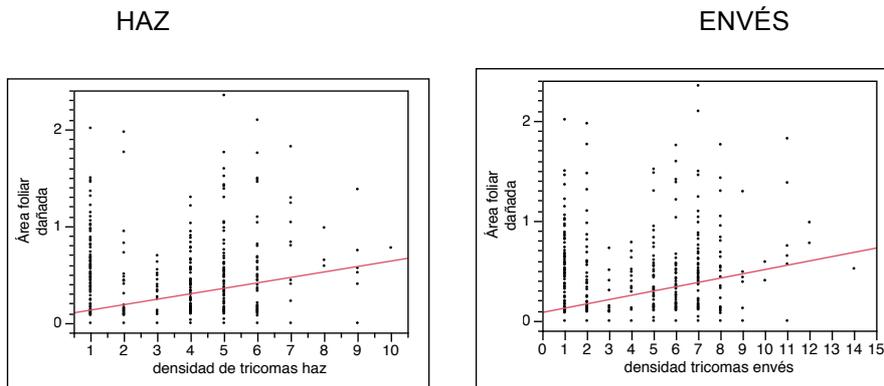
Figura 4. Análisis de regresión para verificar el efecto de la densidad de tricomas del haz y del envés sobre el porcentaje de área foliar dañada por árbol (2009, 2010-1, 2010-2). Los datos en negritas señalan un efecto significativo.

2010-1



Período	Haz/envés	Modelo	r ²	F	g.l	P
2010-1	HAZ	Y=0.026+0.006x	0.001	0.759	598	0.384
	ENVÉS	Y=0.024+0.006x	0.001	1.095	598	0.295

2010-2



Período	Haz/envés	Modelo	r ²	F	g.l	P
2010-2	HAZ	Y= 0.074+0.056x	0.090	88.559	898	<0.0001
	ENVÉS	Y= 0.080+0.042x	0.089	87.962	898	<0.0001

Figura 4. (Continúa).

Se encontró un efecto positivo y significativo de la densidad de tricomas promedio por árbol y los niveles de daño promedio por árbol en 2010-2 (Fig. 4). Los análisis de regresión a nivel poblacional indican un efecto positivo y significativo entre la densidad de tricomas en el envés de la hoja y el área foliar dañada por árbol en la población de Cacaluta (2009) así como en la

población de El Mohón (2010-2) donde el efecto positivo y significativo esta presente para el área del haz y envés de la hoja (Cuadro 9). En todas las poblaciones el número de tricomas fue mayor en el área del envés (Cuadro 9). La densidad de tricomas varió de 1.4 a 5.8 tricomas por mm² (2010-2) , 2.6 a 7.9 tricomas por mm² (2009) y en el 2010-1 varió de 1 a 1.9 tricomas por mm² (Cuadro 9).

7.3 Tipos de daño

Hubo un mayor porcentaje de hojas dañadas durante 2009 (85-98%) y el daño fue causado principalmente por los minadores (15-76%) en las poblaciones de Tejón, Cacaluta y Zimatán, y por los minadores y los masticadores (datos agrupados: 43-86%) en Isla Cocinas, Chachalaca y El Mohón (Cuadro 10). Durante los muestreos de 2010-1 y 2010-2, los niveles de herbivoría disminuyeron y aumentó el porcentaje de hojas sin daño, obteniendo un porcentaje de hojas dañadas de 8-34% en 2010-1 y de 9-94% en 2010-2. El principal tipo de daño observado en 2010-1 fue causado por los minadores (7-33%). Se observó el mismo patrón en el muestreo del 2010-2 donde el daño generado por los minadores (8-88%) fue mayor que el generado por masticadores (1-7%). El daño generado en conjunto (minadores + masticadores) varió de 1 a 17% (Cuadro 10.). Se encontraron insectos chupadores, larvas de lepidópteros y coleópteros. La presencia de arañas fue abundante en todas las poblaciones muestreadas.

Cuadro 9. Análisis de regresión para verificar el efecto de la densidad de tricomas (x , 0.25 mm²) sobre el área foliar dañada (y , % promedio a nivel de árbol individual) en cada uno de los muestreos (2009, 2010-1 y 2010-2) en las localidades estudiadas. Los datos en negritas señalan un efecto significativo.

		2009							
Población		Densidad de tricomas	e.e.	n	Modelo de regresión	r ²	g.l	F	P
Isla Cocinas	haz	2.583	0.167	30	Y=0.623+0.015x	0.001	29	0.05	0.825
	envés	6.117	0.278	30	Y=0.591-0.031x	0.083	29	2.558	0.121
Chachalaca	haz	4.901	0.167	30	Y= -0.031+0.173x	0.092	29	2.844	0.102
	envés	7.600	0.278	30	Y= 0.321+0.074x	0.075	29	2.297	0.14
Tejón	haz	5.873	0.167	30	Y= -0.091+0.120x	0.017	29	0.482	0.493
	envés	7.905	0.278	30	Y= -0.237+0.106x	0.035	29	1.014	0.323
Cacaluta	haz	5.770	0.167	17	Y=-1.496+0.335x	0.051	29	1.499	0.231
	envés	7.391	0.278	17	Y= -2.086+0.343x	0.147	29	4.831	0.036
El Mojón	haz	5.261	0.167	29	Y= 0.490- 0.023x	0.022	29	0.644	0.429
	envés	7.095	0.278	29	Y= 0.591-0.031x	0.084	29	2.558	0.121
Zimatán	haz	5.115	0.167	32	Y= -0.047+0.052x	0.062	29	1.855	0.184
	envés	6.911	0.278	32	Y= 0.101+0.017x	0.016	29	0.47	0.499

2010-1									
Población		Densidad de tricomas	e.e	n	Modelo de regresión	r ²	g.l	F	P
Isla Cocinas	haz	1.180	0.121	30	Y= 0.010-0.001x	0.001	29	0.028	0.869
	envés	1.558	0.140	30	Y= 0.023-0.009x	0.034	29	0.989	0.328
Chachalaca	haz	1.032	0.121	30	Y= 0.077+0.022x	0.002	29	0.061	0.807
	envés	1.240	0.140	30	Y= 0.167-0.050x	0.025	29	0.727	0.401
Tejón	haz	1.277	0.121	17	Y= 0.056-0.008x	0.025	29	0.714	0.405
	envés	1.667	0.140	17	Y= 0.056-0.006x	0.033	29	0.957	0.336
Las Rosadas	haz	1.322	0.093	30	Y= 0.124-0.026x	0.012	29	0.592	0.445
	envés	1.968	0.109	30	Y= 0.097-0.004x	0.0002	29	0.009	0.922

2010-2									
Población		Densidad de tricomas	e.e	n	Modelo de regresión	r ²	g.l	F	P
Isla Cocinas	haz	1.583	0.268	30	Y= 0.219-0.087x	0.07	29	2.126	0.156
	envés	1.845	0.335	30	Y= 0.234-0.089x	0.09	29	2.764	0.108
Chachalaca	haz	1.415	0.268	30	Y= 0.066+0.083x	0.023	29	0.657	0.424
	envés	1.865	0.335	30	Y= 0.209-0.011x	0.0004	29	0.014	0.908
El Mojón	haz	3.757	0.268	30	Y= 0.270+0.084x	0.311	29	12.669	0.0014
	envés	4.868	0.335	30	Y= 0.289+0.063x	0.311	29	12.623	0.0014
Zimatán	haz	3.038	0.268	30	Y= 0.308+0.001x	0	29	0.001	0.976
	envés	3.954	0.335	30	Y= 0.299+0.003x	0.0006	29	0.018	0.893
Las Rosadas	haz	1.946	0.268	30	Y= 0.140-0.017x	0.007	29	0.188	0.668
	envés	2.306	0.335	30	Y= 0.232-0.053x	0.055	29	1.645	0.21
La Entrega	haz	4.414	0.268	30	Y=0.747-0.090x	0.083	29	2.531	0.123
	envés	5.793	0.335	30	Y= 0.529-0.031x	0.014	29	0.388	0.538

Cuadro 9. (Continúa).

Cuadro 10. Promedio del porcentaje total de hojas dañadas y por cada uno de los cuatro tipos de herbívoros (masticadores, minadores, ambos daños) por población y muestreo 2009.

POBLACIÓN	AÑO	TAMAÑO DE MUESTRA (n)	% TOTAL DE HOJAS DAÑADAS	% MASTICADORES	% MINADORES	%AMBOS DAÑOS	% SIN DAÑO
Isla Cocinas	2009	600	94	10	1	83	6
Chachalaca		600	95	31	23	41	5
Tejón		600	98	5	64	29	3
Cacaluta		220	73	9	61	3	27
El Mohón		575	95	5	40	50	5
Zimatán		635	77	0	70	7	23
Isla Cocinas	20101	600	8	1	7	0	92
Chachalaca		600	22	0	20	2	78
Tejón		440	24	0	23	1	76
Las Rosadas		600	34	1	33	2	65
Isla Cocinas	20102	600	9	0	8	0	91
Chachalaca		600	31	7	21	3	69
El Mohón		575	93	1	75	17	7
Zimatán		600	63	0	58	5	37
Las Rosadas		600	27	4	19	2	74
La Entrega		600	89	0	88	1	11

8. DISCUSIÓN

8.1. Niveles de daño

De manera general, los niveles de herbivoría observados en este estudio durante los tres muestreos fueron muy bajos (0.003 ± 0.05 a 4.56 ± 1.16 % de área foliar dañada por planta), en contraste con los estudios realizados por Filip *et al.* (1995) en 16 especies de árboles durante tres años consecutivos en la selva baja de Chamela Jalisco. En el presente estudio se encontró una variación en los niveles de daño entre los muestreos a nivel poblacional. Es importante destacar que debido a la marcada estacionalidad que presentan las selvas bajas caducifolias, estos sitios imponen a la mayoría de las especies un ritmo de producción de follaje igualmente estacional, implicando que el recurso necesario para los herbívoros consumidores de follaje sólo se encuentre disponible durante un periodo restringido del año (Opler *et al.* 1976, Reich y Borchert 1984).

Los bajos niveles de daño pueden deberse a que la herbivoría depende de los efectos de la interacción de una gama de factores (Crawley 1983, McNaughton 1983, Maron y Crone 2006), como pueden ser la conducta del herbívoro (Arnold 1987), la variación temporal y espacial en las condiciones ambientales (Bastrenta 1991, Chapin 1991), la competencia interespecífica en plantas (Bergelson 1990, Barradas 1991, Silvertown *et al.* 1994), la salud fisiológica del individuo atacado (Lowman y Heatwole 1992), el alcance de la compensación que presenten las plantas frente a la herbivoría (Doak 1991), que podría variar entre años (Bastrenta 1991, Chapin 1991) sin olvidar los rasgos defensivos de la especie (Espinosa-García 2001). Además, la frecuencia e intensidad del daño (McNaughton 1992, Juenger y Bergelson 2000, García y Ehrlen 2002), los tipos y abundancia de herbívoros (Coley 1983) y la densidad, tamaño, estructura y fenología de los individuos (Crawley 1983) pueden afectar los niveles de daño en las plantas.

Por otra parte, los niveles bajos de herbivoría detectados en este estudio podrían deberse a los mecanismos de defensa de la especie hospedera, ya sean físicos, químicos o ambos (Ehrlich y Raven 1964, Berenbaum *et al.* 1986, Gutiérrez 2009) e incluso a la fenología que presenta la especie (Filip *et al.* 1995) evadiendo la temporada de actividad de los herbívoros (Aide 1988).

En estudios fitoquímicos de *A. adstringens* se ha reportado la presencia de metabolitos secundarios, como los terpenoides, los fenoles, los taninos, los compuestos alquilfenólicos, así como el ácido 3-aldehído alquilfenólico (Mata *et al.* 1991), pero no se ha estudiado su posible función en la defensa contra herbívoros. Sin embargo, se ha documentado que los metabolitos secundarios, entre los que se encuentran los terpenoides y los compuestos fenólicos, afectan a los consumidores de plantas (Anaya-Lang 2001). Los terpenoides pueden actuar como venenos del sistema nervioso de los insectos, por lo que se consideran componentes químicos con actividad biológica potencial durante la respuesta de defensa de las plantas que las producen (Jiménez-Sepúlveda *et al.* 2003). Algunos terpenos pueden imitar a las hormonas de los insectos, alterando su desarrollo de larva a adulto (Barbosa 1988). Existen varios estudios que demuestran que los terpenos en combinación con otros compuestos como las oxilipinas y los índoles, forman mezclas de volátiles que funcionan como señales químicas para atraer a los enemigos naturales de insectos herbívoros y que es la saliva de estos insectos herbívoros la que induce la síntesis de tales compuestos volátiles (Pare *et al.* 1998, Paiva 2000, Shen *et al.* 2000). Los taninos, por su parte, son un grupo de compuestos fenólicos que reducen la digestibilidad de los tejidos de las plantas y al ser consumidos en exceso generan una reducción en el crecimiento, pérdida de peso, además de otros síntomas por mala nutrición (Dicke *et al.* 1990). Otros compuestos fenólicos generan una modificación en la pared celular dando fuerza estructural a la planta y proporcionándole una barrera contra el ataque por herbívoros y patógenos (Karban y Baldwin 1997).

