



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO COMPARATIVO DE LOS CARACTERES DEFENSIVOS DE TRES  
ESPECIES DEL GÉNERO *Cnidoscolus* (EUPHORBIACEAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**BIÓLOGO**

P R E S E N T A:

DANIEL TORRES GONZÁLEZ



DIRECTORA DE TESIS:

DRA. MARÍA GRACIELA GARCÍA GUZMÁN

2013



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



Universidad Nacional  
Autónoma de México

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.

## HOJA DE DATOS

1. Datos del alumno  
Torres  
González  
Daniel  
5533631361  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
305765831
2. Datos de la tutora  
Dra.  
García  
Guzmán  
María Graciela
3. Datos del sinodal 1  
Dr.  
Cano  
Santana  
Zenón
4. Datos del sinodal 2  
Dr.  
Parra  
Tabla  
Víctor Próspero
5. Datos del sinodal 3  
M. en C.  
Castillo  
Sánchez  
Guillermo Raúl
6. Datos de la sinodal 4  
M en C.  
Sánchez  
Coronado  
María Esther
7. Datos del trabajo escrito  
Estudio comparativo de los caracteres defensivos de tres especies del género Cnidoscolus  
(Euphorbiaceae)  
33 p.  
2013

- .
- .
- .
- .

[México necesita] de biólogos, físicos, matemáticos que sepan crear, con independencia, la segunda infraestructura de México: la primera, creada por el estado revolucionario, consistió en caminos, presas, electricidad, energéticos baratos, escuelas y hospitales: la segunda debe ser una ciencia y una tecnología propias, no en un sentido imposiblemente nacionalista, pero sí en un sentido liberador.

Carlos Fuentes, 1971

Ese portentoso papelito llamado título o diploma se ha convertido en la posesión más codiciada. Recompensa principalmente a quien fue capaz de soportar hasta el final un ritual penoso; a la vez, representa una iniciación al mundo del "ejecutivo" (...). No hay diferencia entre los que justifican su poder en base a la herencia y los que lo hacen en base a un título. En gran parte son los mismos. Las escuelas frustran sí, a la mayoría, pero lo hacen no sólo con todas las apariencias de legitimidad democrática, sino también con clemencia. A alguien que no esté satisfecho con su falta de educación se le aconseja "que se supere".

Ivan Illich, 1973

La segunda clase de ciencias es la que comprende la investigación de los organismos vivos. En este terreno se despliega una tal multiplicidad de interacciones y causalidades que toda cuestión resuelta plantea una multitud de cuestiones ulteriores, y cada cuestión particular no puede generalmente resolverse sino a pasos parciales (...); y la necesidad de concepción sistemática de las conexiones obliga siempre y de nuevo a rodear las verdades definitivas de última instancia con todo un bosque de exuberantes hipótesis.

F. Engels, 1878

- .
- .
- .
- .

## AGRADECIMIENTOS

Después de demasiado tiempo de estar masticando esta tesis, por fin la logré terminar; puedo ahora hacer algo importante: agradecer a la gente que me enseñó... espero que el siguiente texto no resulte demasiado discursivo...

En primerísimo lugar quiero dar mi más grande agradecimiento a mis padres, no sobra decir que son ustedes quienes más me han enseñado y que son las personas que más quiero. Me disculpo por el tiempo excesivo que tardé haciendo este pequeño texto (quiero creer que no del todo fue mi culpa), espero que el resultado les sea agradable. Mi más grande agradecimiento también para mi hermano, que desde pequeño ha sido mi mejor amigo, y que desde antes de conocerme ya tenía ganas de platicar conmigo; otra cosa muy distinta hubiera sido estar en el DF sin tu compañía.

Les doy gracias también a mis amigos y compañeros, de verdad espero no olvidar a nadie, pero si lo hago, ojalá no me lo tomen a mal, a todos les agradezco su sincera amistad: Evelyn (muchísimas gracias tu *enorme* cariño y *todas* las cosas que me has enseñado, ha sido muy lindo el estar contigo te quiero *muchísimo*), Luis (por ser un perfecto amigo), Ixchel (que solo una vez la he visto cansada: ¡se metió dos veces en medio de las ortigas!), Cesar, Erika (por su ímpetu conservacionista y su *muy* sincera amistad), Maciel, Andrés (el agromono chapinguero), Alaide (¿Alaigre?), Judith, Rodrigo, Diego, Oscar, Alethia, Jorge, Gus, Manolo, Clau, Tolu y el Pato, y sin duda a las compañeritas de primer semestre: Frida, Semiramis y Tere. Además a la banda Cachún: Zitla, Víctor, Manuel, Carlitos, Silvia, Claudia, Sergio, Libertad, Gonzalo, Lalo y Paty; ojalá que el proyecto pronto termine de cuajar. Agradezco también a las personas del Campamento Tortuguero Playa el Petatillo y a las familias de Corral de Piedra (y a la maestra Ana), con quienes aprendí cosas muy otras a las académicas.

Agradezco a los profesores Eberto Novelo, Raúl Gío, Geovani López, Saúl Cano, Zenón Cano y Miguel Ángel Palomino, cuyas clases disfruté mucho. Doy gracias también a la Dra. María Graciela García Guzmán y a la Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez, por abrir el taller de ecología de "Ecología y conservación de selvas", y por llevarme *de paseo* a conocer varios ecosistemas.

Le doy las gracias también a las personas que más directamente estuvieron involucradas en este trabajo, en primer lugar a mi tutora la Dra. María Graciela García Guzmán, por haberme aceptado como su alumno y haberme apoyado tanto, además, por siempre recibirme de buenas y decirme que no me preocupara. Agradezco sinceramente los comentarios que me hicieron mis sinodales, sin duda hicieron que el texto y mis ideas quedaran cada vez más claros. Agradezco al Dr. Víctor Parra Tabla, que se tomó la molestia de revisar mi tesis, mandarme sus comentarios y responder mis dudas de manera veloz; y todo esto por correo electrónico. También agradezco al M. en C. Guillermo Raúl Castillo Sánchez por sus comentarios, y por que en su momento, y de manera desinteresada, me ayudó a realizar los análisis estadísticos, que hasta ese punto me habían impedido seguir avanzando. Le agradezco al Dr. Zenón Cano Santana su tremenda clase de Ecología, el interés que pone en los estudiantes, así como por aceptar ser mi sinodal, y el interés

que puso en la mejoría de este texto. Y por último, aunque no menos importante, a la M. en C. María Esther Sánchez Coronado por sus aportaciones.

Quiero agradecer también a los compañeros de taller Inti, Tania y Alejandro, que me ayudaron en el muestreo, obtención de los datos de los datos, tomada de fotos, y en Chamela en la prensada de las muchas (demasiadas) hojas. En este párrafo agradezco también a los que además de rifarse la manejada, ayudaron en el muestreo y toma de datos de manera desinteresada (o pa no aburrirse): Edgar, Juan Carlos, Guillermo y Carlos.

Por último agradezco a la Estación de Biología Chamela (IBUNAM) y al Biol. Álvaro Miranda García de la Fundación Ecológica Cuixmala, A. C. por las facilidades otorgadas para el desarrollo del trabajo en Chamela. Gracias también a Gustavo Verduzco Robles por su ayuda en el campo en Chamela, Jal. y a Misael Elorza Castillo en Oaxaca, su conocimiento de estas zonas y de la distribución de las especies de *Cnidoscopus* fue fundamental para que se pudiera llevar a cabo este trabajo. Además, agradezco a la Biol. Irma Acosta Calixto por su apoyo en el trabajo de campo y de laboratorio. Agradezco también al M. en I. Alejandro René González Ponce y al Ing. Erick Daniel Valle Vidal, que aunque no los conozco, su apoyo técnico en el Instituto de Ecología permitió realizar más velozmente este trabajo.

El proyecto que realicé fue financiado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT, IN205012) y el Instituto de Ecología (IE); además a través de estos, se me otorgaron las becas de terminación de estudios de licenciatura (PAPIIT IN227009), y de terminación de tesis (PAPIIT, IN205012).

Por último, quiero decir que a mí me parece que debería de existir una sección donde uno pueda expresar lo contrario a los agradecimientos, sin embargo, no seré yo quien la inaugure....

## Forma preferente de citar esta tesis

Torres, D. 2013. Estudio comparativo de los caracteres defensivos de tres especies del género *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae). Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Pp. 33.

## RESUMEN

Las plantas sostienen una enorme diversidad de interacciones, entre éstas destacan las que mantienen con sus consumidores, principalmente herbívoros y hongos patógenos. Aunque se han estudiado mucho las interacciones planta-herbívoro, se tiene menos información sobre la relación entre hongos patógenos y sus plantas hospederas. Uno de los tipos de vegetación más extendidos en México es la selva baja caducifolia, que se distribuye en prácticamente toda la costa del Pacífico mexicano, de este ecosistema se tiene poca información sobre los niveles del daño causados por herbívoros y hongos patógenos. En este estudio se evaluó la magnitud del daño foliar provocado por herbívoros y hongos patógenos en tres especies del género *Cnidoscolus*. El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco y en la región de Huatulco-Zimatán, Oaxaca. Se estudiaron dos especies con una forma de crecimiento arbórea, *C. spinosus*, y *C. megacanthus*, y una especie herbácea *C. urens*. De estas tres especies se estudiaron los individuos adultos, adicionalmente, de *C. spinosus* se estudiaron también las plántulas. De cada tipo de planta (etapa ontogenética/especie) se muestrearon tres poblaciones distintas, y en cada población se seleccionaron 30 individuos. A cada individuo se le cortaron entre 3 y 30 hojas, a las que se les midió la proporción de área foliar dañada por herbívoros (forrajeros y minadores) y patógenos. Además, a tres de estas hojas se les midieron los siguientes caracteres foliares: área foliar específica (SLA), grosor, densidad de tricomas en el haz y en el envés, contenido de látex y contenido hídrico. Se probó si existía una relación entre los caracteres foliares y los niveles de daño; únicamente en las plántulas de *C. spinosus* se encontró una relación positiva entre el grosor de la hoja y la magnitud del daño por herbívoros, esto sugiere que los caracteres medidos juegan un papel poco importante en la defensa foliar. Adicionalmente, el daño por forrajeros en todas las poblaciones y especies fue mayor que el causado por patógenos, mientras que el daño por minadores fue mucho menor a los otros dos. Únicamente en los adultos de *C. spinosus* se encontró variación entre poblaciones en los niveles de daño por forrajeros, por otro lado, solo en *C. megacanthus* se encontró una variación espacial considerable en los niveles de daño por patógenos, mientras que, tanto las plántulas como los adultos de *C. spinosus* presentaron niveles de daño sumamente bajos. Por otro lado, se observó un mayor nivel de daño en las plántulas, que en los adultos de *C. spinosus*. Así mismo, se encontró que las especies arbóreas presentaron mayores niveles de daño por forrajeros que la especie herbácea.