Varios estudios han mostrado como la variación tanto cuantitativa como cualitativa de los metabolitos secundarios afecta a los consumidores de estas plantas (Denno y McClure 1983, Krischik y Denno 1983, Barbosa 1988, Langenheim 1994). Estos compuestos pueden afectar de manera individual o por sus combinaciones en la mezcla (Espinosa-García y Langenheim 1991, Krischik *et al.* 1991) y la diversidad química en las plantas puede influir en la diversidad de consumidores (Schultz 1983, Kubo y Hanke 1985).

Las selvas bajas caducifolias se caracterizan por presentar un régimen estacional marcado en la precipitación (Fonseca *et al.* 2000, Gómez-González 2004). Debido a esto, la mayoría de las especies de plantas que las habitan se enfrentan a cambios drásticos en la disponibilidad de recursos como son el agua, nutrimentos y luz, y presentan diferentes

respuestas, tanto morfológicas como fisiológicas, que les permiten maximizar su desempeño y adecuación en la época seca del año (Fonseca *et al.* 2000, Gómez-González 2004). En consecuencia, en estos ecosistemas la sincronización entre los folívoros y la fenología foliar es importante en la dinámica de la interacción planta-herbívoro (Filip *et al.* 1995). Aun dentro de la época de lluvias puede existir variación en el daño foliar debido a fluctuaciones en la cantidad de insectos defoliadores, que generalmente son más abundantes durante la primera mitad de la época de lluvias (Janzen 1981), pero conforme pasa el tiempo, su abundancia disminuye al igual que la calidad nutrimental del follaje y por lo tanto también lo apetecibles que son para los insectos (Janzen y Waterman 1984). Coley y Aide (1991) discuten que la mayoría del daño generado por herbívoros ocurre cuando las hojas son jóvenes, ya que las defensas físicas y químicas no se encuentran bien desarrolladas (ver también Coley 1983, Aide 1992). Por esta razón, el nivel de herbivoría disminuye paulatinamente hacia el final de la estación de lluvias (Filip *et al.* 1995, Dirzo y Domínguez 1995).

La razón principal por la cual los niveles de herbivoría fueron muy bajos en el muestreo de 2010-1 fue la extemporaneidad del evento de lluvias (marzo 2010), este evento favoreció la producción de follaje en *A. Adstringens* antes de la época de lluvias reglamentaria para la selva baja, ocasionando un desacoplamiento con el ciclo de vida de los herbívoros, que pudo haber sido menor a la típica de la época de lluvias, ocasionando que el área foliar dañada fuera muy poca debido al escaso número de herbívoros presentes durante este muestreo. Boinski y Fowler (1989) registraron que la abundancia de herbívoros es más baja durante la época seca y en selvas bajas se han registrado algunas especies de plantas que anticipan la época de lluvias y producen hojas durante la época seca (Frankie *et al.* 1974, Shukla y Ramakrishnan 1982), lo que permite evadir en parte la temporada de actividad de los herbívoros (Aide 1988).

8.2. Variación intra e interpoblacional en los niveles de herbivoría

En este estudio se encontraron diferencias significativas en los niveles de herbivoría entre las poblaciones y dentro de las poblaciones de *A. adstringens* durante los tres muestreos. En los muestreos 2009 y 2010-1 las diferencias intrapoblacionales fueron mayores que las interpoblacionales, mientras que en el 2010-2 se observó una mayor variación entre poblaciones (ver Tabla 1). Es decir, existen diferencias significativas tanto en el área foliar dañada de los individuos que conforman cada población, como del área foliar dañada entre las

ocho poblaciones, estas diferencias se deben a una combinación de factores bióticos y abióticos (Crawley 1983, McNaughton 1983, Maron y Crone 2006) entre los que destacan el microclima (Landsberg y Gillieson 1995, Coley y Barone 1996), así como los factores genéticos (Marquis 1990, Fritz 1990, Bowers *et al.* 1992) y fenotípicos de la planta (Dirzo y Harper 1982, Núñez-Farfán y Dirzo 1994), sin embargo, como se muestra en los resultados (ver Tabla 1) el porcentaje de varianza explicada es mayor a nivel individual en dos de los tres años de muestreo (2009, 2010-1) sugiriendo que para *A. Adstringens* los factores tanto genéticos como fenotípicos de la planta son el factor clave para explicar la varianza encontrada en los nivel de herbivoría de la especie, considero que el resultado obtenido en el muestreo 2010-2 en el cual el porcentaje de varianza es explicado en su mayoría a nivel poblacional, está determinado por la época de lluvias extemporánea del mes de Marzo (2010) alterando la fenología de los individuos basada en los niveles de precipitación durante ese año y por lo tanto modificando el patrón obtenido en los muestreos anteriores.

8.2.1. Variación intrapoblacional. Durante la elección de individuos dentro de cada población, se buscó muestrear individuos adultos de alturas similares, ubicados en una exposición de ladera y pendiente similar (ANEXO 2) y no tan alejados entre sí, con la finalidad de mantener un control de estas variables. A pesar de ello, encontramos diferencias intrapoblacionales y al realizar los análisis de regresión encontramos relaciones positivas entre el área foliar dañada y el número de hojas dañadas con la altura de los árboles. En este estudio, se consideró una población insular (Isla Cocinas) la cual presentó diferencias con respecto a las poblaciones continentales. Por ejemplo, el promedio de la altura de los árboles fue más alto (6.7 m) que en las otras poblaciones que presentan un promedio de altura de entre 3.7 y 5.7 m (ANEXO 2). En este sitio el porcentaje de hojas dañadas fue alto a pesar de que el área foliar dañada fue bajo. Además, de que estudios previos en Isla Cocinas indican un menor número de herbívoros (Velázquez-Escamilla 2009) y una mayor producción de frutos (obs. pers.), lo que posiblemente favorezca que *A. adstringens* sea la especie dominante dentro de la isla (Velázquez-Escamilla 2009).

La variación en los niveles de herbivoría encontrados dentro de cada población pudo deberse a que dentro del bosque existen diversas condiciones microclimáticas dadas por la topografía y la estructura de la vegetación (Landsberg y Gillieson 1995, Coley y Barone 1996).

Además, las relaciones de competencia, depredación, la disponibilidad de recursos y la capacidad de desplazamiento, pueden afectar en mayor o menor grado la diversidad de herbívoros dentro de los diferentes estratos del bosque (Basset *et al.* 1992). En el presente estudio se encontró una relación positiva entre la herbivoría y la altura de los árboles. Feeny (1976) en un estudio sobre apariencia y defensa de las plantas en hierbas y arbustos, señala que los individuos grandes pueden ser más atacados que los individuos de alturas inferiores debido a que los individuos grandes ofrecen una mayor cantidad de recurso visible para los herbívoros. El concepto de apariencia de las plantas se relaciona con el riesgo de ataque a la planta por un herbívoro particular (Feeny 1976); sin embargo, la apariencia no es útil, para un modelo general, pues lo que es aparente para un consumidor puede ser completamente inconspicuo para otro (Fox 1981). Por otra parte, Medinaceli *et al.* (2004) en un estudio con *Pilea* sp., encontraron que los niveles de herbivoría variaron entre plantas grandes y pequeñas, sin que influyera el grado de exposición ni la distancia entre individuos. Aunque el estudio con *A. adstringens* muestra un efecto positivo entre el área foliar dañada y la proporción de hojas dañadas con el promedio de la altura de los árboles, dicho patrón puede deberse también al efecto de otras variables como la densidad y tipo de herbívoros, así como a sus estrategias de forrajeo o a las características propias del dosel y del sotobosque. Las características bióticas y abióticas del dosel son diferentes a las del sotobosque, y aun dentro de las copas de los árboles existen variaciones en la incidencia de luz, en la temperatura del aire, en la velocidad del viento y en la humedad relativa (Blanc 1990, Parker 1995, Shelly 1985, Roubik 1993), lo que también pudieran afectar la distribución de herbívoros y explicar la variación encontrada dentro de cada población. La asignación de recursos a la defensa puede variar con la ontogenia (Boege y Marquis 2005). La producción de rasgos defensivos se presenta sólo durante las etapas de mayor riesgo de ataque de herbívoros o baja tolerancia (Stowe *et al.* 2000, Stamp 2003b), el daño causado por herbivoría disminuye a medida que las plantas se desarrollan (Haukioja y Koricheva 2000, Warner y Cushman 2002) sugiriendo que es durante las etapas más jóvenes donde las plantas podrían estar más defendidas (Turner 1995, Coley y Kursar 1996, Stowe *et al.* 2000). Contraría a esta propuesta varios autores (Fowler 1984, Bowers y Stamp 1993, Bryant y Julkunen-Tiitto 1995, Fritz *et al.* 2001, Del Val y Dirzo 2003) señalan que es en los estadios tempranos donde los individuos utilizan sus recursos en la

producción de la biomasa , dejando muy pocos recursos a la defensa (Zhang y Jiang 2002, Weiner 2004) posteriormente, cuando la planta aumenta su crecimiento surge una transición en la asignación de recursos promoviendo una relación positiva entre la defensa y la edad o tamaño de la planta u árbol (Fowler 1984, Bowers y Stamp 1993, Bryant y Julkunen-Tiitto 1995). Tomando en consideración estas posturas Boege y Marquis (2005) sugieren que las preferencias de los herbívoros por un estado ontogénico particular de la planta, dependen de las especies de herbívoros que atacan a la planta, del riesgo de estos de ser depredados, de sus adaptaciones específicas a la defensa de las plantas así como de sus estrategias de forrajeo.

La variación intrapoblacional en la herbivoría está dada por factores genéticos (Marquis 1990, Fritz 1990, Bowers *et al.* 1992) y fenotípicos de la planta (Dirzo y Harper 1982, Núñez-Farfán y Dirzo 1994). Para enfrentar a herbívoros y patógenos, las plantas pueden emplear dos estrategias de defensa (Strauss y Agrawal 1999): evitar o reducir el daño generado por herbivoría (resistencia; Schoonhoven, 2005) y amortiguar el impacto negativo del daño en su adecuación, una vez que ha ocurrido el daño (*i.e.*, tolerancia; Rausher 1992, Stowe *et al.* 2000). Ambas estrategias reducen el costo asociado al hervivorismo, pero sólo la resistencia promueve una respuesta co-evolutiva ya que tiene un efecto negativo en la adecuación de los depredadores (Betancourt 2009). La interacción planta-herbívoro puede llevar a una co-evolución antagonista generando una variación en las estrategias de defensa y por lo tanto una variación en los niveles de daño observados dentro de la población (Ehrlich y Raven 1964, Seger 1992, Thompson 1994, Nuismer *et al.* 1999). La variación genética de la resistencia a la herbivoría está presente en prácticamente todas las poblaciones naturales (Maddox y Root 1987, Simms y Rausher 1987, Fritz y Prince 1988) y la tolerancia puede variar genéticamente dentro de las poblaciones de plantas (Agrawal *et al.* 1999, Tiffin y Rausher 1999, Feroni y Nuñez-Farfan 2000, Hochwender *et al.* 2000). Por ejemplo, Rodney (1997) demostró que las poblaciones naturales de *Arabidopsis thaliana* difieren genéticamente en tolerancia y resistencia. Igualmente Pilson (2000) demostró la presencia de variación genética en la tolerancia y la resistencia de *Brassica rapa* a dos de sus insectos herbívoros. A pesar de la importancia de *A. Adstringens* como medicina tradicional (Martínez 1989), el conocimiento sobre su biología es escasa. La información obtenida de esta especie se centra principalmente

en su estudio fitoquímico (González y Delgado 1962, Navarrete 1982, Soriano *et al.* 1987, Mata *et al.* 1991, Ortega *et al.* 1999) y en la actualidad no contamos con estudios sobre los niveles de tolerancia y resistencia contra los herbívoros que atacan a la especie. Por lo tanto, considero de gran importancia continuar con estudios que nos permitan tener mayor información sobre las estrategias de defensa que presenta *A. adstringens* para entender cuál es el papel ecológico que está ejerciendo la interacción planta-herbívoro en esta especie y poder entender la variación intrapoblacional.

8.2.2 Variación interpoblacional. Las poblaciones muestreadas se encuentran a altitudes similares y al obtener los datos climáticos para cada población, encontramos que tanto los niveles de precipitación anual como de temperatura media anual son similares entre sitios (Cuadro 2). Sin embargo, y a pesar de una aparente homogeneidad en las características abióticas de los sitios, los resultados obtenidos muestran una correlación negativa entre los niveles de daño y hojas atacadas con la temperatura media anual. Como se mencionó anteriormente, la herbivoría depende de diversos factores bióticos y abióticos (Crawley 1983, McNaughton 1983, Maron y Crone 2006) que pueden variar entre años y entre poblaciones (Bastrenta 1991, Chapin 1991). Particularmente, las variables climáticas, pueden afectar los patrones de fenología, la disponibilidad de hojas (Bullock y Solís Magallanes 1990) o la abundancia de folívoros (Filip *et al.* 1995), lo que puede traducirse en una variación considerable en el daño de las hojas entre años. A nivel geográfico las condiciones abióticas, particularmente la temperatura y la precipitación, se han considerado como determinantes de la distribución de microorganismos patógenos en las plantas (Dinoor *et al.* 1990), y también podrían estar afectando la distribución de los insectos herbívoros. La temperatura es identificada como el factor abiótico que afecta de manera directa a los insectos herbívoros (Bale *et al.* 2002). Los efectos de la temperatura dependen de la especie de herbívoro, particularmente de su historia de vida y de su capacidad de adaptación, pero la temperatura también puede afectar el desarrollo, supervivencia, distribución y abundancia de las plantas hospederas (Bale *et al.* 2002). Por ejemplo, Aizen y Patterson (1995) mostraron que las tasas de herbivoría disminuyen conforme incrementa el gradiente de temperatura, debido a un desfase de la fenología foliar y la presencia de insectos herbívoros. Otros estudios han demostrado que la temperatura puede influir en las tasas de herbivoría por insectos a través de

su influencia en la calidad de las hojas y preferencia de los herbívoros (Stamp y Bowers 1994, Dury *et al.* 1998, Kuokkanen *et al.* 2001) y en la liberación de compuestos orgánicos volátiles de las hojas como defensa contra herbívoros (Peñuelas y Lluís 2003). Por otra parte, Niesenbaum y Kluger (2006), en un estudio sobre los efectos de la luz y la temperatura en la herbivoría en *Lindera benzoin* concluyeron que las diferencias en la temperatura de los microhábitat donde se alimentan los herbívoros, pueden influir en los aspectos de consumo de área foliar. Se ha reportado que diferencias climáticas y fisiológicas en las plantas sometidas a condiciones de sol y sombra pueden influir en la composición química de las hojas, de modo que plantas que se encuentran en lugares con una mayor intensidad lumínica presentan una mayor cantidad de metabolitos secundarios que las plantas que se encuentran en sitios con sombra, ya que una elevada cantidad de luz estimula la producción de metabolitos secundarios (Gref *et al.* 1987). Por otra parte Panzuto *et al.* (2001), en un estudio sobre los compuestos solubles de hojas de maple y su preferencia por las larvas de *Malacosoma disstria*, determinaron que éstas prefieren alimentarse del follaje que ha sido expuesto a radiación solar en contra del follaje que ha permanecido en condiciones de sombra, debido a la presencia de niveles elevados de compuestos solubles de azúcar en las hojas expuestas al sol.

En 2010 se presentó un periodo de lluvias extemporáneas que tuvo un efecto significativo en la variación intrapoblacional de los niveles de herbivoría de *A. adstringens*. Sin embargo, y de acuerdo a los resultados de los dos muestreos restantes, la precipitación influyó en la variación entre poblaciones. Considero que es necesario llevar a cabo estudios a largo plazo que permitan determinar cómo es que diversos factores ambientales afectan la variación interpoblacional de la herbivoría en la especie estudiada.

8.3 Variación en la densidad de tricomas.

Las especies de plantas muestran variación fenotípica en función de las condiciones ambientales en las que se encuentran (Suktan 1995, Gianoli 2004) y presentan una considerable diversidad en la morfología, tamaño y localización de los tricomas, tanto intra como interpoblacionalmente (Werker 2000). En este sentido, los análisis estadísticos reflejaron que existen diferencias significativas en la densidad de tricomas tanto del haz como del envés dentro y entre poblaciones de *A. adstringens* en los tres muestreos. Otros estudios también han detectado variación tanto intra como interpoblacional en la densidad de tricomas de otras

especies de plantas (Hardin 1979, Valverde *et al.* 2001, Handley *et al.* 2005, Steets *et al.* 2010). *A. adstringens* presenta hojas hispidas con tricomas glandulares y hojas lisas carentes de tricomas. Esta variación puede deberse a un polimorfismo genético en la producción de tricomas (Kärkkäinen y Ågren 2002) o a una respuesta selectiva al ataque por herbívoros, ya que la densidad de tricomas ha sido considerada como un mecanismo de defensa contra enemigos naturales (Valverde *et al.* 2001, Molina-Montenegro *et al.* 2006, Loe *et al.* 2007). En todas las poblaciones la densidad de tricomas fue mayor en la parte del envés, posiblemente debido a que la presencia de los tricomas protege a los estomas del movimiento del aire evitando una pérdida excesiva de agua (Roth 1984, Kramer y Boyer 1995, Fitter y Hay 2002).

La variación en la densidad de tricomas también puede deberse a factores bióticos como la forma, el tamaño, la posición, la textura y la ubicación de las hojas en la planta (Fitter y Hay 2002, Arnold *et al.* 2003, Schoonhoven *et al.* 2005, Molina-Montenegro 2006), y a factores abióticos como la altitud (Loe *et al.* 2007), la latitud (Steets *et al.* 2010), la temperatura, la precipitación y la luz (Dix y Webster 1995, Kramer y Boyer 1995, Steets *et al.* 2010). Hardin (1979) analizó los patrones de variación en tricomas foliares de doce especies de robles, y encontró variación en el tipo de tricomas, así como una reducción en la densidad de éstos por pérdida durante la maduración de las hojas, así como diferencias entre la superficie del haz y del envés. La radiación solar también puede estar influyendo en la densidad de tricomas (Pérez-Estrada *et al.* 2000), ya que Molina-Montenegro *et al.* (2006) encontraron que la densidad de tricomas fue mayor en sitios caracterizados por los niveles de radiación elevados. Cabe mencionar que *A. adstringens* es una especie que crece en zonas perturbadas de bosque tropical caducifolio y subcaducifolio (Martínez 1989), particularmente en sitios abiertos, razón por la cual el nivel de radiación solar en cada sitio, podría estar jugando un papel muy importante en la densidad de tricomas. Sin embargo, no se encontró un efecto significativo entre la cobertura del dosel y la densidad de tricomas. Tampoco se encontraron efectos significativos de la densidad relativa de individuos de *A. adstringens* y la pendiente del sitio sobre esta variable (Cuadro 7). Es necesario mencionar que los datos del porcentaje de apertura del sitio e intensidad lumínica fueron similares entre los sitios muestreados. Por otra parte, la variación en la densidad de tricomas observada en este estudio también pudo deberse

al tamaño de la hoja ya que Ribeiro *et al.* (1994) postulan que la densidad de tricomas puede ser más elevada en hojas pequeñas, lo que podría conferir protección contra herbívoros.

Sin embargo, los resultados obtenidos en este estudio reflejan que la temperatura ambiental puede estar jugando un papel muy importante en la variación en la densidad de tricomas ya que se encontró una correlación positiva entre la densidad de tricomas foliares y la temperatura media anual en dos de los tres muestreos (*cf.* Cuadro 11). De manera similar, Pérez-Estrada *et al.* (2000), en un estudio sobre la variación en tricomas foliares en *Wigandia urens*, encontraron que la densidad de tricomas fue mayor en la época seca del año en comparación con la época de lluvias, y observaron una correlación positiva entre la densidad de tricomas y la temperatura media mensual y entre la densidad de tricomas y la radiación solar. Nuestros resultados sugieren que la densidad de tricomas foliares puede estar jugando un papel en el mantenimiento de las funciones de la hoja como lo son la reflexión de la radiación solar y disipación del calor absorbido, así como la reducción de la temperatura de la hoja y las tasas de transpiración (Johnson 1975, Ehleringer y Mooney 1978, Ehleringer 1982, Ehleringer y Cook 1990, Woodman y Fernandes 1991, Van Rensburg *et al.* 1993, Grammatikopoulos y Manetas 1994, Pérez-Estrada *et al.* 2000).

8.4 Relación entre la densidad de tricomas y el área foliar dañada.

Considerando que no encontramos un efecto negativo entre la densidad de tricomas y los niveles de herbivoría, los resultados obtenidos en este estudio no apoyan la hipótesis originalmente propuesta de que la densidad de tricomas foliares juega un papel defensivo contra el ataque por insectos herbívoros: Esta hipótesis se basó en la observación de que las hojas de *A. adstringens* se caracterizan por su pubescencia, y por ello se esperaba obtener una correlación negativa entre la densidad de tricomas y los niveles de daño foliar en las ocho poblaciones de *A. adstringens*. Los resultados indican que existe una relación positiva entre la densidad de tricomas y los niveles de daño en el segundo muestreo llevado a cabo en 2010. Si consideramos que los niveles de herbivoría fueron bajos, es probable que las plantas se encuentren defendidas por otros mecanismos como pueden ser los metabolitos secundarios (Espinosa-García 2001) o por depredación y parasitismo de los herbívoros (Styrsky *et al.* 2006, Romero *et al.* 2008). *A. adstringens* posee tricomas glandulares, estos tricomas poseen glándulas relacionadas con la producción de metabolitos secundarios (terpenos y alcaloides)

que pueden ser venenosos, actuar como repelentes o trampas de insectos y otros organismos (Duffey 1986).

Además, existen estudios que sustentan que las hojas híspidas de algunas especies presentan mayor contenido de agua, nitrógeno y fósforo que las hojas lisas, razón por la cual presentan una mayor calidad nutricional (Cano-Santana y Oyama 1992). Esta puede ser la causa de que a pesar de la presencia de tricomas glandulares en las hojas de *A. adstringens*, los herbívoros hayan preferido alimentarse de hojas pubescentes, es decir que estas hojas podrían presentar un contenido nutricional alto en comparación con las hojas lisas.

Existen varios estudios que consideran la densidad de tricomas como un mecanismo de defensa en plantas, ya sea previniendo o disminuyendo el daño por herbívoros (Marquis 1992, Martínez-Becerril 1999, Molles y Westoby 2000, Valverde *et al.* 2001, Agrawal *et al.* 2002, Gassmann y Hare 2005, Handley *et al.* 2005, Sánchez-Peña *et al.* 2006, Loe *et al.* 2007), sin embargo, la pubescencia no siempre representa un mecanismo defensivo de las plantas como lo reportaron Cano-Santana y Oyama (1992) en su estudio sobre la calidad del alimento, eficiencias de alimentación y crecimiento de *Lophoceramica pyrtha*. En dicho estudio, los tricomas urticantes de las hojas de *Wigandia urens* no afectaron negativamente la biología alimenticia de las larvas. Otro ejemplo, es el estudio realizado por Medina-Romero (2009) en el que se analizó la relación entre los tricomas foliares, la incidencia de hongos patógenos y herbivoría por insectos en tres especies del género *Croton* en la reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, y que encontró que los tricomas foliares no parecen jugar un papel defensivo contra enemigos naturales. Por lo tanto, la presencia de tricomas en *A. adstringens* podría ser explicada como respuesta a otras funciones dentro de la hoja como se discute anteriormente.