## ÍNDICE

<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>ANTECEDENTES</b>	<b>2</b>
<i>La selva baja caducifolia</i>	2
<i>Herbivoría</i>	2
Importancia de herbívoros y patógenos	2
Herbívoros	3
Hongos patógenos	3
Estudios de herbivoría en Selva Baja Caducifolia	4
<i>Defensas foliares</i>	5
Tipos de defensas y ecología	5
Teorías	5
<b>OBJETIVOS</b>	<b>8</b>
<b>MÉTODOS</b>	<b>9</b>
<i>Sitios de estudio</i>	9
Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala	9
Huatulco y Zimatán	9
Sistema Comunitario para el Manejo y Protección de la Biodiversidad	10
El Parque Nacional Huatulco	10
<i>Sistema de estudio</i>	11
El género <i>Cnidoscolus</i>	11
<i>Cnidoscolus megacanthus</i> Breckon	11
<i>Cnidoscolus spinosus</i> Lundell	11
<i>Cnidoscolus urens</i> (L.) Arthur	12
<i>Trabajo de campo</i>	12
<i>Análisis estadístico</i>	13
<b>RESULTADOS</b>	<b>15</b>
<i>Daño por hongos patógenos</i>	15
<i>Daño por insectos herbívoros</i>	16
Daño por forrajeros	16
Daño por minadores	17
<i>Relación entre los caracteres foliares y los niveles de daño</i>	17
<i>Caracteres foliares</i>	17
Expresión de los caracteres a nivel específico	17
Análisis conjunto de los caracteres	19

<b>DISCUSIÓN</b>	<b>20</b>
<i>Daño por hongos patógenos</i>	20
<i>Daño por insectos herbívoros</i>	20
Daño por forrajeros	20
Daño por minadores	21
<i>Ontogenia en <u>C. spinosus</u></i>	21
<i>Formas de crecimiento</i>	22
<i>Caracteres foliares y su relación con el daño por forrajeros</i>	22
<i>Perspectivas</i>	24
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>25</b>
<b>LITERATURA CITADA</b>	<b>26</b>

## INTRODUCCIÓN

Dos de los grupos más diversos de este planeta son los insectos herbívoros y los hongos patógenos de las plantas. Se ha sugerido que los insectos fitófagos de angiospermas representan cerca del 50% del total de especies de insectos (Dirzo *et al.*, 2004), y que los hongos fitopatógenos representan una tercera parte del total de las especies de hongos (Shivas y Hyde, 1997). Estas cifras nos hablan no solo de la importancia que tienen las interacciones entre las plantas y sus depredadores en términos ecológicos, sino también de su importancia a nivel evolutivo.

Las interacciones entre plantas, herbívoros y patógenos son complejas, en ellas intervienen una gran cantidad de factores bióticos y abióticos, es por esta razón que solo a través de estudios muy detallados se pueden comprender sus dinámicas. Lo anterior provoca que al estudiar en laboratorio, de manera aislada a los componentes de la interacción, se pierda el contexto ecológico de la misma, por lo cual, los estudios de campo pueden aportar una interpretación más completa de dichos sistemas. A pesar de esto, como señala Alexander (2010), para poder determinar el verdadero impacto de herbívoros y fitopatógenos, es necesario hacer un seguimiento durante toda la vida de la planta. Por ejemplo, la infección del pasto *Aegilops triuncialis* por el hongo *Ulocladium atrum* reduce el número y masa de las semillas, a la vez que debilita la testa, esto termina beneficiando a la planta, ya que facilita la germinación y aumenta el reclutamiento de plántulas (Elviner y Chapin, 2003).

La cantidad y tipo de daño ocasionado por los herbívoros y patógenos varía en función de la edad de la planta, su historia de vida, el tipo de vegetación y las condiciones macro y microambientales (Coley y Barone, 1996; Valverde *et al.*, 2001; Schoonhoven *et al.*, 2005; García-Guzmán y Morales, 2007). Estas variaciones pueden provocar diferentes patrones de virulencia y resistencia en las poblaciones (Burdon y Thrall, 2009). En las selvas bajas caducifolias una parte del año la gran mayoría de las plantas pierden las hojas, provocando que el daño que reciben se concentre en la temporada de lluvias. Actualmente hay pocos estudios que hayan evaluado la interacción entre los caracteres defensivos de las plantas y el daño ocasionado por herbívoros y patógenos en este tipo de vegetación, por ello en este estudio se explora en tres especies del género *Cnidocolus*: *C. urens*, *C. megacanthus* y *C. spinosus* la relación de la magnitud del daño (medida como la proporción de área foliar dañada) provocado por insectos herbívoros y hongos patógenos con algunos caracteres defensivos (tricomas urticantes y látex), y con caracteres foliares que se encuentran relacionados con la calidad nutricional de la hoja (contenido hídrico, grosor y área foliar específica). Además se compara la similitud de los caracteres entre dos especies con formas de crecimiento arbórea (*C. spinosus* y *C. megacanthus*) y una especie herbácea. Adicionalmente, en *C. spinosus* se hace la comparación entre dos etapas ontogenéticas: plántula y adulto. El género *Cnidocolus* resulta interesante debido a que sus especies poseen caracteres que parecen actuar como fuertes defensas, en particular los tricomas altamente urticantes y el látex. Además, en este género encontramos especies con diferentes formas de crecimiento (arbóreas, arbustivas y herbáceas), lo cual posibilita el estudio del papel que juegan los caracteres foliares en especies con distintas historias de vida.

## ANTECEDENTES

### *La selva baja caducifolia*

La selva baja caducifolia (SBC; *sensu* Miranda y Hernández, 1963), o bosque tropical caducifolio (*sensu* Rzedowski, 2006) es un tipo de vegetación dominado por árboles de entre 5 y 15 m de altura. Se caracteriza por poseer una marcada estacionalidad que se divide en una época húmeda, donde prácticamente todas las especies presentan hojas, y una época seca, de cinco a ocho meses de duración, en la que casi la totalidad de las especies arbóreas pierden las hojas (Miranda y Hernández, 1963). Esto tiene implicaciones importantes, en particular, la alta estacionalidad de la selva hace que muchos organismos (plantas y animales) concentren su actividad en el periodo de lluvias, así, por ejemplo, en Chamela, de 1,423 especies de artrópodos, 770 fueron observadas al inicio de la temporada de lluvias, mientras que al final de la temporada de secas solamente se registraron 151 (Pescador-Rubio *et al.*, 2002).

La SBC se distribuye en gran parte del territorio mexicano; la mayor extensión se encuentra en la vertiente del Pacífico, con grandes porciones de selva prácticamente ininterrumpidas desde el sur del estado de Sonora y suroeste de Chihuahua, hasta Chiapas y Centroamérica (Rzedowski, 2006); además existen algunas porciones en el centro y la vertiente atlántica del país. Debido a su gran extensión, la SBC abarca una variedad de climas (Trejo, 1999), aunque la mayor parte se encuentra ubicada en climas de tipo cálidos subhúmedos. Actualmente la SBC mexicana se encuentra amenazada, solo un 27% del total de esta vegetación permanece intacta, mientras que el restante 73% está altamente fragmentada, degradada, o ha sido eliminada por el cambio de uso de suelo (Trejo y Dirzo, 2000). Este tipo de vegetación provee diversos servicios ecosistémicos, entre los cuales destacan la recarga de mantos acuíferos, el mantenimiento de la fertilidad del suelo y la regulación del clima (Maass *et al.*, 2005). Como señalan Gallardo-Cruz *et al.* (2005), resulta curioso el hecho de que existan mayor cantidad de estudios relativos a las selvas altas perennifolias de México, en comparación a los que existen para las selvas bajas del país, ya que estas últimas ocupan una mayor extensión del territorio.

### *Herbivoría*

#### Importancia de herbívoros y patógenos

Las interacciones entre las plantas y sus consumidores (*i.e.* herbívoros y patógenos) tienen gran relevancia biológica, científica y social. El daño provocado por estos organismos ocasiona pérdidas millonarias en los sistemas agrícolas de todo el mundo (Jago, 1998; Losey y Vaughan, 2006; Chang *et al.*, 2013), y se ha estimado que a nivel mundial el daño por insectos herbívoros reduce el rendimiento de los cultivos entre 30 y 40% (Oerke *et al.*, 1994 en Pilon y Prendeville, 2004). Esto ha impulsado el crecimiento de las agroindustrias, cuyos productos impactan de diversas maneras a la sociedad y a los ecosistemas (Pimentel *et al.*, 1992; Lacey, 2002; Pilon y Prendeville, 2004; Séralini *et al.*, 2012). Por otro lado, a partir del estudio de estas interacciones se han propuesto algunas teorías de importancia en ecología y evolución, entre las que destacan el estudio de la

coevolución (Ehrlich y Raven, 1964) y la hipótesis de Janzen (1970) y Connell (1971) acerca de la influencia del daño por herbívoros en la diversidad de los sistemas tropicales (Hyatt *et al.*, 2003). En particular, las interacciones que se dan entre plantas e insectos han sido fuertemente estudiadas, por ejemplo, Johnson (2011) estima que de 1995 a 2011 se publicaron aproximadamente 12,000 artículos científicos en relación al tema.

### Herbívoros

Se les llama herbívoros a los animales que se alimentan de alguna parte de las plantas, ya sea de frutos, flores, tallos, semillas, raíces u hojas; los daños recibidos en cada uno de estos órganos impactan de diferentes maneras a la planta (Janzen, 1981). Los folívoros son aquellos animales que se alimentan de las hojas (ya que en este trabajo se habla únicamente de éstos, en adelante nos referiremos a ellos como herbívoros); existe una clara distinción entre los “grandes” herbívoros, como mamíferos y reptiles, y los “pequeños” herbívoros como los artrópodos y moluscos, ya que, mientras los primeros se alimentan de grandes porciones de la planta, los segundos generalmente consumen solo partes de las hojas, e individualmente infringen un daño más localizado (Sanson, 2006). En su conjunto, el impacto de los pequeños herbívoros, y en particular el ocasionado por insectos, se considera bastante mayor que el que ejercen los grandes herbívoros (Coley y Barone, 1996; Hunt, 2003).

La pérdida de tejido foliar implica una reducción de la superficie fotosintética, a lo cual las plantas reaccionan de diversas maneras, dependiendo en parte de la magnitud del daño (Parra-Tabla *et al.*, 2004). Algunos ejemplos de estas reacciones son la inducción de la producción de defensas, el aumento de inversión en producción de nuevas hojas, la disminución de la cantidad de néctar, cambios en la morfología floral, mayor o menor producción de semillas, así mismo, el daño puede afectar la adecuación de la planta, incluso afectándola en las temporadas subsiguientes (Agrawal, 1998; Abdala-Roberts y Parra-Tabla, 2005; Arceo-Gómez *et al.*, 2009; Parra-Tabla y Herrera, 2009). Adicionalmente, el daño provocado por herbívoros puede afectar de manera indirecta a otras interacciones que la planta sostenga, su habilidad competitiva, sus dinámicas poblacionales, así como la composición y diversidad vegetal del sitio, e incluso, a nivel ecosistémico la disponibilidad y velocidad del reciclaje de nutrientes (Crawley, 1989; Karban y Agrawal, 2002; Shädler *et al.*, 2003; Ohgushi, 2005; Neves *et al.*, 2010; Parker *et al.*, 2010; van Dam y Heil, 2011).