8.5 Folívoros y tipos de daño.

El principal tipo de daño encontrado en el follaje de *A. adstringens* fue generado por insectos minadores. Las observaciones de campo permitieron identificar que asociados a este tipo de daño se encontraron varios tipos de larvas generando dos patrones distintos de daño dentro de las hojas. Los minadores pertenecen a un grupo de herbívoros de hábitos endofitófagos, las larvas de estos insectos viven y se alimentan dentro de los tejidos de la planta (Sinclair y Hughes 2009) comprenden insectos de cuatro ordenes: Díptera, Lepidóptera, Coleóptera e

Himenóptera (Hering 1951, Hespenheide 1991), construyen distintos tipos de minas, dependiendo del orden del insecto (lineal, serpenteante, en forma de mancha... etc) (Queiroz 2002, Sugiura y Yamazaki 2003, Almeida-Cortez y Melo-de-Pinna 2006, Yamazaki y Sugiura 2008). Debido a sus hábitos alimenticios, los minadores pueden evadir la defensa de las plantas generada por la presencia de tricomas o espinas en las hojas (Fagoonee y Toory 1983, Mazanec 1983). Considerando que en este estudio no se encontró un efecto defensivo de los tricomas contra el daño generado por herbívoros y que el principal tipo de daño encontrado en *A. Adstringens* es generado por un grupo de insectos que evaden este tipo de defensa, además de los bajos nivel de herbivoría reportados, puedo sugerir que la presencia de tricomas en las hojas puede estar relacionada tanto con funciones fisiológicas dentro de la hoja como con la defensa contra otro tipo de herbívoros de mayor tamaño como los vertebrados.

Para responder a estas pregunta, se requieren estudios detallados sobre las especies de herbívoros asociados a *A. adstringens*, dado que este trabajo se limitó a indicar la presencia de algunos de los folívoros encontrados durante los muestreos, pero no fue posible identificarlos ni cuantificarlos debido a que la gran mayoría se encontraron en estadio larvario y el tiempo de búsqueda de ejemplares fue limitado, tampoco se considero la presencia de otro tipo de herbívoros (vertebrados) ni la presencia de posibles relaciones tritróficas con parasitoides o depredadores de los herbívoros. Es importante considerar el papel que están jugando los minadores dentro de la especie ya que podrían estar influyendo en los bajos niveles de herbivoría . Yamazaki (2010) propone que las hojas que presentan daño por minadores no son consumidas por otros folívoros, ya que las minas generadas por estos sirven como señales evitando que otros herbívoros se alimenten de las hojas minadas. Las hojas minadas pueden generar efectos visuales en otros herbívoros , haciendo pasar estas minas como excrementos animales, infecciones por hongos y tejidos necróticos de las plantas (Lev-Yadun 2003, 2009, Soltau *et al.* 2009).

Al analizar las muestras de follaje, se encontró un gran porcentaje de arácnidos en las ocho poblaciones. Las plantas han desarrollado una gran diversidad de mecanismos defensivos contra herbívoros (Coley y Barone 1996, Stamp 2003a) y en algunos sistemas, el ataque por herbívoros está regulado por un tercer nivel trófico, por ejemplo, un depredador o parasitoide que actúa como protector de la planta (Price *et al.* 1980). Existen varios estudios que apoyan la

idea de que los tricomas glandulares pueden promover un mutualismo entre artrópodos y plantas (Anderson y Midgley 2002, 2003, Romero y Vasconcellos-Neto 2004, Anderson 2005). Varios artrópodos viven específicamente asociados con plantas que poseen tricomas glandulares, ya que en estas estructuras quedan adheridas sus presas (Romero y Vasconcellos-Neto 2004, Anderson 2006, Sugiura y Yamazaki 2006, Vasconcellos-Neto *et al.* 2007, Romero *et al.* 2008). En este sentido, y en particular para el presente estudio, la abundancia de arañas sumada a los bajos niveles de herbivoría y los tricomas glandulares de *A. adstringens* sugiere que los arácnidos podrían estar desempeñando un papel de depredadores de herbívoros en esta especie arbórea.

8.6. Perspectivas

Este estudio abre las puertas para continuar la investigación de cuales son las presiones de selección que están originando respuestas defensivas en *A. adstringens* y cómo es que la heterogeneidad ambiental afecta el resultado de las interacciones de esta especie y sus herbívoros. Considero que deben realizarse estudios a nivel evolutivo y genético para conocer los factores que determinan las diferencias en la densidad de tricomas y su papel, ya que aparentemente no juegan un papel defensivo contra insectos , aunque queda abierta la posibilidad de que cumplan con un papel de protección, como el mantenimiento del balance de agua y contra la radiación solar excesiva o que su presencia sirva como defensa contra otro tipo de herbívoros (vertebrados). Para poder responder a esta pregunta se deben hacer análisis enfocados en factores ambientales como son la precipitación, temperatura, radiación solar y altitud y cuales son sus consecuencias fisiológicas en la especie. En cuanto a los folívoros y tipos de daño, aún falta determinar cuáles son las especies de insectos que atacan a *A. adstringens*, si son generalistas o especialistas, si presentan depredadores naturales y si existe alguna relación coevolutiva entre éstos y *A. adstringens*.

8.7. Conclusiones

Con base en los resultados obtenidos, se formulan las siguientes conclusiones:

1. El porcentaje de área foliar dañada por planta varió de 0.003 ± 0.15 a $4.56 \pm 1.16\%$.
2. El porcentaje de hojas atacadas por planta varió del 8 al 98%.
3. Se detectó variación significativa tanto intra como interpoblacional en los niveles de herbivoría y en la densidad de tricomas del haz y del envés en las ocho poblaciones de *A. adstringens*.
4. La densidad de tricomas es mayor en el área del envés en las ocho poblaciones ($1.2-7.9$ en 0.25 mm^2).
5. Se observó una correlación positiva entre el área foliar dañada y la densidad de tricomas en uno de los años de muestreo por lo que los tricomas foliares de *A. adstringens* posiblemente no juegan un papel defensivo contra herbívoros.
6. El tipo de daño dominante fue el generado por el grupo de los insectos minadores.
7. Se obtuvieron efectos positivos entre el área foliar dañada y la altura de los individuos y el promedio de hojas dañadas y la altura de los individuos en 2009 y 2010-2.
8. En 2010-2 se detectaron efectos negativos entre el área foliar dañada y la temperatura media anual y entre el promedio de hojas dañadas y la temperatura media anual.
9. Se observó una efecto positivo entre la densidad de tricomas del haz y la temperatura media anual en dos de los tres años de muestreo (2009, 2010-1).

LITERATURA CITADA

1. Agrawal, A. A. 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294: 321-326.
2. Agrawal, A. A, Laforsch, C, Tollrian, R. 1999. Transgenerational induction of defences in animals and plants. *Nature* 401: 60-63.
3. Agrawal, A. A, Conner, J. K, Johnson, M. T. J y Wallsgrove R. 2002. Ecological genetics of an induced plant defense against herbivores: additive genetic variance and costs of phenotypic plasticity. *Evolution* 56: 2206-2213.
4. Agrawal, A. A, Fishbein, M. 2006. Plant defense síndromes. *Ecology* 87: 132-149.
5. Agrawal, A. A. 2002. Herbivory and maternal effects: mechanist and consequences of transgenerational indeced plant resistance. *Ecological Society of America* 83: 3408-3415.
6. Agrios, G. N. 1997. *Plant Pathology*. Academic Press, San Diego. 635 pp.
7. Aide, T. M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature* 336: 574-575.
8. Aide, T. M. 1992. Dry Season Leaf Production: An Escape from Herbivory. *Biotropica* 24: 532-537.
9. Aide, T. M. 1998. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature* 336: 574-575.
10. Aizen, M. A y Patterson, W. A. 1995. Leaf phenology and herbivory along a temperature gradient: a spatial test of the phonological window hypothesis. *Journal of Vegetation Science* 6: 543-550.
11. Almeida-Cortez, J. S y Melo-de-Pinna, G. F. A. 2006. Morphology and anatomy of a leaf mine in *Vismia gulanensis* (Aubl.) Choisy (Clusiaceae) in a fragment of Brazilian Atlantic forest. *Brazilian Journal of Biology* 66: 759-763.
12. Alonso, C y Herrera C. M. 1996. Variation in herbivory within and among plants of *Daphne laureola* (Thymelaeaceae): correlation with plant size and architecture. *Journal of Ecology* 84: 495-502.
13. Anaya, A. L, Espinosa-García, F. J. y Cruz-Ortega R. 2001. Relaciones químicas entre organismos: aspectos básicos y perspectivas de su aplicación. Instituto de Ecología, UNAM y Plaza y Valdés Editores. México, D.F. 733 pp.
14. Anderson, B. 2005. Adaptations to foliar absorption of faeces: a pathway in plant carnivory. *Annals of Botany* 95: 757-761.
15. Anderson, B. 2006. Interferring evolutionary patterns from the biogeographical distributions of mutualists and exploiters. *Biological Journal of the Linnean Society* 89: 541-549.
16. Anderson, B y Midgley, J. J. 2002. It takes two tango but three is a tangle: mutualists and cheaters on the carnivorous plant *Roridula*. *Oecologia* 132: 369-373.

17. Anderson, B y Midgley, J. J. 2003. Digestive mutualism an alternate pathway in plant carnivory. *Oikos* 102: 221-224.
18. Arnold, G. W. 1987. Influence of the biomass, botanical composition and sward height of annual pastures on foraging behaviour by sheep. *Journal of Applied Ecology* 24: 759-772.
19. Arnold, A. E, Mejía, L. C, Kyllö, D, Rojas, E. I, Maynard, Z, Robbins, N y Herre E. A. 2003. Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* 100: 15649-15654.
20. Ayres, M. P y Maclean, Jr. S. F. 1987. Development of birch leaves and the growth energetics of *Epirrita autumnata* (Geometridae). *Ecology* 68: 558-568.
21. Ayres, M. P, Claussen, T. P. MacLean Jr. S. F, Redman, A. M y Reichardt, P. B. 1987. Diversity of structure and Anti-herbivore activity in condensed tannins. *Ecology* 78: 1696-1712.
22. Bach, C. E. 1980. Effects of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle, *Acalymma vittata* (Fab.). *Ecology* 61:1515-1530.
23. Bale, S. J, Master, G. J, Hodkinson, I. D, Awmack, C, Bezemer, T. M, Brown, V. K, Butterfield, J, Buse, A, Coulson, J. C, Farrar, J, Good, J. E. G, Harrington, R, Hartley, S, Jones, T. H, Lindroth, R. L, Press, M. C, Symrnioudis, I, Watt, A. D y Whittaker, J. B. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperatura on insect herbivores. *Global Change Biology* 8: 1-16.
24. Barbosa, P. 1988. Natural enemies and herbivore-plant interactions: influence of plant allelochemicals and host specificity. En: Barbosa, P y Letorneau, P. K (eds.). *Novel Aspects of Insects- plant Interactions*. John Wiley y Sons. New York , 201-229pp.
25. Barone, J. A y Coley, P.D . 2001. Herbivory and plant defenses, Pp.465-492. En: Guariguata, M. R y Kattan, G. (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Costa Rica, Libro Universitario Regional, 692pp.
26. Barone, J. A, Coley, P. D. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. En: Guariguata, M. R., Kattan, G. H. (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago: Ediciones LUR, 692pp.
27. Barradas, V. L. 1991. Radiation regimen in a tropical dry deciduous forest in Western Mexico. *Theoretical and Applied Climatology* 44: 57-64.
28. Basset, Y, Aberlenc, Delvare, G. 1992. Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. *Ecological Entomology* 17: 310-318.
29. Bastrenta, B. 1991. Effect of sheep grazing on the demography of *Anthyllis vulnerarii* an southern France. *Journal of Ecology* 79: 275-284.
30. Baur R, Blinder S, Benz G. 1991. Nonglandular leaf trichomes as short-term inducible defense of the gray alder. *Alnus incana* (L), against the chrysomelid beetle *Agelastica Alni* L. *Oecología* 87: 219-226.