### Hongos patógenos

Las plantas sostienen una variedad de interacciones con hongos, éstas pueden ser benéficas o dañinas. Entre las primeras encontramos a las micorrizas y a los endófitos, que entre otros beneficios que otorgan a su hospedera, está el de disminuir el efecto o la incidencia del ataque por hongos patógenos (Borowicz, 2001; Arnold *et al.*, 2003; Herre *et al.*, 2007). Un grupo importante de hongos que afectan de manera negativa a las plantas es el de los hongos patógenos foliares, que en función de su mecanismo de infección se clasifican como biótrosos si se alimentan de tejido vivo, necrótrofos si consumen tejido muerto, o hemibiótrosos si en un primer momento actúan

como biótrofos y posteriormente como necrótrofos (Oliver e Ipcho, 2004). El daño provocado por hongos patógenos ha sido menos estudiado que el de los herbívoros, sin embargo puede llegar a ser comparable con el que estos últimos ocasionan (Allan *et al.*, 2010). Por su parte, el ataque por herbívoros puede afectar el establecimiento de microorganismos patógenos, aunque el efecto de uno sobre el otro varía en función de las especies interactuantes, las condiciones microclimáticas y las variaciones temporales (Kruess, 2002; Eyles *et al.*, 2007).

En las hojas se deposita una enorme cantidad de esporas, los primeros sistemas de defensa que actúan sobre éstas son las características físicas de la hoja, como la presencia de tricomas o la composición de la cutícula, que impiden la colonización y penetración de las hifas (Łaźniewka *et al.*, 2012). Las esporas que logran germinar e introducirse en la hoja disparan en la planta una serie de procesos a nivel molecular, entre los que se incluye la modificación de la pared celular y la activación de mecanismos químicos de defensa (Hückelhoven, 2007; Mengiste, 2012; Underwood, 2012). La incidencia y magnitud del daño por patógenos se encuentra generalmente relacionada de manera positiva con la humedad y temperatura del sitio, aunque también influyen las condiciones microclimáticas, además de la diversidad y riqueza específica de la comunidad vegetal (Kranz, 1990; Mitchel *et al.*, 2002; Lau *et al.*, 2008). A nivel del individuo, los hongos patógenos pueden llegar a afectar la interacción del hospedero con otros depredadores, reducir la adecuación de su hospedero, así como su crecimiento y supervivencia (Alexander y Burdon, 1984; Krause y Raffa, 1992). Además, los hongos patógenos pueden afectar la productividad, composición de especies y el reciclaje de nutrientes dentro del ecosistema (Allan *et al.*, 2010).

#### Estudios de herbivoría en Selva Baja Caducifolia

La herbivoría ha sido poco estudiada en las selvas bajas caducifolias (Dirzo y Domínguez, 2002), debido a ello es difícil establecer con certeza patrones generales al respecto, sin embargo, algunas de las características más generales parecen ser la marcada estacionalidad de la herbivoría - dependiente de las lluvias y la producción de hojas-, y la presencia de uno o dos momentos máximos de herbivoría durante la temporada de lluvias; el primero concentrado en el inicio de las lluvias y el segundo a la mitad de la temporada. Destaca también una mayor magnitud de daño en comparación con otros tipos de vegetación (*e.g.* selvas medianas y altas), así como la reducida variación interanual en la magnitud del daño promedio a nivel de la comunidad (Janzen, 1981; Dirzo y Domínguez, 1995; Filip *et al.*, 1995; Coley y Barone, 1996; Dirzo y Domínguez, 2002). Por otra parte, debido a la poca información sobre hongos patógenos en las SBC, resulta imposible señalar patrones generales para este tipo de daño, sin embargo se ha detectado que la mayoría de las plantas muestran evidencia de daño por hongos patógenos foliares; los niveles de daño son bajos y muy similares a los observados en selvas altas perennifolias (G. García-Guzmán, com. pers.).

## Defensas foliares

### Tipos de defensas y ecología

Las plantas poseen caracteres que reducen o evitan el daño por herbívoros y hongos patógenos, los cuales son conocidos como *caracteres de resistencia* (Núñez-Farfán *et al.*, 2007). En función de su modo de acción éstos se clasifican como defensas directas (físicas y químicas), indirectas (*e.g.* biológicas) o fenológicas (Coley y Barone, 1996). Las defensas químicas son las que más se han estudiado; sin embargo, Carmona *et al.* (2011) señalan que la susceptibilidad de las plantas se encuentra más relacionada con sus defensas físicas y con las características morfológicas de la planta, que con la concentración de metabolitos secundarios, lo cual posiblemente se deba a que estas defensas actúan de manera menos específica que las químicas, esto provoca que la presión que ejercen los herbívoros sobre las defensas físicas sea mayor que la que ejercen sobre los metabolitos secundarios. El tipo de defensas que una planta presenta depende tanto de factores genéticos como ambientales, así como del tipo de daño que la planta reciba (Bricchi *et al.*, 2010). Por ejemplo, Becerra (2007) encontró que la magnitud de la diferencia en la composición química de las hojas de especies del género *Bursera* que coexisten, está relacionada con el grado de especialización de los herbívoros de la zona. A pesar de que las plantas presentan una gran cantidad de caracteres que pudieran considerarse de resistencia, su papel defensivo depende tanto de la función que desempeñan en la planta, como de la identidad del organismo atacante (Dussord y Denno, 1991; Karban y Agrawal, 2002; Futuyma y Agrawal, 2009), razón por la cual, los caracteres no pueden suponerse *a priori* como defensivos. Esto podría explicar la ausencia del efecto defensivo encontrado en algunos estudios (*e.g.* Oliveira *et al.*, 2012; Ramos-Calderón, 2012).

### Teorías

Para tratar de dar explicación en términos ecológicos y evolutivos a la diversidad de formas y niveles de defensa, se han elaborado una serie de ideas conocidas como “teorías de defensas de las plantas”. Stamp (2003) reconoce cuatro teorías principales, de las cuales dos son relevantes para este estudio:

- 1) La “teoría de la defensa óptima” (McKey, 1979; Rhoades, 1979) supone que las plantas al defenderse maximizan su adecuación, sin embargo, debido a su carácter tautológico, resulta difícil aplicar esta idea en la práctica (sin embargo ver: Pavia *et al.*, 2002; McCall y Foryce, 2010). De esta teoría se deriva la llamada “teoría de la apariencia de las plantas” (Feeny, 1976), que supone que las plantas más “aparentes” -o evidentes-, como los árboles, son más atacadas debido a que representan un recurso fácil de localizar para los herbívoros, razón por la cual deberían presentar mayor cantidad de defensas, por el contrario, aquellas plantas menos evidentes, como algunas hierbas pequeñas o poco comunes, deberían ser atacadas en menor grado, y por la misma razón presentar menos defensas.

2) La “hipótesis de la tasa de crecimiento” (Coley *et al.*, 1985) predice que la cantidad de defensas que una planta posee está en relación inversa a su tasa de crecimiento, esto debido a que supone que la velocidad de crecimiento de la planta está determinada genéticamente, lo cual la obliga a invertir sus recursos de manera que no limite su desarrollo. Así, por ejemplo, una planta de rápido crecimiento debería presentar una menor cantidad de defensas.

Hay ciertos problemas asociados a estas ideas, entre los cuales destacan el que no son mutuamente excluyentes y que ambas han sido refutadas en mayor o menor grado (Walters, 2010), lo que dificulta la selección de alguna de ellas para abordar un sistema particular. Además, como reconoce Stamp (2003), la mayor aportación de todas las teorías no es que se puedan hacer predicciones acertadas con base en ellas, sino que han impulsado la investigación acerca de fenómenos particulares. Ante esta perspectiva, algunos autores (ver Stamp, 2003 y referencias en el artículo) han propuesto la unificación de las teorías para generar nuevas hipótesis que permitan hacer predicciones más claras y refutables, mientras que otros autores postulan la imposibilidad de realizar una síntesis que dé explicación a todos los casos (Berenbaum, 1995).

Por otra parte, existen tres teorías que buscan explicar el cambio en la expresión de las defensas a lo largo de la ontogenia de la planta. Una señala (Herms y Mattson, 1992) que la producción de defensas es costosa, por lo cual la planta poseerá menor cantidad de defensas durante sus primeras etapas. Una segunda idea, propuesta por Bryant *et al.* (1992) postula justo lo contrario, ellos proponen que el papel de los herbívoros es primordial, suponiendo que su efecto debiera ser más importante cuando menor cantidad de hojas posee la planta (*i.e.*, durante sus primeras etapas de desarrollo), lo que ocasionaría que los juveniles y las plántulas estuvieran mejor defendidos que los adultos. Por último, en la teoría propuesta por Boege y Marquis (2005) tratan de dar mayor complejidad a la explicación de los cambios ontogenéticos, señalando que la inversión en defensas deberá estar relacionada con la cantidad de energía que pueda adquirir la planta, así como con el aporte en términos reproductivos de cada etapa ontogenética. En una revisión reciente Barton y Koricheva (2010) destacan que las tres ideas han sido demostradas en mayor o menor grado, por lo cual resulta imposible definir un patrón general. Adicionalmente, dichas autoras resaltan el simplismo excesivo con que estas ideas tratan a los cambios ontogenéticos. El problema de si es, o no, posible generar una teoría unificada para explicar las defensas foliares, forma parte de una discusión más amplia acerca del monismo y el pluralismo teórico, y sobre la importancia relativa de las teorías en la biología (ver p. ej. Beatty, 1996).

Tradicionalmente se han estudiado los caracteres de resistencia partiendo del supuesto de que son redundantes y asumiendo que cada uno actúa independientemente de los demás, sin embargo, pocas veces se ha comprobado tal situación (Agrawal, 2006). Con el fin de tener un marco conceptual más amplio desde el cual abordar el estudio de las defensas foliares, Agrawal y Fishbein (2006) desarrollaron el concepto de “síndrome de defensa” y comprobaron su existencia. Dicho concepto hace alusión al carácter “multivariado” de las defensas foliares y destaca la existencia de conjuntos de caracteres de resistencia que covarían, ya sea como producto de la conservación de los caracteres a partir de un ancestro común, o por convergencia adaptativa. El



estudio de los síndromes de defensa antecede al artículo de Agrawal y Fishbein (*e.g.* Kursar y Coley, 2003); sin embargo, ha recibido impulso como enfoque metodológico luego de la publicación del mismo, así por ejemplo, da Silva y Batalha (2011) estudiaron 61 especies del cerrado brasileño y encontraron cinco tipos de síndromes, por su parte, Pringle *et al.* (2011) al comparar los síndromes de defensa de las especies de una SBC contra los de especies de selva mediana, encontraron que ambos tipos de vegetación poseen síndromes distintivos, posiblemente debido a las diferentes condiciones bióticas y ambientales. Más recientemente, un estudio de grandes dimensiones pone en duda la posibilidad de caracterizar las defensas foliares en síndromes; al comparar 10 caracteres foliares en 261 especies de todo el mundo, Moles *et al.* (2013) encontraron que había muchos grupos pequeños de especies con caracteres similares, y no grupos grandes, como predice la teoría de los síndromes de defensa. El concepto de “síndrome” ha sido criticado por simplista (Waser *et al.*, 1996), a pesar de lo cual, el estudiar las defensas de las plantas desde este enfoque permite una mejor comprensión de las interacciones planta-depredador, aunque, al mismo tiempo, resulta sumamente complicado realizar predicciones sobre el comportamiento de un sistema en particular.

## OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es determinar si existe similitud en algunos caracteres de defensa foliar física de tres especies del género *Cnidoscolus*, con diferentes estrategias de historia de vida.

Los objetivos particulares que se derivan del anterior son:

- Cuantificar y describir el daño foliar causado por hongos patógenos e insectos herbívoros (forrajeros y minadores).
- Determinar si existe una relación entre los caracteres de defensa (densidad de tricomas, grosor de las hojas, contenido hídrico, área foliar específica y producción de látex) y el daño provocado por insectos herbívoros y hongos patógenos.
- Comparar los niveles de daño y los caracteres foliares en adultos y plántulas de *Cnidoscolus spinosus*.

## MÉTODOS

### *Sitios de estudio*

El estudio se realizó en dos zonas: la reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco y en la región de Huatulco y Zimatán, Oaxaca. En esta última zona se encuentran el Parque Nacional Huatulco y el Sistema Comunitario para el Manejo y Protección de la Biodiversidad (SICOB). A continuación se ofrece una descripción breve de ambas zonas.

#### Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala

La Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (RBCC) se encuentra ubicada en la costa del estado de Jalisco, en el municipio La Huerta (19°29' y 19°34' norte y 104°58' y 105°04' oeste) y está contenida en una de las Regiones Prioritarias de Conservación (RTP-63) propuestas por la CONABIO (Arriaga *et al.*, 2000). Esta reserva fue decretada en 1993, aunque ya desde la década de 1970 la estación biológica de Chamela de la UNAM se había establecido como área de conservación. La RBCC posee una extensión de poco más de 13,000 ha que pertenecen al Instituto de Biología de la UNAM, la Fundación Ecológica de Cuixmala A. C., la Universidad de Guadalajara, el Ejido Rincón de Ixtán y a algunos pequeños propietarios. La zona se encuentra en buen estado de conservación, aunque actualmente se enfrenta al problema de los desarrollos turísticos masivos (CTA-RBCC, 2010; Hernández, 2010; Ávila-García y Luna-Sánchez, 2013). En esta región la precipitación se concentra principalmente en cinco meses (junio a octubre), la precipitación media anual es de 788 mm (1977-2000); el clima es cálido subhúmedo, con una temperatura media anual de 24.6°C (1978-2000) y una oscilación media mensual de 4.3°C (Noguera *et al.*, 2002). La biota de la región se encuentra muy bien estudiada; para la flora se tiene un registro de 1149 especies, pertenecientes a 125 familias, en su mayoría plantas vasculares, las mejor representadas son: Leguminosae (160 especies), Euphorbiaceae (94) y Compositae (62) (Noguera *et al.*, 2002). En esta zona se tiene el registro de *C. spinosus* y *C. urens*. Por otra parte, se han registrado siete tipos de vegetación, con predominancia de la SBC, que se distribuye principalmente en cerros y lomeríos.

#### Huatulco y Zimatán

La región de Huatulco y Zimatán, Oaxaca se encuentra en las estribaciones de la Sierra Madre del Sur, en una de las Regiones Prioritarias de Conservación (RTP-129) propuestas por la CONABIO (Arriaga *et al.*, 2000). En esta área se encuentran zonas con SBC, éstas poseen un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano, con una precipitación media anual de entre 1,000 y 1,500 mm, 97% de los cuales se presentan entre junio y octubre. La temperatura media anual es de 28°C, con oscilaciones menores a los 5°C. Los terrenos son de poca elevación (0-200 m.s.n.m.) y con pendientes moderadas (CONANP, 2010). En cuanto al género *Cnidocolus*, en esta zona se han reportado las especies: *C. megacanthus*, *C. multilobus*, *C. tubulosus* y *C. urens* (Castillo-Campos *et al.*, 1997; Salas-Morales *et al.*, 2003; Salas-Morales *et al.*, 2007). En esta región se ubican el Parque Nacional Huatulco (PNH) y el Sistema Comunitario para el Manejo y Protección de la Biodiversidad

(SICOBI), a continuación se describen brevemente algunos aspectos biológicos e históricos de ambos sitios.

#### Sistema Comunitario para el Manejo y Protección de la Biodiversidad

El Sistema Comunitario para el Manejo y Protección de la Biodiversidad (SICOBI) se estableció en 2002 por el interés conjunto de varias comunidades y asociaciones civiles, así como por la participación de académicos y algunos sectores del gobierno (Téllez-Ramírez, 2012). El SICOBI abarca aproximadamente 98,000 ha (35% del área del complejo hidrológico Copalita-Zimatán-Huatulco), dentro de las cuales viven alrededor de 23,000 personas. Este sistema de reservas comunitarias representa uno de los ejemplos más importantes a nivel nacional de áreas naturales protegidas no gubernamentales (Galindo, 2010). Actualmente participan en él las comunidades: San Miguel del Puerto, Santa María Xanadi, Benito Juárez, San Felipe Lachillo, La merced del Potrero, Santa Catarina Xanaguia, San José Ozoltepec, San Francisco Ozoltepec, San Juan Ozoltepec y Santo Domingo Ozoltepec. En su conjunto, el SICOBI se extiende altitudinalmente de los 3,750 m, hasta el nivel del mar, protegiendo diferentes tipos de vegetación (González y Miranda, 2003), desde bosques de pinos hasta selvas bajas caducifolias, mismas que representan un área de 20,000 ha. Aunque no existen estudios biológicos para el sistema en su conjunto, de la región de Zimatán se tiene un estudio florístico bastante completo (Salas-Morales *et al.*, 2003) en el cual se destaca la existencia de nueve tipos de vegetación y 1,382 especies vegetales de 144 familias distintas, las mejor representadas son: Leguminosae (245 especies), Poaceae (66) y Euphorbiaceae (54), además se tiene registro de 20 especies protegidas por la NOM-059ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002).

#### El Parque Nacional Huatulco

El Parque Nacional Huatulco (PNH) se ubica a 15°39' y 15°47' norte y 96°06' y 96°15' oeste. En 1998 se decreta Área Natural Protegida como fruto del esfuerzo de diversos actores sociales y gubernamentales. Esta zona había sido previamente expropiada al municipio de Santa María Huatulco en 1984 para la creación del Desarrollo Turístico Integral Bahías de Huatulco (CONANP, 2003). El PNH cuenta con una extensión terrestre y otra marina, que en su conjunto abarcan un área aproximada de 12,000 ha. Existen dos estudios acerca de la flora de la región: Castillo-Campos *et al.* (1997) y Salas-Morales *et al.* (2007). En el segundo de estos, los autores destacan la existencia de ocho tipos de vegetación, en los cuales se han registrado 736 especies vegetales de 91 familias distintas, siendo las más representadas: Leguminosae (146 especies), Euphorbiaceae (48) y Asteraceae (42); en este mismo estudio se destaca la presencia de 14 especies con algún estatus de conservación según la NOM-059ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002).

## Sistema de estudio

### El género *Cnidoscolus*

El género *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae) es endémico de América y contiene a unas 50 especies, principalmente distribuidas en México y Brasil, aunque también en el Caribe y Sudamérica (Webster, 2009). Las plantas de este género se encontraban anteriormente clasificadas como pertenecientes a *Jatropha*. La descripción original de *Cnidoscolus* fue publicada en 1827 por Ioanne Emanuele Pohl, quien propuso el nombre a partir de las raíces griegas: κνίδη “ortiga”, y σκολος “cuerpo agudo”. McVaugh (1944) menciona que las características que diferencian a *Cnidoscolus* de *Jatropha* son el perianto blanco, así como la presencia de glándulas peciolares y tricomas urticantes. De acuerdo con Webster (2009) este género está compuesto por árboles, arbustos y hierbas monoicas armadas con tricomas urticantes y látex. Las hojas son alternas, simples, palmatilobadas y el peciolo presenta glándulas en el ápice. Las inflorescencias son dicasios, con flores apétalas y cáliz petaloide. Las flores estaminadas presentan cáliz gamófilo con 8-10 estambres. Las flores pistiladas son sésiles o cortamente pediceladas, con 4-5 sépalos libres, con estilos libres, multífidos o laciniados. El fruto es capsular, con semillas carunculadas. Uno de los caracteres más importantes en *Cnidoscolus* es la presencia de tricomas urticantes, que pueden llegar a medir hasta 1.3 cm; éstos parecen ser un mecanismo de defensa, ya que al contacto con la piel producen una muy fuerte irritación (Lutz, 1914; Scheman y Conde, 2001).

#### *Cnidoscolus megacanthus* Breckon (Fernández Casas, 2008)

Árbol o arbusto, de 8 a 14 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) y de 3-8 m de altura; el tronco y las ramas presentan abundantes acúleos de 5 a 12 mm rematados en una seta urticante. Presenta una corteza gris algo lustrosa, exfoliante en finas capas; el leño es blanco y blando. Las hojas presentan un peciolo glabro y cilíndrico, el haz es ligeramente cóncavo, armado con tricomas urticantes abundantes o esparcidos, de entre 2.5 y 5 mm, sostenidos sobre un pedúnculo cilíndrico. El limbo es palmatilobado con siete nervios principales radiales, tanto el haz como el envés son verdes, aunque más pálido el envés, el margen es dentado u ondulado y presenta tricomas urticantes. La inflorescencia es un dicasio, tanto las flores masculinas como las femeninas son blancas y carecen de tricomas urticantes. Las flores estaminadas contienen 10 estambres en dos verticilos de longitud desigual. Las flores pistiladas son sésiles o pedunculadas, con sépalos libres que se desprenden independientes. El fruto es de 12-15 x 9-12 mm, elipsoide cuando maduro, con tricomas urticantes dispersos. El epíteto específico “*megacanthus*” proviene de las raíces griegas grande (μέγας) y espina (άκανθα). Esta especie se ha registrado en Nicaragua, México, Guatemala y Costa Rica; se le llama “mala mujer” o “mala mujer macho”.

#### *Cnidoscolus spinosus* Lundell (Lundell, 1945)

Arbusto arborescente o árbol pequeño de hasta 5 m de altura; las ramas son largas, glabras y están armadas con tricomas rígidos tipo espina de hasta 1.3 cm. El peciolo es grueso, largo y con pocos tricomas urticantes, con una glándula larga y carnosa en el ápice del peciolo. La lámina foliar

mide entre 9-20 cm de largo y de 12-29 cm de ancho, con 3-5 lobos primarios, las hojas jóvenes poseen gran cantidad de tricomas urticantes en el haz, las hojas maduras contienen menores cantidades, o no los poseen. El envés tiene mayor cantidad de tricomas urticantes en las venas principales. El lobo principal se extiende casi hasta la mitad de la lámina. Los márgenes foliares son dentados. La inflorescencia es larga, de hasta 25 cm, con tricomas urticantes. Las flores estaminadas son blancas, el cáliz mide aproximadamente 13 mm de largo. Las flores pistiladas tienen el cáliz deciduo en una pieza, finamente pubescente, de cerca de 8 mm de largo. Las cápsulas miden aproximadamente 1 cm de largo cuando maduras y presentan tricomas urticantes. Esta especie solo se ha registrado en México; comúnmente se le llama “hiedra” o “mala mujer”.