31. Belsky, A. J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* 127: 870-892.
32. Berenbaum M. R, Zangerl A. R y Nitro J. K. 1986. Constrains on chemicals coevolution wild parsnip and the parsnip webworm. *Evolution* 40: 1215-1228.
33. Bergelson, J. 1990. Spatial patterning in plants: opposing effects of herbivory and competition. *Journal of Ecology* 78: 937-948.
34. Bigger, D. S y Marvier, M. A. 1998. How different would a world without herbivory be? A search for generality in ecology. *Integrative Biology* 1: 60-67.
35. Blanc, P. 1990. Bioclimatologie comprar Ce de la canope et du sous-bois. *Eiologie d'une canopee de for kquatoriale. Rapport de Mission Radeau des Cimes Octobre-Novembre 1989, Petit Saut-Guyane Francaise* (ed. by F. Hall6 and P. Blanc), pp. 42-43. Montpellier I1 et CNRS-Paris V1, Mont pellied Paris.
36. Boege, K. 2005. Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany* 92: 1632-1640.
37. Boege K, Marquis R. J. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 441-448.
38. Boinski, S y Fowler, N. L. 1989. Seasonal patterns in a tropical lowland forest. *Biotropica* 21: 223-233.
39. Bowers M. D, Collinge S. K, Gamble S. E y Schmitt J. 1992. Effects of genotype, habitat and seasonal variation on iridoid glycoside content of *Plantago lanceolata* and the implications for insect herbivores. *Oecologia* 91: 201-207.
40. Bowers, M. D y Stamp, N. E. 1993. Effects of planta, genotype and herbivory on *Plantago* performance and chemistry. *Ecology* 76: 1778-1791.
41. Blanc, P. 1990. Bioclimatologie comprar Ce de la canope et du sous-bois. *Eiologie d'une canopee de for kquatoriale. Rapport de Mission Radeau des Cimes Octobre-Novembre 1989, Petit Saut-Guyane Francaise* (ed. by F. Hall6 and P. Blanc), pp. 42-43. Montpellier I1 et CNRS-Paris V1, Mont pellied Paris.
42. Bradley, K. L, Damschen, E. I, Young, L. M, Kuefler, D, Went, Sarah, Wray, G, Haddad, N. M, Johannes, M, Knops, H y Louda, S. M. 2003. Spatial heterogeneity, not visitation bias, dominates variation in herbivory. *Ecological Society of American* 84: 2214-2221.
43. Bryant, J. P y Julkunen-Tiitto, R. 1995. Ontogenetic development of chemical defense by seedling resin birch: energy cost of defense production. *Journal Chemical Ecology* 21: 883-896.
44. Briesse, D. T. 1996. Potential impact of the stem boring weevil *Lixus cardui* on the growth and reproductive capacity of *Onopordum thistles*. *Biocontrol Science and Technology* 6: 251-261.
45. Brown, J. S, Vargo, E y Nuckols, M. 1997. Causes of vertical stratification in the density of *Camenaria hamadryadella*. *Ecological Entomology* 22: 16-25.
46. Bruelheide, H y Scheidel, U. 1999. Slug herbivory as a limiting factor in the geographical range of *Arnica montana*. *Journal of Ecology* 87: 839-848.

47. Kariñho-Betancourt, E. 2009. Disyuntiva evolutiva entre la resistencia y la tolerancia a los herbívoros en *Datura stramonium*. Tesis de Maestría (Maestría en Ciencias Biológicas). Instituto de Ecología, UNAM. D.F. México.
48. Kerkhoff, A. J, Enquist, B. J, Elser, J. J y Fagan W. F. 2005. Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography* 14: 585–598.
49. Bullock, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biótico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77: 5-17
50. Bullock, S. H y J. A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22–35.
51. Cano-Santana, Z y Oyama K. 1992. Variation in leaf trichomes and nutrients of *Wigandia urens* (*Hydrophyllaceae*) and its implications for herbivory. *Oecologia* 92: 405-409.
52. Cano-Santana, Z y Oyama K. 1992. Tricomas foliares, calidad del alimento y eficiencias de alimentación y crecimiento de *Lophoceramica pyrrha*. *Southwest. Entomology* 17: 333-339.
53. Canto, A, Parra-Tabla, V y García-Franco, J. G. 2004. Variations in leaf production and floral display of *Anthurium schlechtendalii* (Araceae) in response to herbivory and environment. *Functional Ecology* 18: 692-699.
54. Carlquist S. 1958. Leaf Anatomy and ontogeny in *Argyrophium* and *Wilkesia* (Compositae). *American Journal of Botany* 44: 696-705.
55. Chacin, F. L. 2000. Diseño y analisis de experimentos. Universidad Central de Venezuela Vicerrectorado Academico.
56. Chapin, F. S. III. 1991. Integrated responses of plants to stress. *BioScience*. 37: 49-57.
57. Clark D. B y Clark D. A. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
58. Cobb, N. S, Whitham, T. G. 1997. Prevention of deme formation by the pinyon needle scale: problems of specializing in a dynamic system. En: Mopper S, Strauss S (eds.). Springer-Verlag natural insect populations: effects of host plants and life history. Chapman y Hall, New York.
59. Coley, P. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
60. Coley, P. D y Aide, M. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. En: Price, P. W, Lewinsohn, T. M, Fernandes, G. W y Benson, W. W. (eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, New York, 25-49pp.
61. Coley, P. D y Kursar, T. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: Physiological constraints and ecological trade-offs. *Tropical forest plant ecophysiology* 305-336.

62. Coley, P. D. y Barone, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
63. Coley, P. D, Bryant, J. P y Chapin III, F. S. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 895-899.
64. Crawley, M. J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific, Oxford.
65. Cyr, H y Pace, M. L. 1993. Allometric Theory: Extrapolations from Individuals to Communities. *Ecology* 74: 1234-1245.
66. Cunningham, S. A, Summerhayes, B y Westoby, M. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradient. *Ecological Monographs* 69: 569-588.
67. De la Riva, P, Palabral, A, Apaza, M y Altamirano, N. 2005. The role weevils (*Metamasius sp.*) in foliar damage due to phytophagous insects inferred from the foliar damage in *Munnozia hastifolia*. *Ecología en Bolivia* 40: 5-9.
68. Del-Val, E. K y Dirzo, R. 2003. Does ontogeny cause changes in the defensive strategies of the myrmecophyte *Cecropia peltata*? *Plant Ecology* 169: 35-41.
69. Del-Val, E. K y Crawley, M. J. 2005. Are grazing increasers species better tolerators than decreasers? An experimental assessment of defoliation tolerance in eight British grassland species. *Journal of Ecology* 93: 1005.
70. DeMoraes, C. M, Lewis, W. J, Pare, P. W, Alborn, H. T y Tumlinson, J. H. 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature* 393: 570-573.
71. Denno, R. F y McClure, M. S. 1983. Variability: a key to understanding plant-herbivore interactions. En: Denno, R. F y McClure, M. S. (eds.). *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, New York, New York, USA, 1-12pp.
72. Dicker, M, Sabelis, M. W, Takabayashi, J, Bruin, J, Posthumus, M. A. 1990. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: Prospects for application in pest control. *Journal of Chemical Ecology* 16: 3091-3118.
73. Dinoor, A, Eshed, N. 1990. Plant diseases in natural populations of wild barley (*Hordeum spontaneum*). En: Burdon, J. J, Leather, S. R. *Pests, Pathogens and plant communities*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 169-186pp.
74. Dirzo R. 1984. Insect-plant interactions: Some ecophysiological consequences of herbivory. En: Medina, E, Mooney, H. A y Vázquez-Yanes, C. (eds.). *The physiological ecology of plants of the wet tropics*. W. Junk. La Haya, 209-225pp.
75. Dirzo, R y Domínguez, C. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. En: Bullock, S, Mooney, S y Medina, E. (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University, Massachusetts, 304-345pp.
76. Dirzo R y Harper J. L. 1982. Experimental studies on slug-plant interactions: The performance of cyanogenetic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* in the field. *The Journal of Ecology* 70: 119-138.

77. Dix, N. J y Webster, J. 1995. Fungal ecology. Chapman & Hall, New York, New York, USA.
78. Doak, D. F. 1991. The consequences of herbivory for dwarf fire- weed: different time scales, different morphological scales. *Ecology* 72: 1397-1407.
79. Domínguez-Licona, J. M. Ed. 2008. Diagnóstico de los recursos naturales de la Bahía y Micro-Cuenca de Cacaluta, Municipio de Santa María Huatulco, Oaxaca, Universidad del Mar, Huatulco, 453 pp. ISBN 978-970-9932-03-4.
80. Dudt, J. F, Shure, D. J. 1994. The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology* 75: 86-98.
81. Duffey, S. S. 1986. Plant glandular trichomes: their partial role in defence against insects. En: Juniper, B y Southwood, S. R (eds.). *Insects and the plant surface*. Arnold, London, 151-172pp.
82. Dury, S. J, Good, J. E. G, Perrins, C. M, Buse, A. y Kaye, T. 1998. The effects of increasing CO₂ and temperature on oak leaf palatability and the implications for herbivorous insects. *Global Change Biology* 4: 55-62.
83. Dyer, M. I, Turner, C. L, Seastedt, T. R. 1993. Herbivory and its consequences. *Applied Ecology* 3: 10-16.
84. Ehleringer, J. R, Björkman, O y Mooney, H. A. 1976. Leaf pubescence effects on absorbance and photosynthesis in a desert shrub. *Science* 192: 376-377.
85. Ehleringer, J. R y Mooney, H. A. 1978. Leaf hairs: Effects on physiological activity and adaptive value to a desert shrub. *Oecología* 37: 183-200.
86. Ehleringer, J. R y Cook, C. S. 1990. Characteristics of *Encelia* species differing in leaf reflectance and transpiration rate under common garden condition. *Oecologia* 82: 484-489.
87. Ehleringer, J. 1981. Ecology and ecophysiology of leaf pubescence in North American desert plants. En: Rodriguez, E, Healey, P y Mabry, T. (eds.). *Plant trichome*. Plenum Press, New York.
88. Ehleringer, J. 1982. The Influence of water stress and temperature on leaf pubescence development in *Encelia farinosa*. *American Journal of Botany* 69: 670-675.
89. Ehrlén, J. 1995. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*: II. Herbivory and population dynamics. *Journal of Ecology* 83: 297-308.
90. Ehrlich, P. R y Raven, P. H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
91. Elle, E. E, Van Dam, N. M y Hare, J. D. 1999. Costo of glandular trichomes a resistance carácter in *Datura wrightii* Regel (Solanaceae). *Evolution* 53: 22-75.
92. Espinosa-García, F. J y Langenheim, J. H. 1991. Effects of sabinene and terpinene from coastal redwood leaves acting singly or in mixtures on the growth of some of their fungus endophytes. *Biochemical Systematics and Ecology* 19: 643-650.
93. Espinosa-García, F. J. 2001. La diversidad de los metabolitos secundarios y la teoría de la defensa vegetal. En: Anaya, A. L, Espinosa-García, F. J y Cruz-Ortega, R. (eds.).

- Relaciones químicas entre organismos: aspectos básicos y perspectivas de su aplicación. Plaza y Valdés. D.F. México, 231-249pp.
94. Facchini, P. 2001. Alkaloid biosynthesis in plants: biochemistry, cell biology, molecular regulation, and metabolic engineering applications. *Annual Review of Plant Biology* 52: 29-66.
 95. Fagan, W. F, Lewis, M, Neubert, M. G, Aumann, C, Apple, J. L y Bishop, J. G. 2005. When can herbivores slow or reverse the spread of an invading plant? A test case from Mount St. Helens. *American naturalist* 166: 669-685.
 96. Fagoonee, I y Toory, V. 1983. Preliminary investigations of host selection mechanisms by the leafminer *Liriomyza trifolii*. *Insect Science and Application* 4: 337-341.
 97. Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. En: Wallace, J. W y Mansell, R. L. (eds.). *Recent Advances in Phytochemistry*, 40pp.
 98. Ferrusquia-Villafranca, I. 1998. La Geología de México: Una sinopsis. En: Ramamoorthy, T. P, Bye, R. A y Lot, E (eds.). *La Biodiversidad de México*, D.F. UNAM, Inst. Biología, Publicación Especial, 107pp.
 99. Filip, V, Dirzo, R, Maass, J. M y Sarukhan, J. 1995. Within and among year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a mexican tropical deciduous forest. *Biotropica* 27: 78-86.
 100. Fine, P. V. A, Mesones, I y Coley, P. D. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305: 663-665.
 101. Fitter, A. H. y Hay, R. K. M. 2002. *Environmental Physiology of Plants*, 3rd editon. Academic Press, London.
 102. Fonseca, C. R, Overton, J. M, Collins, B. y Westoby, M. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology* 88: 964-977.
 103. Fornoni, J, Valverde, P. L, Nuñez-Farfan. 2003. Quantitative genetics of plant tolerance and resistance against natural enemies of two natural populations of *Datura stramonium*. *Evolutionary Ecology Research* 5: 1049-1065.
 104. Fowler, S. V. 1984. Foliage value, apparency and defence investment in birch seedlings and tres. *Oecologia* 62: 387-392.
 105. Fox, L. R. 1981. Defense and Dynamics in plant-herbivores systems. *American zoologist* 21: 853-864.
 106. Frankie, G. W, Baker, H. G y Oplaer, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
 107. Freeman, D. C, Harper, K. T y Charnov, E. L. 1980. Sex change in plants: old and new observations, and new hypotheses. *Oecologia* 47: 222-232.
 108. Fritz, R. S. 1990. Effects of genetic and environ- mental variation on resistance of willow to saw flies. *Oecologia* 82: 325-332.
 109. Fritz, R. S y Simms, E. L. 1992. *Plant resistance to herbivores: ecology, evolution and genetics*. Univ of Chicago Press, Chicago Il.

110. Fritz, R. S, Hochwender, C. G, Lewkiewicz, D. A, Bothwell, S y Orians, C. M. 2001. Seedling herbivory by slug in a willow hybrid system: developmental changes in damage, chemical defense and plant performance. *Oecologia* 129: 87-97.
111. Fritzsche-Hoballah, M. E, Tamo C, Turlings, T. C. J. 2002. Differential attractiveness of induced odors emitted by eight maize varieties for the parasitoid *Cotesia marginiventris*: is quality or quantity important? *Journal of Chemical Ecology* 28: 951-968.
112. Galen, C. 1990. Limits to the distribution of alpine tundra plants: Herbivore and the alpine skypilot *Polemonium viscosum*. *Oikos* 59: 355-358.
113. Garcia, M. B y Ehrlen, J. 2002. Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: fitness components at the individual and population levels. *American Journal of Botany* 89: 1295-1302.
114. García-Oliva, F, Maass, J. M y Galicia, L. 1995. Rainstorm análisis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence on the Pacific Coast of Mexico. *Journal Applied Meteorology* 34: 2491-2498.
115. Gassman, A. J y Hare, J. D. Indirect cost of a defensive trait variation in trichome type affects the natural enemies of herbivorous insects on *Datura wrightii*. *Oecologia* 144: 62-71.
116. Garrido, E. E. 2009. Evolucion de estrategias de defensas mixtas en plantas ante sus herbivoros. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autonoma de México.
117. Gianoli, E. 2004. Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Sciences* 165: 825-832.
118. Gómez-Sapiens, M. M. 2005. Variabilidad de las características morfológicas y funcionales de las hojas de especies leñosas distribuidas a lo largo de un gradiente de precipitación en sonora central. México. Tesis de maestría en ciencias biológicas. Biología ambiental. Instituto de Ecología. UNAM. México D.F, 835 pp.
119. Gómez-González, M. S. 2004. Variaciones intra e inter específicas en la dinámica foliar en especies leñosas de una selva baja caducifolia. Tesis de Maestría en ciencias biológicas. Biología ambiental. Instituto de Ecología. UNAM. México D.F, 885 pp.
120. Gómez-Rojo, R , Domínguez-Licon, J. M, Gonzáles-Hernández, T. M. 2005. Análisis territorial de la microcuenca y bahía del río Cacaluta, Santa María Huatulco, Oaxaca. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM* ISSN 0188-4611, Núm. 60, 2006, 22-45pp.
121. Grammatikopoulos, G y Manetas, Y. 1994. Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. *Canadian Journal of Botany* 72: 1805-1811.
122. Gual M. 1998. La familia Tiliaceade Juss. En el estado de Guerrero. Tesis Maestria. Facultad de Ciencias. UNAM. México D.F.

123. Gutierréz, G. C. 2009. Señales en la interacción planta insecto. 2009. Revista Chapingo, serie ciencias forestales y del Ambiente 15: 81-85.
124. Handley, R, Ekbom, B y Agren, J. 2005. Variation in trichome density and resistance against a specialist insect herbivore in natural populations of *Arabidopsis thaliana*. Ecological Entomology 30: 284-292.
125. Hanley, M. E y May, O. C. 2006. Cotyledon damage at the seedling stage affects growth and flowering potential in mature plants. New Phytologist. 169: 243-250.
126. Hardin, J. W. 1979. Patterns of variation in foliar trichomes of eastern North American *Quercus*. American Journal of Botany 66: 576-585.
127. Hardin, J. W. 1990. Variation patterns and recognition of varieties of *Tilia americana*. Systematic Botany 15: 33-48.
128. Hare, D. 1992. Effects of plant variation on herbivore natural enemy interactions. Ecology Evolution and Genetics 278-298.
129. Hare, J. D, Elle, E y Van Dam, N. M. 2003. Costs of Glandular Trichomes in *Datura wrightii*: A three- Year Study. Evolution 793-805.
130. Haukioja, E y Koricheva, J. 2000. Tolerance to herbivory in woody vs. Herbaceous plants. Evolutionary Ecology 14: 551-562.
131. Heichel, G. H, Turner, N. C. 1984. Branch growth and leaf numbers of red maple (*Acer rubrum L.*) and red oak (*Quercus rubra L.*): response to defoliation. Oecologia 62: 1-6.
132. Hendrix, S. D. 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. En: Lovett-Doust, J. y Lovett-Douso, L. (eds.). Plant reproductive ecology: patterns and strategies. Oxford University Press, 246-266pp.
133. Hering, E. M. 1951. Biology of leaf miners. Dr. W. Junk. The Hague.
134. Hespeneide, H. A. 1991. Bionomics of leaf-mining insects. Annual Review and Entomology 36: 535-560.
135. Horvitz, C. C y Schemske, D. W. 2002. Effects of plant size, leaf herbivory, local competition and fruit production on survival, growth and future reproduction of a neotropical herb. Journal of Ecology 90: 279.
136. Housman, D. C, Prince, M. V y Redak, R. A. 2002. Architecture of coastal and desert *Encelia farinose* (Asteraceae): consequences of plastic and heritable variation in leaf characters. American Journal of Botany 89: 1303-1310.
137. Howard, J. J. 1988. Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. Ecology 69: 250-260.
138. Huntly N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. Annual Review of Ecology and Systematics 22: 477-503.
139. INE-CONABIO. 1995. Reservas de la Biosfera y otras áreas naturales protegidas de México. Instituto Nacional de Ecología- Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad. México D.F.
140. INEGI. 1981. Síntesis Geográfica del Estado de Jalisco. INEGI, México, D.F. 306 pp.

141. INEGI. 1988. Carta edafológica E15-10 D15-1. Juchitán provisional. Escala 1:2500,000. México DF.
142. INEGI. 1989. Carta edafológica D14-3 puerto escondido. Escala 1:2500,000. México DF.
143. INEGI. 2000. Marco Geoestadístico (*MGM2000*).
144. Janzen, D. H. 1980. When it is coevolution? *Evolution* 34: 611-612.
145. Janzen, D. H. 1981. *Enterolobium cyclocarpun* seed passage rate and survival in horses, Costa Rica. Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology* 62: 593-601.
146. Janzen, D. H. 1985. Plant defences against animals in the Amazonian rainforest. En: Prance, G. T, Lovejoy, T. E. (eds.). *Amazonian*. Oxford. New York: Persimmon.
147. Janzen, D. H y Waterman, P. G. 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.
148. Jiménez-Sepúlveda, G, Ducoing, H. P, Sosa, M. R. La participación de los metabolitos secundarios en la defensa de las plantas. *Revista Mexicana de Fitopatología* 21: 355-363.
149. Juenger, T y Bergelson, J. 2000. Does early season browsing influence the effect of self pollination in scarlet gilia?. *Ecology* 81: 41-48.
150. Karban, R y Baldwin, I. T. 1997. *Induced Responses to Herbivory*. Chicago: Univ. Chicago Press. 319 pp.
151. Karkkainen, K y Agren, J. 2002. Genetic basis of trichome production in *Arabidopsis lyrata*. *Hereditas* 136: 219-226.
152. Kerkhoff, A. J, Enquist, B. J, Elser, J. J y Fagan, W. F. 2005. Plant allometry, stoichiometry and the temperature dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography* 14: 585-598.
153. Kahl, J, Siemens, D. H, Aerts, R. J, Gabler, R y Kuhnemann, F. 2000. Herbivore-induced ethylene suppresses a direct defense but not a putative indirect defense against an adapted herbivore. *Planta* 210: 336-342.
154. Kliebenstein, D. J, Kroymann, J, Brown, P, Figuth, A, Pedersen, D, Gershenzon, J y Mitchell Olds, T. 2001. Genetic control of natural variation in *Arabidopsis thaliana* glucosinolate accumulation. *Plant Physiology* 126: 811-825.
155. Kliebenstein, D. J. 2004. Secondary metabolites and plant/environment interactions: a view through *Arabidopsis thaliana* tinted glasses. *Plant Cell and Environment* 27: 675-684.
156. Knight, T. M. 2003. Effects of herbivory and its timing across population of *Trillium grandiflorum* (Liliaceae). *American Journal of Botany* 90: 1207-1214.
157. Knight, T. M. 2004. The effects of herbivory and pollen limitation on a declining population of *Trillium grandiflorum*. *Applied Ecology* 14: 915-928.
158. Knight, T. M. y Holt, R. D. 2005 Fire generates spatial gradients in herbivory: an example from a *Florida sandhill* ecosystem. *Ecology* 86: 587-593.

159. Kramer, P. J, Boyer, J. S. 1995. Water Relations of Plants and Soils. Academic press, San Diego, USA, 1-495pp.
160. Krischik, V. A y Denno, R. F. 1983. Individual, population and geographic patterns in plant defense. En: Denno, R. F y Mc Clure (eds.). Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic press. New york, 463-512pp.
161. Krischik, V. A, Goth, R. W y Barbosa, P. 1991. Generalized plant defense: effects on multiple species. *Oecologia* 85: 562-571.
162. Kubo, I y Hanke, F. J. 1985. Multifaceted chemically based resistance in plants. *Recent Advances in Phytochemistry* 19: 171-194.
163. Landsberg, J, Gillieson, D. S. 1995. Regional and local variation in insect herbivory, vegetation and soils of eucalypt associations in contrasted landscape positions along a climatic gradient. *Australian Journal of Ecology* 20: 299-315.
164. Langenheim, J. H. 1994. Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology* 20: 1223-1280.
165. Lawton, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 23-29.
166. Letourneau, D. K. 1999. Ants, stem borers, and pubescence in endospermum in Papua New Guinea. *Biotropica* 31: 295-302.
167. Lev-Yadun, S. 2003. Why do some thorny plants resemble Green zebras?. *Journal theoretical Biology* 244: 483-489.
168. Lev-Yadun, S. 2009. Müllertian mimicry in aposematic spiny plants. *Plant Signal Behaviour* 4: 482-483.
169. Levizou, E, Drilias, P, Psaras, G y Manetas, Y. 2004. Nondestructive assessment of leaf chemistry and physiology through spectral reflectance measurements may be misleading when changes in trichome density co-occur. *New Phytologist* 165: 463-472.
170. Lightfoot, D. C. y Whitford, W. G. 1987. Variation in insect densities on desert creosotebush: is nitrogen a factor? . *Ecology* 68: 547-557.
171. Lincoln, D. E y Mooney, H. A. 1984. Herbivory on *Diplacus auranticus* shrubs in sun and shade. *Oecologia* 64: 173-178.
172. Loe, G, Torang, P, Gaudeul, M y Agren, J. 2007. Trichome production and spatiotemporal variation in herbivory in the perennial herb *Arabidopsis lyrata*. *Oikos* 116: 134-142.
173. Lott, E. J. 1985. Listados florísticos de México III. La estación de Biología de Chamela Jalisco, México. Instituto de Biología (UNAM), México D. F.
174. Lott, J. E, Bullock, S. H y Solis-Magallanes, A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
175. Lott, J. E. 2002. Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. En: Noguera, F. A, Vega-Rivera, J. H, García-Aldrete, A. N y Quesada-Avenidaño, M. (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México, 99-136pp.
176. Louda, S. M y Collinge, S. K. 1992. Plant resistance to insect herbivores a field test of the environmental stress hypothesis. *Ecology* 73: 153-159.