*Cnidoscolus urens* (L.) Arthur (Missouri Botanical Garden, 2009)

Especie descrita originalmente por Linneo (1753) como *Jatropha urens*, en 1921 es clasificada como *Cnidoscolus urens* (Arthur, 1921). Herbácea anual de 0.5-2 m de alto, a veces leñosas, con tricomas urticantes en las hojas. Las ramas están armadas densamente con tricomas urticantes, pero sin espinas leñosas. Las hojas presentan 3-5 lobos, de 5-15 cm de largo y 8-18 cm de ancho, el peciolo mide de 3-15 cm de largo y posee glándulas en el ápice. Las inflorescencias son dicasios de 5-15 cm de largo, con 3-8 flores pistiladas. Las flores poseen un cáliz blanco. Las flores pistiladas presentan un cáliz dividido en segmentos, con estilo largo y ramificado. La cápsula es de 10-12 mm de largo. Esta especie se distribuye desde México hasta Argentina; comúnmente se le conoce como “chichicaste” o “mala mujer”.

#### *Trabajo de campo*

El trabajo de campo se realizó durante los meses de septiembre a octubre de 2011 en Chamela, Jalisco y en Huatulco, Oaxaca. Se estudiaron tres especies del género *Cnidoscolus*, una de ellas herbácea –*C. urens*–, las otras dos arbóreas –*C. spinosus* y *C. megacanthus*. De *C. spinosus* se muestrearon tanto individuos adultos como plántulas, de las otras dos especies solo se consideraron los adultos. Para cada especie, o etapa ontogenética, se ubicaron tres poblaciones geográficamente distantes entre sí (Tabla 1), en cada una de estas poblaciones se muestrearon 30 individuos. A cada individuo se le cortaron entre 3 y 30 hojas, dependiendo de la cantidad de hojas que tuviera la planta. Se tomaron fotos de todas las hojas y las imágenes fueron procesadas con el programa Win-fovia (Regent Instruments Canada Inc., 2007) para obtener el área foliar total, así como el área dañada por hongos fitopatógenos e insectos herbívoros. El daño provocado por insectos herbívoros fue clasificado de la siguiente manera: la remoción de partes de la hoja fue considerada como un daño por forrajeros y el daño en el mesófilo de la hoja fue clasificado como daño por minadores, este último no fue considerado para los análisis estadísticos debido a su baja frecuencia. El daño causado por hongos fitopatógenos no fue clasificado en distintas categorías debido a que visualmente todos los daños eran muy similares.

**Tabla 1.** Poblaciones por especie. pl.=plántula, ad.=adulto, RBCC=Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, PNH=Parque Nacional Huatulco, SICOB= Sistema comunitario para el manejo y protección de la biodiversidad.

<i>C. spinosus</i> (pl.)	<i>C. spinosus</i> (ad.)	<i>C. megacanthus</i> (ad.)	<i>C. urens</i> (ad.)
Cuixmala (RBCC)	Cuixmala (RBCC)	Entrega (PNH)	Bocana (PNH)
Rio (RBCC)	Eje (RBCC)	Mazcalco (SICOB)	Desviación (SICOB)
Tecuan (RBCC)	Rosadas (RBCC)	Zimatán (SICOB)	Mojón (SICOB)

Adicionalmente, a tres hojas de cada individuo se les midieron los siguientes caracteres: contenido hídrico, área foliar específica, grosor, contenido de látex y densidad de tricomas urticantes por  $\text{cm}^2$  en el haz y el envés. El contenido hídrico se encuentra correlacionado con la proporción del mesófilo de la hoja, así como con el contenido de nitrógeno, y está asociado a la eficiencia del consumo por parte del herbívoro (Scriber, 1977; Mattson y Scriber, 1987; Granier y Laurent, 1994), para obtenerlo, las hojas fueron pesadas en el campo (peso fresco) y posteriormente secadas y repesadas (peso seco). El contenido hídrico se calculó como:  $100(1 - (\text{peso seco}/\text{peso fresco}))$ . El área foliar específica (SLA) es una medida asociada de manera negativa con la rigidez de la hoja, así como con su densidad y grosor (Vile *et al.*, 2005; Moles *et al.*, 2011), se calculó como:  $(\text{área de la hoja (cm}^2)/\text{peso seco (g)})$ . Para obtener la densidad de tricomas urticantes por  $\text{cm}^2$  en el haz y envés de las hojas, con un microscopio estereoscópico se contó la cantidad de tricomas en áreas de 1 a 4  $\text{cm}^2$  en tres partes de la hoja: porción media del lobo central, y a ambos lados de la base de la lámina, estas medidas fueron escaladas a 1  $\text{cm}^2$  y promediadas. El grosor de la hoja se encuentra relacionado de manera negativa con la tasa fotosintética y el crecimiento, y de manera positiva con el costo energético de la hoja (Vile *et al.*, 2005), este carácter se midió en la hoja fresca con un micrómetro digital Mitutoyo (mod. 293-330). Para medir el contenido de látex se realizó un procedimiento similar al usado por Agrawal y Fishbein (2006), se utilizaron círculos de papel filtro de aproximadamente 1 cm de radio, estos fueron pesados a microgramo. Posteriormente, en el campo, al realizar el corte de las primeras tres hojas el látex que escurría del peciolo se colectó en los papeles filtro, los papeles fueron secados y repesados para obtener el peso del látex en miligramos.

#### *Análisis estadístico*

Para cada especie se buscó probar la relación entre los distintos caracteres foliares y la magnitud (proporción de área foliar dañada) del daño por hongos patógenos e insectos herbívoros. Se realizaron regresiones logísticas múltiples y se usó el criterio de eliminación regresiva. Debido a la subdispersión de los residuales, los parámetros de la regresión se obtuvieron a partir de cuasi verosimilitud, se utilizó la función de enlace logit.

Adicionalmente, para la población de Zimatán, de la especie *C. megacanthus*, se probó si los caracteres foliares influían en la incidencia del daño (proporción de hojas dañadas por individuo) por hongos patógenos, para lo cual se realizó una regresión logística múltiple usando el criterio de eliminación regresiva. Los parámetros del modelo se obtuvieron a partir de cuasi verosimilitud, se utilizó la función de enlace logit. Únicamente en población la población de Zimatán se probó dicha

relación, debido a que en el resto hubo gran cantidad de individuos con porcentajes muy bajos (cero, o cercanos a cero) de área foliar dañada (Fig. 1). En esta misma población se probó si había una asociación entre la magnitud del daño causado por insectos herbívoros y el provocado por hongos patógenos por medio de una correlación de Spearman.

Se probó la diferencia en la magnitud de daño entre poblaciones de una misma especie y etapa ontogenética con la prueba de Kruskal-Wallis, para aquellas especies en las que se encontraron diferencias estadísticamente significativas se aplicaron pruebas de Mann-Whitney-Wilcoxon con la corrección de Bonferroni para probar las diferencias entre pares de poblaciones. Para verificar la diferencia entre adultos y plántulas de *C. spinosus* se realizó una prueba de Mann-Whitney-Wilcoxon.

Para describir la similitud de los caracteres foliares de las poblaciones se realizó un dendograma a partir de un cluster jerárquico obtenido por el método de Ward. Con el fin de controlar la covarianza entre los caracteres de las distintas especies, se realizó un análisis de componentes principales, el cluster se hizo con las distancias euclidianas entre los scores obtenidos de los primeros tres componentes, que en conjunto contenían el 92.4% de la varianza. Debido a que los ejes obtenidos en el análisis de componentes principales son ortogonales, se puede calcular la matriz distancias euclidianas entre los puntos. Además, a través de este procedimiento se puede hacer un cluster más robusto, ya que se elimina una porción de la varianza de los datos (Husson *et al.*, 2010).

Todos los análisis se realizaron en el programa R (R Core Team, 2012). Para el análisis de cluster se utilizaron las medias poblacionales de los caracteres foliares y los niveles de daño, para el resto de los análisis se utilizaron las medias por individuo.

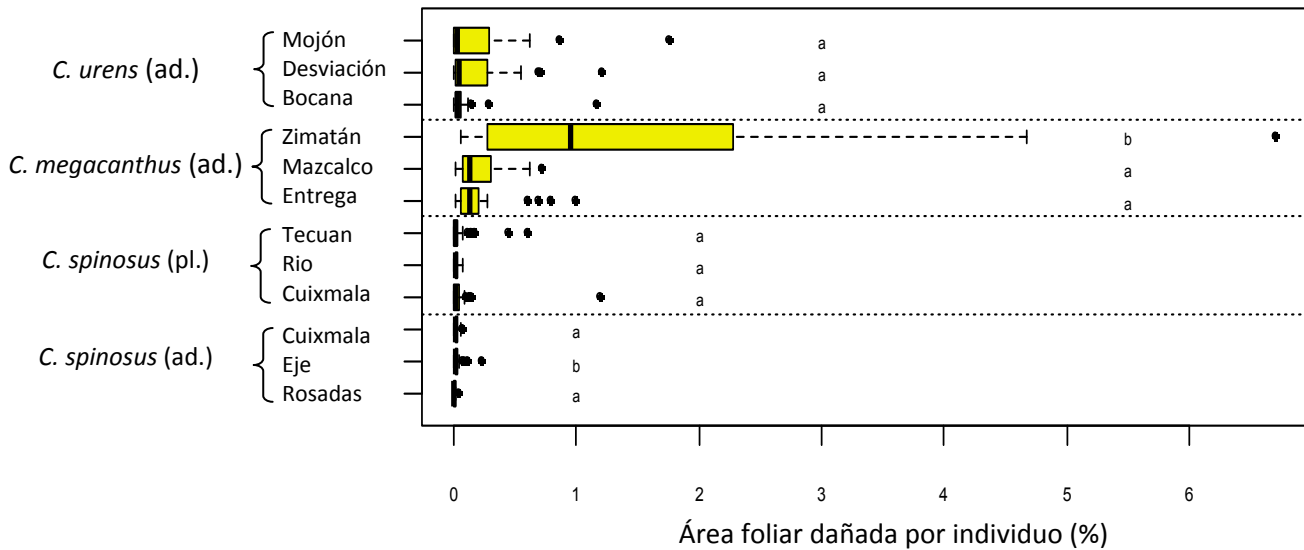


## RESULTADOS

### Daño por hongos patógenos

En relación al daño por hongos patógenos, únicamente se observó daño por necrótrofos, cuyos síntomas fueron puntos o manchas oscuras. *C. spinosus* fue la especie que presentó una menor magnitud de ataque (Fig. 1), tanto los individuos adultos como las plántulas presentaron daños muy bajos, cuyas medias ( $\bar{x}$ ) y errores estándar (e.e.), y medianas ( $\tilde{x}$ ) y rangos intercuartílicos (IQR) fueron:  $\bar{x}=0.02$  (e.e.=0.0004, n=88),  $\tilde{x}=0.009$  (IQR=0.02) para los adultos, y  $\bar{x}=0.05$  (e.e.=0.0017, n=86),  $\tilde{x}=0.01$  (IQR=0.029) para las plántulas. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones de las plántulas (Kruskal-Wallis  $\chi^2=1$ , v=2, p=0.6), pero sí entre las poblaciones de los adultos (Kruskal-Wallis  $\chi^2=24.97$ , v=2, p<0.001).