177. Louda, S. M y Potvin, M. A. 1995. Effect of inflorescence feeding insects in the demography and life time fitness of a native plant. *Ecology* 76: 229-245.
178. Louda, S. M, Rodman, J. E. 1996. Insect herbivory as a major factor in the shade distribution of a native crucifer (*Cardamine cordifolia* A. Gray, bittercress). *American Journal of Ecology* 84: 229-237.
179. Lowman, M. D y Heatwole, H. 1992. Spatial and temporal variability in defoliation of Australian eucalypts. *Ecology* 73: 129-142.
180. Maron, J. L, Combs, J. K. y Louda, S. M. 2002. Convergent demographic effects of insect herbivory on related thistles in coastal vs. continental dunes. *Ecology* 83: 3382-3392.
181. Maron, J. L. y Crone, E. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 2575-2584.
182. Maron, J. L. y Kauffman, M. 2006 Habitat-specific consumer impacts on plant population dynamics. *Ecology* 87: 113-124.
183. Marquis, R. J .1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539
184. Marquis, R. J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology* 69: 1552-1565.
185. Marquis, R. J. 1990. Genotypic variation in leaf damage in *Piper arieiaclillin* (Piperaceae) by a multispecies assemblage of herbivores. *Evolution* 44: 104-120.
186. Marquis, R. J. 1992. The selective impact of herbivores. En: Fritz, R y Simms, E . (eds.). *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens*. Chicago, IL: Univ. Chicago Press, 301-325pp.
187. Marquis, R. J. 1996. Plant architecture sectoriality and plant tolerance to herbivores. *Vegetatio* 127: 85-97.
188. Marquis, R. J, Whelan, C. J .1996. Plant morphology and recruitment of the third trophic level: subtle and little recognized defenses? *Oikos* 75: 330-333.
189. Martínez, M. 1989. *Las Plantas Medicinales de México*. Ediciones Botas, México. 656 pp.
190. Martínez-Becerril, R. I. 1999. Estudio comparativo del herbivorismo en dos especies de *Croton* en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
191. Mata, R, Calzada, F, Navarrete, A, Del Río, F y Delgado, G. 1991. Long Chain phenols from the bark of *Amphipterygium adstringens*. *Journal of Ethnopharmacology* 34: 147-154.
192. Mattson, W. J, Lawrence, R. K, Haack, R. A, Herms, D. A, y Charles, P. J. 1988. Defensive strategies of woody plants against different insect feeding guilds in relation to plant ecological strategies and intimacy of association with insects. En: Mattson, W. J, Leveux, J y Bernard-Dagan, C (eds.). *Mechanisms of woody plant defenses against insects: search for pattern*. Springer-Verlag, New York, 3-38pp.
193. Mattson, W. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119-161.

194. Mauricio, R, Rausher, M. D y Burdick, D. S. 1997. Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology* 78: 1301-1311.
195. Mazanec, Z. 1983. The immature stages and life history of the jarrah leafminer *Perthiola glyphopa* Common (Lepidoptera: Incurvariidae). *Journal Australian Entomology Society* 22: 101-108.
196. McKey, D. B. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. En: Rosenthal, G. A, Janzen, D. H (eds.). *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York, 55-133pp.
197. McNaughton, S. J. 1983. Serengeti grassland ecology: The role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs* 3: 291-320.
198. McNaughton, S. 1992. Laboratory simulated grazing: interactive effects of defoliation and canopy closure on Serengeti grasses. *Ecology* 73: 170-182.
199. Medellín, G. G. 1992. Importancia ecológica del rocío en la selva baja Caducifolia en Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
200. Medinaceli, A, Miranda-Avilés, F, Flores-Saldaña, N. P y Gutierrez-Calucho, E. 2004. Herbivoría en relación al tamaño de la planta y a las diferencias de exposición de *Pilea sp.* (Urticaceae) en la estación Biológica Tanquini, cotapata, La Paz-Bolivia. *Ecología en Bolivia* 39.
201. Medina-Romero, Y. M. 2009. Relación entre los tricomas foliares y la incidencia de hongos fitopatógenos y herbivoría por insectos en tres especies de Croton en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 60 pp.
202. Menge, B. A, Olson, A. M. 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends Ecology and Evolution* 5: 52-57.
203. Moles A.T y Westoby M. 2000. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos* 90: 517-524.
204. Molina-Montenegro, M. A, Ávila, P, Hurtado, R, Valdivia, A. I y Gianoli, E. 2006. Leaf trichome density may explain herbivory patterns of *Actinote sp.* (Lepidoptera: Acraeidae) on *Liabum mandonii* (Asteraceae) in a montane humid forest (Nor Yungas, Bolivia). *Acta Oecologica* 30: 147-150.
205. Montgomery, D. C. 1991. *Design and Analysis of Experiment*. Arizona State University. New York 649pp.
206. Moran, N. A. 1984. Reproductive performance of a specialist herbivore *Uroleucon nigrotibium* (Homoptera), on its host and on a non-host. *Oikos* 42: 171-175.
207. Moran, N. A y Whitham, T. G. 1990. Interspecific competition between root-feeding and leaf-galling aphids mediated by host plant resistance. *Ecology* 71: 1050-58
208. Mothershead, K, Marquis, R. J. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81: 30-40.

209. Noguera, F. A, Vega, R. J. y García, A. A. 2002. En: Noguera, F. A, Vega, J, García-Aldrete, A. N y Quesasa, M. (eds.). Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
210. Mitchell-Arana, L. M. 1994. Perfil del coral y especies asociadas en La Entrega, Bahías de Huatulco, Oaxaca. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F, 74pp.
211. Nuñez-Farfán, J. y Dirzo, R. 1994. Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. en central México: natural selection for resistance to herbivorous insects. *Evolution* 48: 423-434.
212. Nuñez-Farfán, J, Fornoni, J, Valverde, P. L. 2007. The evolution of resistance and tolerance of two herbivores. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 38: 541-566.
213. OEIDRUS, 2007, "Tarjetas municipales de información estadística básica del Estado de Oaxaca", disponible en <http://www.oeidrus.oaxaca.gob.mx/fichas/tomoi/distrito30.pdf>, fecha de consulta: 4 de Agosto de 2011.
214. Ohgushi T. 2005. Indirect interaction webs: Herbivore induced effects through trait change in plants. *Annual Review. Ecology Evolution and Systematics* 36: 81-105.
215. Ohsaki, N. y Sato, Y. 1994. Food plant choice of Pieris butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. *Ecology* 75: 59-68.
216. Olf, H, De Leeuw, J, Bakker, J. P, Platerink, R. J, Van Wijnen, H. J, De Munck, W. 1997. Vegetation succession and herbivory along a salt marsh: changes induced by sea level rise and silt deposition along an elevational gradient. *Journal Ecology* 85: 799-814.
217. Opler, P. A, Frankie, W y Baker, H. G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3: 231-236.
218. Ortega, A. G. O, Hernández, M. S, Vázquez, M. M, Salgado, T. T y Arenas, F. S. 1999. Phytochemical study of Cuachalalate (*Amphipterygium adstringens*, Schiede ex Schlecht). *Journal of Ethnopharmacology* 68: 109-113.
219. Paige K. 1999. Re-growth following ungulate herbivory in *Ipomopsis aggregata*: geographic evidence for overcompensation. *Oecologia* 118: 316-23.
220. Paige, K. N y Whitham, T. G. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist* 129: 407-416.
221. Painter R. 1958. Resistance of plants to insects. *Annual Review and Entomology*. 3: 267-90.
222. Paiva, N. L. 2000. An introduction to the biosynthesis of chemical used in plant-microbe communication. *Journal of Plant Growth Regulation* 19: 131-143.
223. Panzuto, M, Lorenzetti, F, Mauffette, Y y Albert, P. J. 2001. Perception of aspen and sun/shade sugar maple leaf soluble extracts by larvae of *Malacosoma disstria*. *Journal of Chemical Ecology* 27: 1963-1978.
224. Paré, P. W y Tumlinson, J. H. 1998. Cotton volatiles synthesized and released distal to the site of insect damage. *Phytochemistry* 47: 521-526.

225. Parker, G. G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. En: Lowman, M. D y Nadkarni, N. M. (eds.). *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, 431-455 pp.
226. Pennington, T. D. y Sarukhán, J. 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México, D.F., 521pp.
227. Pérez-Estrada, L. B, Canto-Santan Z, Oyama, K. 2000. Variation in leaf trichomes of *Wigandia urens*: environmental factors and physiological consequence. *Tree Physiology* 20: 629-632.
228. Pigliucci, M. 2001. *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Johns Hopkins Press, Baltimore, MD.
229. Pilson D. 1996. Two herbivores and constraints on selection for resistance in *Brassica rapa*. *Evolution* 50: 1492-1500.
230. Price, P. W, Bouton, C. E, Gross, P, McPherson, B. A, Thompson, J. N y Weis, A. E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 41-65.
231. Queiroz, J. M. 2002. Distribution, survivorship and mortality sources in immature stage of the Neotropical leaf miner *Pachyschelus coerulepennis* Kerremans (Coleoptera: Buprestidae). *Brazilian Journal of Biology* 62: 69-76.
232. Ramos-Santiago, E. 2004. Estructura de la comunidad de peces en la bahía la Entrega, Huatulco, Oaxaca. Tesis para obtener el grado de Maestro en Biología. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México, 130pp.
233. Ramírez, R. D. 2006. Vegetación y flora de la Isla "La Cocina", Chamela, Municipio de la Huerta, Jalisco, México. *Avances en la investigación científica en el CUCBA*, 554-559 pp.
234. Rand, T. A. 2000. Variation in insect herbivory across a salt marsh tidal gradient influences plant survival and distribution. *Oecologia* 132: 549-558.
235. Rausher, M. D. 1992. The measurement of selection on quantitative traits: biases due to environmental covariances between traits and fitness. *Evolution* 46: 616-626.
236. Rausher, M. D. 2001. Co-evolution and plant resistance to natural enemies. *Nature*. 411: 857-864.
237. Ribeiro, S. P, Helcio, R, Pimenta, G y Wilson, F. 1994. Herbivory by chewing and sucking insects on *Tabebuia ochracea*. *Biotropica* 26: 302-307.
238. Reich, P. B y Borchert, R. 1984. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63: 294-299.
239. Rentería, Y. L, Jaramillo, J. V, Martínez-Yrizar y Pérez-Jiménez, A. 2005. Nitrogen and phosphorus resorption in trees of a Mexican tropical dry forest. *Trees* 19: 43-441.
240. Risch, S. J. 1979. Effect of plant diversity on the population dynamics of several beetle pests in monocultures and poly-cultures of corn, beans, and squash in Costa Rica. Dissertation. University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, USA.
241. Ritchie, M. E. 2000. Nitrogen limitation and trophic vs. abiotic influences on insect herbivorous in a temperate grassland. *Ecology* 81: 1601-1612.

242. Ritchie, M. E. 2002. Nitrogen limitation and trophic vs. Abiotic influences on insect herbivorous in a temperate grassland influences. *Ecology* 81: 1601-1612.
243. Romero, G. Q. 2008. Anti herbivore protection by mutualistic spiders and the role of plant glandular trichomes. *Ecology* 89: 3105-3115.
244. Romero, G. Q y Vasconcellos-Neto, J. 2004. Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. *Ecology* 85: 446-457.
245. Romero, G. Q y Vasconcellos-Neto, J. 2004. Foraging by the flower-dwelling spider, *Misumenops argenteus* (Thomisidae), at high prey density sites. *Journal of Natural History* 38: 1287-1296.
246. Roth, I. 1984. Stratification of tropical forest as seen in leaf structure. *Tasks for Vegetation Science*. Ed. H. Lieth. Junk, The Hague.
247. Roubik, D. W. 1993. Tropical pollinators in the canopy and understory: field data and theory for stratum "preferences". *Journal Insect Behavior* 6: 659-673.
248. Roy, B. A, Stanton, M. L y Eppley, S. M. 1999. Effects of environmental stress on leaf hair density and consequences for selection. *Journal evolution Biology* 12: 1089-1103.
249. Rowe, W. J y Potter D. A. 2000. Shading effects on susceptibility of *Rosa* spp. to defoliation by *Popillia japónica*. *Environmental Entomology* 29: 502-508.
250. Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México, 432pp.
251. Salas Morales, S. H. 2002. Relación entre la heterogeneidad ambiental y la variabilidad estructural de las selvas tropicales secas de la costa de Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F , 101pp.
252. Salas-Morales, S. H, Vázquez, A. S, y Schibli, L. 2003. Flora de la Costa de Oaxaca, México: Lista Florística de la Región de Zimatán. *Boletín de la Sociedad de México*. Sociedad Botánica de México A.C. México, pp: 21-58.
253. Sandoval-Díaz, G. 1988. Estudio de las comunidades bénticas de la zona rocosa litoral y sublitoral de localidades en Bahías Huatulco, Oaxaca. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 96pp.
254. Sánchez-Peña, P, Oyama, K, Núñez-Farfan, J, Fornoni, J, Hernández-Verdugo, S, Márquez-Guzmán, J y Garzón-Tiznado, J.A. 2006. Sources of resistance to whitefly (*Bemisia* spp.) in wild populations of *Solanum lycopersicum* var. *Cerasiforme* (Dunal) Spooner G. J. Anderson et R. K. Jansen, in Northwestern México. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53: 711-719.
255. Sandoval-Díaz, G. 1988. Estudio de las comunidades bénticas de la zona rocosa litoral y sublitoral de localidades en Bahías Huatulco, Oaxaca. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 96pp.
256. SEMARNAT, 2008. "Guías para trámites de Impacto Ambiental", disponible en <http://www.semarnat.gob.mx/tramitesyservicios/informaciondetramites/Pages/guiasparatramitesdeimpactoambiental.aspx>, fecha de consulta: 8 de Agosto del 2011.

257. SEMARNAT 2009. "Construcción del hotel "Playa el Mojón Resort", en el paraje ubicado en playa el mojón en Oaxaca, disponible en:
<http://sinat.semarnat.gob.mx/dgiraDocs/documentos/oax/estudios/2009/200A2009T0044.pdf>, fecha de consulta : 8 de Agosto del 2011.
258. Soltau, U, Dötterl, S y Liede-Schumann, S. 2009. Leaf variegation in *Caladium steudneriifolium* (Araceae): a case of mimicry?. *Evolutionary Ecology* 23: 503-512.
259. Schoonhoven, L. M, Van Loon, J. J. A, Dicke, M. 2005. *Insect-Plant Biology*, Segunda Edición. Oxford University Press, Oxford.
260. Schultz, J. 1983. Impact of variable plant chemistry on susceptibility of insects to natural enemies. En: Hedin, P. A. (eds.). *Plant resistance to insects*. American Chemical Society, Symposium Series 208. Washington. D.C, 37-54pp.
261. Shelly, T. E y Greenfield, M. D. 1985. Alternativemating strategies in a desert grasshopper: a transitional analysis. *Annual Behaviour* 33: 1211-1222.
262. Shen, B, Zheng, Z y Dooner, H. K. 2000. A maize sesquiterpene cyclase gene induced by insect herbivory and volicitin: Characterization of wild-type and mutant alleles. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 14807-14812.
263. Shonle, I, Bergelson, J. 2000. Evolutionary ecology of the tropane alkaloids of *Datura stramonium* L. (solanaceae). *Evolution* 54: 778-788.
264. Shukla, R. P y Ramakrishnan, P. S. 1982. Phenology of trees in a sub-tropical humid forest in north-eastern India. *Vegetatio* 49: 103-109.
265. Silva, H y Acevedo, E. 1984. Adaptaciones anatómorfológicas al déficit hídrico en *Atriplex repanda* Phil. *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 69-78.
266. Silvertown, J. W, Dodd, M. E, McConway, K, Potts, J, Crawley, M. 1994. Rainfall, biomass variation, and community composition in the Park Grass Experiment. *Ecology* 75: 2430-2437
267. Sinclair, R. J y Hughes, L. 2008. Incidence of leaf mining in different vegetation types across rainfall canopy cover and latitudinal gradients. *Austral Ecology* 33: 353-360.
268. Smith, W. K y Nobel, P. S. 1977. Influence of seasonal changes in leaf morphology on water use efficiency for three desert broad leaf shrubs. *Ecology* 58: 1033-1043.
269. Smith, M. D y Nufio, C. R. 2004. Levels of herbivory in two Costa Rican rain forests: implications for studies of fossil herbivory. *Biotropica* 36: 318-326.
270. Stamp, N. 2003. Theory of plant defensive level: example of process and pitfalls in development of ecological theory. *Oikos* 102: 672-678.
271. Stamp, N. 2003. Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *Q. Rev. Biol* 78: 23-55.
272. Steets, J. A, Takebayashi, N, Byrnes, J. M, Wolf, D. E. 2010. Heterogeneous selection on trichome production in Alaskan *Arabidopsis kamchatica* (Brassicaceae). *American Journal Botany* 97: 1098-1108.
273. Stinchcombe, J. R y Rausher, M. D. 2001. Diffuse selection on resistance to deer herbivory in the ivy leaf morning glory, *Ipomoea hederacea*. *American Naturalist* 158: 376-388.

274. Stinchcombe, J. R. 2002. Fitness consequences of cotyledon and mature leaf damage in the ivy leaf morning glory. *Oecologia* 113: 220-226.
275. Stowe, K. A, Marquis, R. J, Hochwender, C. G, Simms, E. L. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review Ecology and Systematics* 31: 565-95.
276. Strauss, S. Y y Agrawal, A. A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends Ecology and Evolution* 14: 857-864.
277. Strauss, S. Y y Zangerl, A. 2002. Plant insect interactions in terrestrial ecosystems. En: Herrera, C y Pellmyr, O. *Plant animal interactions an evolutionary approach*. Blackwell Publishing. Australia, 77-106pp.
278. Strauss, S. Y. 1991. Direct, indirect, and cumulative, effects of three native herbivores on a shared host plant. *Ecology* 72: 543-558.
279. Strauss, S. Y. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. *The American Naturalist* 147: 1098-1107.
280. Styrsky, J. D, Kaplan, I y Eubanks, M. D. 2006. Plant trichomes indirectly enhance interactions involving a generalist predator, the red imported fire ant. *Biological Control* 36: 375-384.
281. Sugiura, S y Yamazaki, K. 2003. Host plant, oviposition behavior and larval ecology of a sawfly leafminer, *Profensa japónica* (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Entomology Science* 6: 247-251.
282. Sugiura, S y Yamazaki, K. 2006. Consequences of scavenging behaviour in a plant bug associated with a glandular plant. *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 593-602.
283. Suktan, S. E. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica* 44: 363-383.
284. Takabayashi, J, Dicke, M. 1996. Plant-carnivore mutualism through herbivore induced carnivore attractants. *Trends in Plant Science* 1: 109-113.
285. Thompson, J. N. 1988. Variation in interspecific interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 65-87.
286. Thompson, J. N. 1994 *The coevolutionary process*. University of Chicago Press.
287. Thompson, J. N. 1999a. The raw material for coevolution. *Oikos* 84: 5-16.
288. Thompson, J. N. 1999b. Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *American Society of Naturalists* 153: 1-14.
289. Thompson, J. N. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. The University of Chicago Press, 439pp.
290. Tiffin, P y Rausher, M. D. 1999. Genetic constraints and selection acting on tolerance to herbivory in the common morning glory *Ipomoea purpurea*. *American Naturalist* 154: 700-716.

291. Travis, J. 1994. Ecological genetics of life-history traits: variation and its evolutionary significance. En: Real, L. A. (eds.). Ecological genetics. Princeton University Press, Princeton, N.J, 171-204pp.
292. Travis, J. 1994. Size dependent behavioral variation and its genetic control within and among populations. En: Boake, C. R. B. (eds.). Quantitative genetic studies of behavioral evolution. University of Chicago Press, Chicago, 165-187pp.
293. Travis J. 1996. The significance of geographical variation in species interactions. The American Society of Naturalists 148: 51-58.
294. Turlings, T. C. J, Loughrin, J. H, McCall, P. J, Roése, U. S. R, Lewis, W. J, Tumlinson, J. H. 1995. How Caterpillar damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States. USA 92: 4169-4174.
295. Turner, I. M. 1995. Foliar defenses and hábitat adversity of tree woody plant communities in Singapore. Functional Ecology 9: 279-284.
296. Valverde, P. L, Fornoni, J y Núñez-Farfán, J. 2001. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. Journal Evolution Biology 14: 424-432.
297. Van Dam, N. M, Hare, J. D. 1998. Biological activity of *Datura wrightii* glandular trichome exudate against *Manduca sexta* larvae. Journal Chemical Ecology 24: 1529-49.
298. Van Rensburg, J. B. J y Van Rensburg, G. D. J. 1993. Laboratory production of *Busseola fusca* (Fuller) (Lepidoptera: Noctuidae) and techniques for the detection of resistance in maize plants. African Entomology 1: 25-28.
299. Vasconcellos-Neto, J, Romero, G. Q, Santos, A. J y Dippenaar-Schoeman, A. S. 2007. Associations of spiders of the genus *Peucetia* (Oxyopidae) with plants bearing glandular hairs. Biotropica 39: 221-226.
300. Vogelmann, T. C. 1993. Plant tissue optics. Annual Review of Plant Physiology 44: 231-251.
301. Velázquez-Escamilla, T. L. 1999. Estructura y composición de la vegetación leñosa de la Isla Cocina, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F, 64pp.
302. Waller, J. M, Lenné, J. M, Waller, S. J. 2002. Plant pathologist's pocketbook. CABI Publications: New York.
303. Weiner, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants perspect. Plant Ecology Evolution and Systematics 6: 207-215.
304. Weissling, T. J, Giblin-Davis, R. M, Center, B, Heath, R y Peña, J. 2003. Oviposition by *Metamasius hemipterus sericeus* (Coleoptera: Dryoph-thoridae: Rhynchophorinae). Florida Entomology 86: 174-177.
305. Werker, E. 2000. Trichome diversity and development. Advances in Botanical Research 31: 1-35.

306. Westoby, M, Warton, D, Reich, P. B. 2000. The time value of leaf area. *American Naturalist* 155: 649-56.
307. Westoby, M, Falster, D, Moles, A, Vesk, P y Wright, I. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecological and Systematics* 33: 125-129.
308. Whigham, D. F. y Chapa, A. S. 1999. Timing and intensity of herbivory: its influence on the performance of clonal Woodland herbs. *Plant Species Biology* 14: 29-37.
309. Williams, K. S y Myers, J. H . 1984. Previous herbivore attack of red alder may improve food quality for fall webworm larvae. *Oecologia* 63: 166-170.
310. White, T. C. R. 1970. The nymphal stage of *Cardiaspina densitexta* (Homoptera: Psyllidae) on leaves of eucaliptus fasciculosa. *Australian Journal of Zoology*. 18: 273-283.
311. Zangerl, A. R y Berenbaum, M. R. 1993. Plant chemistry, insect adaptations to plant chemistry, and host plant utilization patterns. *Ecology* 74: 47-54.
312. Yamazaki, K y Sugiura, S. 2008. Deer predation on leafminers via leaf abscission. *Naturwissen schaften* 95: 263-268.
313. Yamazaki, S. 2010. Leaf mines as visual defensive signals to herbivores. *Oikos* 34: 1-6.
314. Zar, J. H. 2100. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall. Englewood Cliffs. N. J. 718pp.
315. Zhang, D. Y y Jiang, X. H. 2002. Size dependent resource allocation and sex allocation in herbaceous perennial plants. *Journal Evolution and Biology* 15: 74-83.

ANEXO 1

Método de estimación de densidad de tricomas en *A. adstringes*

Se cuantificó la densidad de tricomas en cinco hojas de 15 individuos por población (seis poblaciones) en una cuadrícula de 2 x 2 mm (4 mm²). A cada hoja se le realizaron ocho mediciones de acuerdo con los siguientes campos (ver cuadro A1):

Cuadro A1. Mediciones por área de la hoja.

PARTE DE LA HOJA	MEDICIÓN	n
HAZ	MD 1	450
HAZ	MD 2	450
HAZ	MD 3	450
HAZ	MD 4	450
ENVÉS	MD 5	450
ENVÉS	MD 6	450
ENVÉS	MD 7	450
ENVÉS	MD 8	450

Se consideraron 450 individuos con un total de N=3600 mediciones de las cuales:



Con ayuda del programa estadístico GraphPad Prism 5.0 se realizó un análisis de correlación múltiple con la finalidad de determinar la correlación de las variables tanto del haz como del envés.

Medición para el haz

En el caso de las mediciones del haz la medición 2 es la que muestra una correlación positiva con los valores más altos de r^2 en comparación con las demás mediciones del haz (Cuadro 5).

Medición del envés.

Para las mediciones del envés la medida elegida es la número 6 ya que ésta presenta una correlación positiva con altos valores de r^2 en comparación con las demás mediciones del

envés (Cuadro A2).

Cuadro A2. Coeficientes de correlación para cada una de las medidas tanto del haz como del envés de acuerdo al análisis de correlación múltiple (GraphPad Prism 5.0).

	MD2	MD3	MD4	MD5	MD6	MD7	MD8
MD1	0.939	0.912	0.764	0.682	0.666	0.691	0.723
MD2		0.909	0.808	0.692	0.674	0.699	0.728
MD3			0.841	0.756	0.750	0.782	0.824
MD4				0.829	0.826	0.801	0.871
MD5					0.942	0.937	0.907
MD6						0.931	0.927
MD7							0.913
MD8							

ANEXO 2

Cuadro B1. Orientación de ladera, pendiente y altura promedio por árbol (m) para cada sitio de muestreo.

Población	Orientación de Ladera	Pendiente	Altura promedio por árbol (m)
Isla Cocinas	140	24	6.7
Chachalaca	150	22	4.5
Tejón	160	22	5.4
Las Rosadas	160	12	5.7
Cacaluta	140	12	5.2
Zimatán	145	38	5.7
El Mohón	150	24	5.7
La Entrega	180	14	3.7