Por otro lado, *C. megacanthus* fue la especie que presentó la mayor magnitud de este tipo de daño ( $\bar{x}=0.64$ , e.e.=0.012, n=90;  $\tilde{x}=0.18$ , IQR=0.52), aunque hubo una gran variación entre poblaciones (Kruskal-Wallis  $\chi^2=32.3$ , v=2, p<0.001), una de ellas (Zimatán) presentó un daño bastante superior al resto ( $\bar{x}=1.53$ , e.e.=0.05, n=30,  $\tilde{x}=0.94$ , IQR=1.87). *C. urens* presentó niveles de daño promedio bajos ( $\bar{x}=0.15$ , e.e.=0.003, n=90;  $\tilde{x}=0.02$ , IQR=0.1) y similares entre localidades (Kruskal-Wallis  $\chi^2=2.1$ , v=2, p=0.34).



**Figura 1.** Variación entre localidades, especies y etapas de desarrollo del área foliar dañada de *Cnidoscopus* spp. por hongos patógenos. En cada localidad n=30. (pl.= plántula, ad.=adulto). Letras iguales en un mismo tipo de planta reflejan que no hay diferencias estadísticamente significativas entre ellas (pruebas de Mann-Whitney-Wilcoxon).

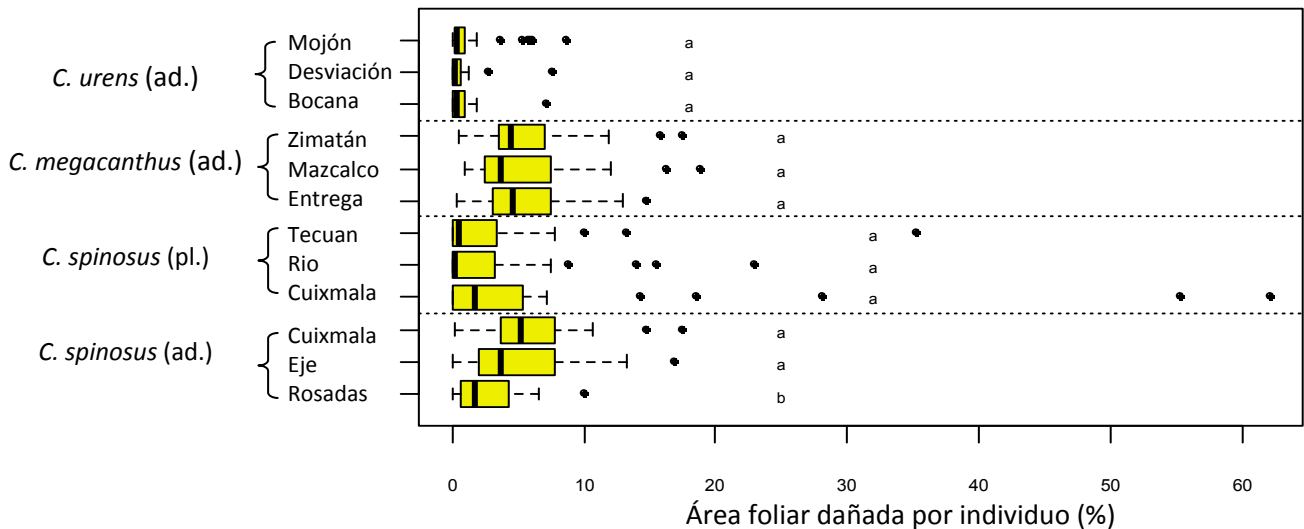
## Daño por insectos herbívoros

### Daño por forrajeros

Todas las especies tuvieron un nivel de daño foliar bajo (Fig. 2). La especie que presentó menor magnitud de daño fue *C. urens* ( $\bar{x}$ =0.94, e.e.=0.02, n=90;  $\tilde{x}$ =0.24, IQR=0.67), gran cantidad de los individuos de esta especie (51%) no mostraron ningún daño por herbívoros. En esta especie no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones (Kruskal-Wallis  $\chi^2=0.74$ , v=2, p=0.68). Las poblaciones de *C. megacanthus* presentaron niveles de daño bastante constantes (Kruskal-Wallis  $\chi^2=0.57$ , v=2, p=0.75), y en general superiores a los de las otras especies ( $\bar{x}$ =5.64, e.e.=0.04, n=90;  $\tilde{x}$ =4.45, IQR=4.27).

Por su parte, las poblaciones de los adultos de *C. spinosus* ( $\bar{x}$ =4.51, e.e.=0.04, n=88;  $\tilde{x}$ =3.72, IQR=4.71) presentaron niveles diferentes (W=2340, p<0.001) y superiores de daño que las plántulas ( $\bar{x}$ =4.69, e.e.=0.12, n=86;  $\tilde{x}$ =0.76, IQR=4.12); la magnitud del daño fue por lo general menor al 10%. En los adultos de esta especie se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones (Kruskal-Wallis  $\chi^2=12.46$ , v=2, p=0.002), además se registraron diferencias estadísticamente significativas entre la población de Rosadas con las poblaciones de Eje y Cuixmala (Fig. 2). En las plántulas de esta especie 35% de los individuos no presentaron daño, sin embargo, aquí también encontramos los individuos con mayor cantidad de daño promedio - cinco individuos con un daño promedio mayor al 20%-, a pesar de lo cual no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre sus poblaciones (Kruskal-Wallis  $\chi^2=1.75$ , v=2, p=0.41).

No se encontró una asociación entre los niveles de daño provocados por forrajeros y por hongos fitopatógenos en la población de Zimatán, Huatulco de la especie *C. megacanthus* ( $\rho=-0.16$ , p=0.39, n=30).



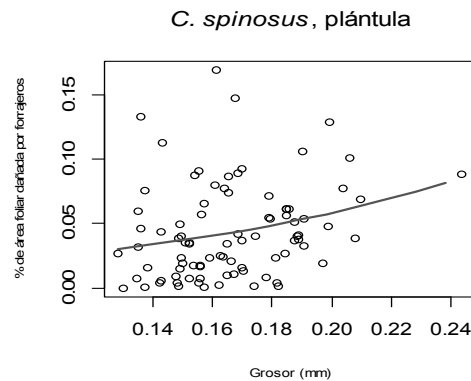
**Figura 2.** Variación entre localidades, especies y etapas de desarrollo del área foliar dañada de *Cnidocolus* spp. por forrajeros. En cada localidad n=30. (pl.= plántula, ad.=adulto). Letras iguales en un mismo tipo de planta reflejan que no hay diferencias estadísticamente significativas entre ellas (pruebas de Mann-Whitney-Wilcoxon).

## Daño por minadores

El daño por minadores fue muy bajo tanto en porcentaje de área foliar dañada, como en incidencia. Para los adultos de *C. spinosus*, de un total de 1669 hojas revisadas, solo se encontraron nueve hojas dañadas por minadores, mientras que para las plántulas, de 499 hojas, solo en una se observó este tipo de daño. Por otro lado, para *C. megacanthus* se revisaron 1808 hojas, de las cuales solo en 119 (6%) se encontró este daño, de éstas, el 65% presentaron daños de entre 0.01 y 0.02% del área foliar total. Por último, de *C. urens* se revisaron 670 hojas y en ninguna de ellas se observó este tipo de daño.

### Relación entre los caracteres foliares y los niveles de daño

En general no se encontró relación entre los caracteres foliares y la magnitud del daño causada por forrajeros o patógenos. Únicamente en las plántulas de *C. spinosus* se encontró una relación positiva entre el grosor de la hoja y los niveles de daño por forrajeros ( $Y=-4.68+9.49*X$ ; parámetro de dispersión ( $\phi$ )=0.032;  $F=5.09$ ,  $p=0.026$ ) (Fig. 3). No se encontró una dependencia entre la incidencia del daño por hongos patógenos y los caracteres foliares en la población de Zimatán de *C. megacanthus* (para todas las variables  $p>0.1$ ).



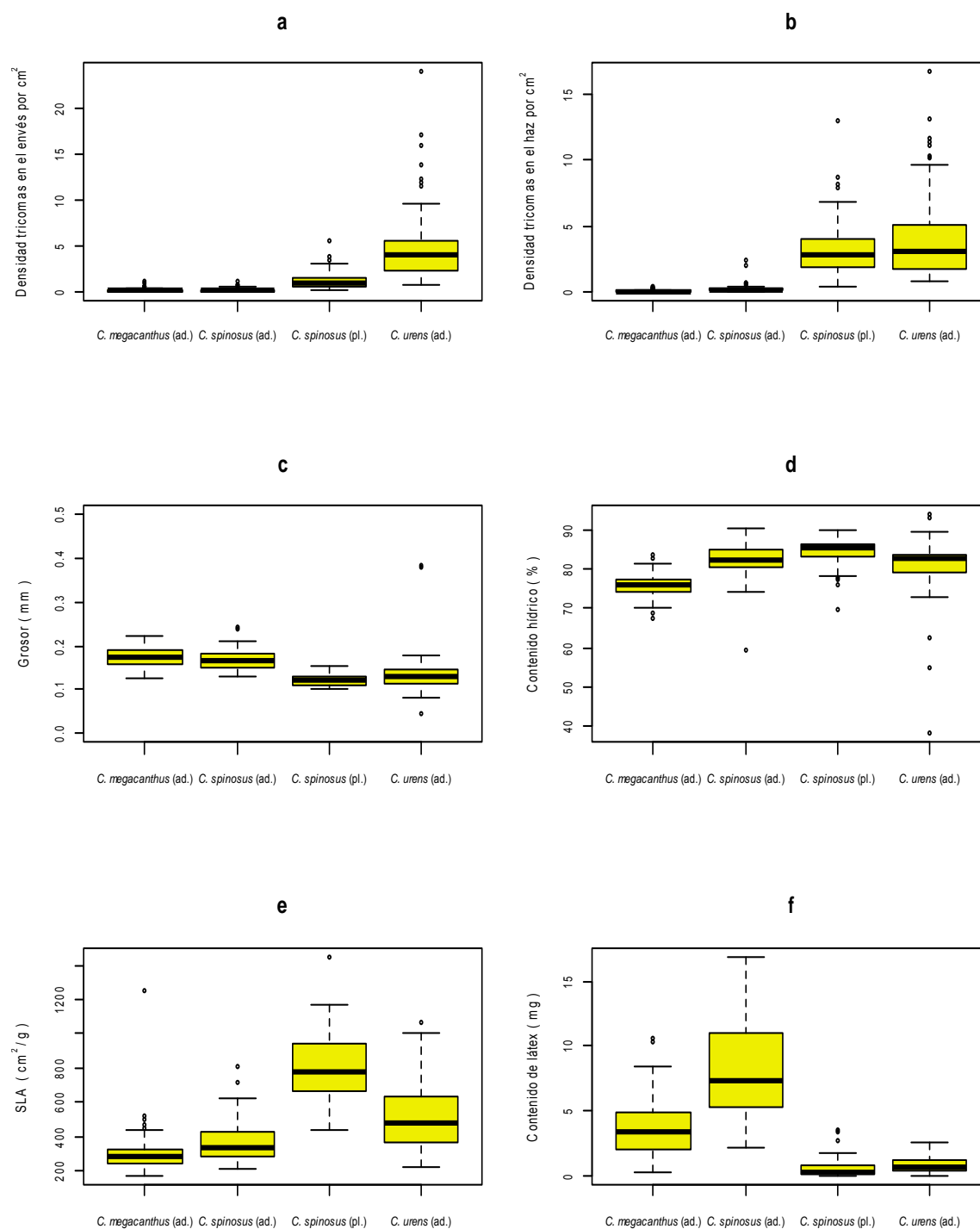
**Figura 3.** Relación entre el daño por forrajeros y el grosor de la hoja en las plántulas de *Cnidocolus spinosus*.

## Caracteres foliares

### Expresión de los caracteres a nivel específico

El grosor, el contenido hídrico, y el área foliar específica presentaron expresiones relativamente similares entre las especies (Figs. 4.c, d, e). Por otro lado, la densidad de tricomas en el haz y en el envés, así como el contenido de látex fueron claramente distintos entre las especies. Las plántulas de *C. spinosus* y la herbácea *C. urens* presentaron mayores densidades de tricomas urticantes en el haz de la hoja, mientras que *C. megacanthus* y los adultos de *C. spinosus* presentaron densidades sumamente bajas (Fig. 4.b). En cuanto a las densidades de tricomas en el envés de las hojas, *C. urens* fue la especie en la que se registraron las mayores densidades, las plántulas de *C. spinosus* tuvieron en general densidades menores a los 3 tricomas/cm<sup>2</sup>, mientras que *C. megacanthus* y los

adultos de *C. spinosus* presentaron densidades sumamente bajas (Fig. 4.a). Se registró la mayor producción de látex en los adultos de *C. spinosus* y en *C. megacanthus*, por su parte, las plántulas de *C. spinosus* y la herbácea *C. urens* tuvieron una menor producción de látex (Fig. 4.f).

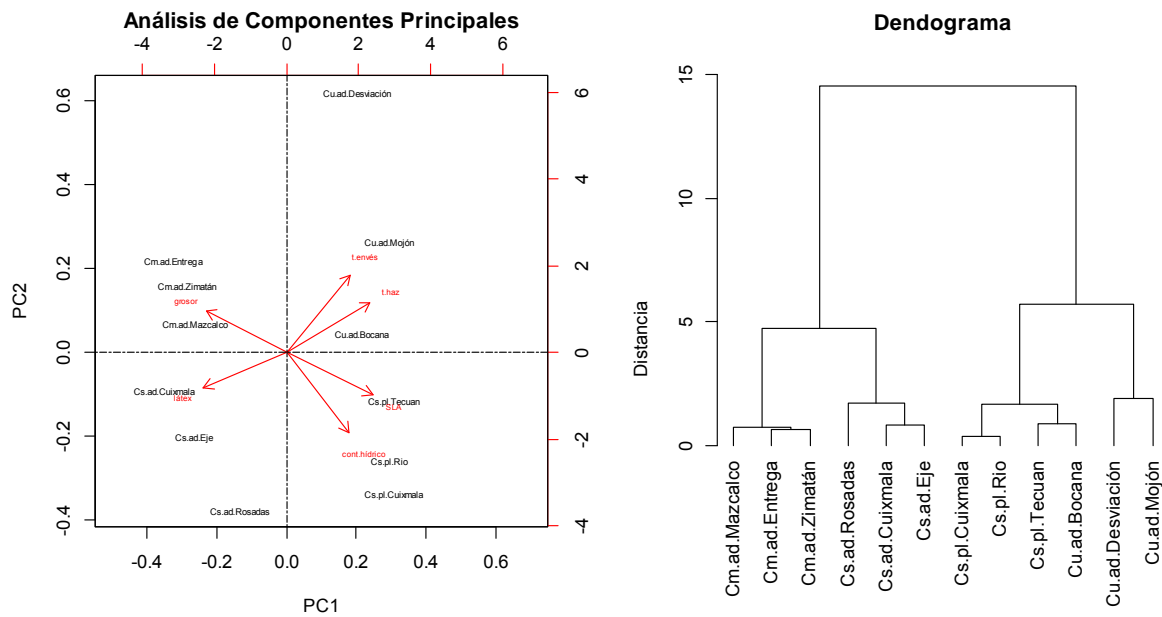


**Figura 4.** Caracteres foliares por especie. a) Densidad de tricomas en el envés, b) densidad de tricomas en el haz, c) grosor de la hoja, d) contenido hídrico, e) área foliar específica (SLA), f) contenido de látex.

## Análisis conjunto de los caracteres

Tanto en el análisis de cluster, como en el de componentes principales, las poblaciones se agruparon por especie, esto es, las poblaciones de una misma especie presentaron caracteres similares. Como se puede observar en el biplot de la Fig. 5, las especies presentaron una variabilidad diferente en la expresión de los caracteres; destaca por un lado *C. megacanthus*, cuyas poblaciones están agrupadas a corta distancia entre sí, lo cual refleja la constancia de la expresión de los caracteres foliares; en el otro extremo se encuentra *C. urens*, que presenta la mayor variabilidad entre poblaciones. En un grado intermedio se encuentran las poblaciones de *C. spinosus*, especie en la cual las plántulas presentan menor variabilidad en los caracteres, mientras que los adultos presentan mayor variación en la expresión de los mismos, aunque menor a la de *C. urens*. Además, en esta misma gráfica (Biplot de la Fig. 5) podemos ver que existe una fuerte correlación positiva entre la densidad de tricomas en el haz y el envés, así como una asociación negativa entre la densidad de tricomas y la cantidad de látex.

El dendrograma obtenido de los scores de los primeros tres componentes principales (Fig. 5) muestra con mayor claridad el grado de similitud entre las poblaciones, donde destaca la clasificación de las plántulas de *C. spinosus* y *C. urens* por un lado, y *C. megacanthus* y los adultos de *C. spinosus* por el otro, además de la clasificación de la población de Bocana (*C. urens*) como perteneciente al grupo de las plántulas de *C. spinosus*.



**Figura 5.** Biplot de los dos primeros componentes principales de los caracteres foliares por población y dendrograma realizado con los scores de los primeros tres componentes principales para la clasificación de las poblaciones en función de los caracteres foliares. Porción de la varianza: PC1=0.6, PC2=0.23, PC3=0.1. Cm.=*C. megacanthus*, Cs.=*C. spinosus*, Cu=*C. urens*, pl.=plántula, ad.=adulto. Para el biplot: t.envés=densidad de tricomas en el envés, t.haz=densidad en el haz, cont.hídrico=contenido hídrico.

## DISCUSIÓN

### *Daño por hongos patógenos*

El daño provocado por hongos patógenos fue menor al causado por forrajeros y presentó variaciones considerables entre especies. En las plántulas y adultos de *C. spinosus* se observó la menor cantidad de daño, seguidas de *C. urens*, y mayores en *C. megacanthus*. Se encontró una gran variación interespecífica, y en *C. megacanthus* y los adultos de *C. spinosus* se encontró variación intraespecífica. En *C. spinosus* parece no haber variación en las defensas contra patógenos a lo largo de la ontogenia de la planta. Debido a la muy reducida cantidad de información acerca del daño causado por hongos patógenos en general, y en particular para este tipo de vegetación, la comparación de estos resultados con otros sistemas resulta complicada. En los ecosistemas tropicales el daño foliar causado por patógenos es bajo, en comparación con otros tipos de daño (Gilbert, 2002), así por ejemplo, García-Guzmán y Dirzo (2001) al estudiar 57 especies en una selva alta, encontraron que aproximadamente el 80% presentó entre 0 y 1% de área foliar dañada; mientras que, Benítez-Malvido *et al.* (1999) encontraron que en la Amazonía las plántulas presentaban porcentajes de daño promedio menores al 2%. En particular para la SBC mexicana, González-Cruz (2009) reporta un promedio de 15.6% de área foliar dañada por patógenos para una isla con esta vegetación. Por su parte, García-Guzmán y Trejo (datos no publ.) al estudiar la magnitud de este tipo de daño en 168 especies una de nuestras zonas (Chamela), encontraron que en el 41% no se observó ningún daño, mientras que solo el 1% presentó daños mayores al 10% del área foliar, por lo que los niveles de daño aquí reportados parecen ser comunes en este tipo de vegetación. Dichas autoras también observaron que la magnitud del daño estaba relacionada de manera negativa con la apertura del dosel, y de manera positiva con la temperatura y la precipitación; debido a que en el presente estudio no se midieron tales variables no es posible definir si estos patrones se observaron, o no.

La falta de relación entre el daño por patógenos y los caracteres foliares es poco sorprendente debido a que las defensas contra estos organismos son principalmente químicas, y no físicas (Agrios, 2005). En este sentido, algunas de las defensas que más han sido estudiadas, y que se consideran de mayor importancia para este tipo de ataque son: la respuesta hipersensible (inducción de la muerte de tejidos foliares), la autofagia y la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS), así como la síntesis de metabolitos secundarios, péptidos antimicrobianos y hormonas (Mengiste, 2012).

### *Daño por insectos herbívoros*

#### Daño por forrajeros

El daño provocado por forrajeros fue bajo en todas las poblaciones (<6%), la especie con menos daño fue *C. urens*, seguida de los adultos de *C. spinosus* y mayor en *C. megacanthus*. Por otro lado, las plántulas de *C. spinosus* presentaron menores magnitudes de daño que los adultos. Debido a que al parecer las plantas de este género son capaces de tolerar la pérdida de una gran cantidad

de tejido foliar, el efecto que estas magnitudes de daño pudiera tener sobre la adecuación o supervivencia de las plantas, queda por el momento como una pregunta abierta. Por ejemplo, Parra-Tabla *et al.* (2004) y Arceo-Gómez *et al.* (2009) al someter a *C. aconitifolius* a tratamientos de 25, 50 y 100% de defoliación (daños mucho mayores a los aquí reportados, aunque registrados en condiciones naturales en *C. aconitifolius* (Parra-Tabla y Herrera, 2010)), encontraron que la expresión sexual se veía afectada, no así la tasa de visitas por polinizadores, ni el peso de las semillas. Estos resultados deben tomarse con cautela, ya que, la defoliación artificial no tiene el mismo impacto que la herbivoría (Lyytikäinen, 1994; Chen *et al.*, 2002; Bricchi *et al.*, 2010; Quentin *et al.*, 2010).

La magnitud del daño provocado por herbívoros fue menor a la media cuantificada en otros estudios para este tipo de ecosistema; por ejemplo Murali y Sukumar (1993) reportan un promedio de daño de 6.8% para un bosque tropical seco de la India, los estudios para este tipo de vegetación en América arrojan estimaciones de daño promedio anual de entre 14-17% (Filip, 1995; Coley y Barone, 1996), aunque Dirzo y Domínguez (2002) mencionan que el 39% de las especies presentan daños de entre 1-5%, y solo el 17% de las especies presentan daños mayores a 10%. La magnitud del daño en las especies aquí estudiadas fue menor a lo reportado para *C. quercifolius* en una SBC brasileña, en dicha especie Coelho *et al.* (2012) encontraron una media de daño del 11.12% (e.e.=1.06, n=100). Por otro lado, Dirzo y Domínguez (1995) comentan que se ha observado que *C. spinosus* presenta gran variación anual en el daño recibido, lamentablemente no muestran datos que sustenten dicha declaración. Vale la pena señalar que la cuantificación “puntual” tiende a subestimar el daño recibido durante la temporada, debido a que éste se va acumulando a lo largo de la vida de la hoja, Lowman (1984) al comparar diferentes métodos de medición encontró que las estimaciones puntuales subestimaron en un factor de hasta 5 veces el daño total; además, en un estudio de varios años realizado en una de nuestras zona de muestreo (Chamela), Filip *et al.* (1995) reportan que en promedio las estimaciones puntuales subestimaron en 1.99 veces el daño anual, en este mismo estudio resaltan que resulta imposible establecer un factor común para todas las especies, o incluso uno para una sola especie, debido a la variación intra e interanual.

#### Daño por minadores

El daño causado por minadores fue muy poco frecuente, lo cual, como sugieren Dillon *et al.* (1983), pudiera deberse a la presencia de los laticíferos articulados. El único estudio que se conoce para este tipo de daño en SBC es el de Ramos-Calderón (2009) quien, al estudiar la herbivoría en 27 especies encontró un daño promedio de 6%, lo cual sugiere que el daño de las especies aquí estudiadas se encuentra muy por debajo de la media para este tipo de vegetación.

#### *Ontogenia en C. spinosus*

Para ambas etapas (plántulas y adultos), ninguno de los caracteres estudiados se encontró relacionado negativamente con la magnitud del ataque por herbívoros. Por otra parte, las plántulas de *C. spinosus* fueron menos atacadas que los adultos esta especie, estas diferencias

podrían deberse a que los herbívoros pudieran preferir alimentarse de las plantas más grandes, que presentan mayor cantidad de hojas. Además, es posible que las plántulas posean una mayor concentración de metabolitos secundarios u otros caracteres defensivos. Otra posible explicación es que quizás la mayor abundancia de tricomas en la plántula impida no el ataque de insectos, sino la oviposición, como se ha observado en otras especies (Levin, 1973; Malakar y Tingey, 2003). Aunque los datos obtenidos en este estudio no nos permiten establecer dicha conexión, la menor densidad de tricomas se observó en la población de Cuixmala, donde también se identificaron los mayores ataques para las plántulas. En cuanto a las teorías que podrían explicar los resultados obtenidos está la de Bryan *et al.* (1992) que predice que las plántulas deberían estar más defendidas que los adultos, sin embargo, para poder aceptar plenamente esta teoría es necesario primero conocer qué caracteres actúan como defensa, de qué manera y contra qué tipo de herbívoros.

#### *Formas de crecimiento*

Las especies arbóreas tuvieron mayor cantidad de daño en comparación con la herbácea, siendo *C. megacanthus* la que presentó las mayores magnitudes, por su parte *C. spinosus* presentó mayor variación en las magnitudes de daño que las otras dos especies, mientras que la herbácea *C. urens* presentó niveles de daño muy bajos. Resulta difícil explicar dicho patrón a través de las hipótesis de la tasa de crecimiento, o la de apariencia, ya que ambas hacen predicciones contrarias a lo observado, sin embargo, para poder poner a prueba dichas hipótesis sería necesario realizar un protocolo experimental, así como identificar los caracteres de resistencia. Los resultados obtenidos pudieran ser explicados usando un razonamiento análogo al empleado por Bryant *et al.* (1992): debido a que las plantas de menor tamaño poseen menor cantidad de hojas, éstas debieran estar mejor protegidas, más aun por que *C. urens* es una especie anual, por lo cual el daño foliar pudiera afectar de manera más directa su adecuación. Sin embargo, para poder realizar una buena comparación entre las especies, sería necesario obtener datos sobre los individuos (por ej. cantidad de hojas, altura, área de la copa, densidad de individuos), así como datos ecológicos de los sitios de muestreo y de los herbívoros.

#### *Caracteres foliares y su relación con el daño por forrajeros*

Ninguno de los caracteres foliares medidos afectó de manera negativa el daño por forrajeros, esto pudiera indicar que, en general, los caracteres aquí estudiados son poco importantes para los insectos y otros pequeños herbívoros que se alimentan de las plantas de este género. La relación positiva encontrada -en las plántulas de *C. spinosus*- entre el grosor de la hoja y el daño por forrajeros pudiera deberse al hecho de que este carácter no necesariamente se encuentra asociado a las defensas foliares (Gianoli y Hannunen, 2000).

El hecho de que los tricomas no hayan tenido relación con los daños foliares parece difícil de explicar en vista de las siguientes evidencias de su papel defensivo: son altamente urticantes al tacto; hay reportes de insectos que mueren al entrar en contacto con ellos (Dillon *et al.*, 1983); en el líquido que contienen se ha reportado la presencia de histamina, acetilcolina y serotonina, entre



otras sustancias no identificadas (Loojadoo y Pollard, 1991); el tricoma en su porción apical presenta una franja más delgada que le permite romperse al entrar en contacto con algún objeto y liberar la sustancia que contiene (Thurston y Lersten, 1969); y, adicionalmente, se ha observado en algunas especies de este género (*C. texanus* y *C. aconitifolius*) que al estar expuestas a este tipo de daño, presentan mayor densidad de tricomas (Pollard, 1986; Abdala-Roberts y Parra-Tabla, 2005). Los estudios antes mencionados apoyan la idea de que los tricomas poseen un papel defensivo; sin embargo, los resultados aquí reportados no parecen favorecer tal conclusión, esto podría explicarse por las siguientes razones: 1) Los tricomas son grandes en comparación al tamaño de los insectos herbívoros, por lo cual estos no se verían afectados, e incluso pudieran verse beneficiados (Pollard, 1992; Stidham y Stidham, 2008). 2) Los tricomas pudieran jugar un papel defensivo contra grandes herbívoros, como ha sido sugerido para plantas de la familia Urticaceae (Pollard, 1984; Tuberville *et al.*, 1996), aunque, como resalta Janzen (1981), el impacto de los grandes herbívoros en las SBC es, en general, menor al de los insectos. 3) Es posible que los tricomas tengan otras funciones además de la defensiva (Wagner *et al.*, 2004; Tooker *et al.*, 2010), lo cual se ha visto en otras especies que poseen tricomas urticantes (Cano-Santana y Oyama, 1992; Pérez-Estrada *et al.*, 2000).

En cuanto al látex, se ha observado que existe una asociación negativa entre éste y la presencia de tricomas (Agrawal y Fishbein, 2006; da Silva y Batalha, 2011), misma que parece estar presente en las especies de este estudio, así *C. urens* presentó mayor densidad de tricomas y menor producción de látex, mientras que en *C. spinosus* y *C. megacanthus* se observa el caso contrario. El látex ha sido señalado como un carácter defensivo muy potente, por ejemplo, Farrel *et al.* (1991) destacan que las familias cuyas especies producen látex, son también las que mayor diversidad presentan. En cuanto a las especies del género *Cnidoscolus*, existen algunos reportes sobre el contenido químico de las hojas (Seigler y Bloomfield, 1969; Kolterman y Breckon, 1982), basándose en estos estudios Stidham y Stidham (2008) comentan que es posible que el látex contenga los siguientes compuestos tóxicos: linamarina, b-amyrina y glicósidos flavonoides. Por otro lado, en algunas especies de *Cnidoscolus*, se ha observado que algunas larvas de lepidóptero antes de consumir el limbo de la hoja hacen “zanjas” en el peciolo para cortar los laticíferos (Dillon *et al.*, 1983; obs. pers.). En el presente estudio no se encontró una relación entre el látex y el daño foliar, por lo cual es posible que en las especies estudiadas la cantidad de látex producido no sea suficiente para limitar la herbivoría, o que el látex producido por estas especies sea poco efectivo como defensa.

Las especies del género *Cnidoscolus* además poseen otros caracteres que pudieran ser de resistencia, como la presencia de nectarios en la base de la lámina foliar, que son visitados por hormigas (obs. pers.), así como la dureza de las hojas, o la interacción que sostienen con arañas del género *Peucetia*, cuya presencia se ha demostrado que reduce las tasas de herbivoría (Arango *et al.*, 2012 y referencias en el artículo). Además, se conoce que *C. chayamansa* y *C. aconitifolius* producen glicósidos cianogénicos (Kuti y Konoru, 2006), los cuales se han reportado como compuestos antiherbívoros bastante potentes (Vetter, 2000) que pueden llegar a ser tóxicos

incluso para los grandes mamíferos, sin embargo, la producción de estas sustancias en otras especies de este género es desconocida.

### *Perspectivas*

Para poder comprender las relaciones entre las plantas del género *Cnidoscolus* y sus depredadores, resultaría relevante conocer el impacto que estos tienen en su desempeño y adecuación, así como la composición química de las hojas y la diversidad de herbívoros y patógenos que utilizan a esta planta. En vista de los resultados obtenidos, surgen algunas preguntas que por el momento quedan sin solución: ¿qué papel están jugando los tricomas y el látex en estas plantas?, ¿qué caracteres foliares afectan el daño por herbívoros y patógenos?, ¿las diferencias en las tasas de herbivoría están asociadas a la forma de crecimiento de la planta?, ¿qué caracteres afectan el daño por patógenos?

## CONCLUSIONES

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

1. El daño causado por hongos patógenos en todos los casos fue menor al ocasionado por forrajeros, ninguno de estos dos fue afectado de manera negativa por los caracteres foliares estudiados. El daño por minadores fue sumamente inferior a los otros dos, posiblemente debido a la presencia de laticíferos; en todas las especies la magnitud de este tipo de daño fue menor a 0.05%.
2. Existe una similitud en los caracteres foliares de las especies arbóreas *C. spinosus* y *C. megacanthus*, que presentan hojas más gruesas y con mayor cantidad de látex. A diferencia de éstas, las hojas de la herbácea *C. urens*, poseen mayor cantidad de tricomas tanto en el haz, como en el envés.
3. La variación en los niveles de daño por hongos patógenos no tuvo relación con los caracteres foliares medidos, la forma de vida, o la etapa ontogenética; aunque sí con la especie. En estas especies la magnitud del daño por forrajeros parece estar relacionada con la forma de vida y la etapa ontogenética. Las especies arbóreas (*C. spinosus* y *C. megacanthus*) presentaron mayores niveles de daño que la especie herbácea. Adicionalmente, las plántulas de *C. spinosus* presentaron menores niveles de daño que los adultos de esta misma especie.
4. Las diferencias en las magnitudes de daño en las plántulas y adultos de *C. spinosus* pudieran explicarse por la teoría propuesta por Bryant *et al.* (1992). Por otro lado, contrario a lo que pudieran predecir la teoría de la apariencia y la hipótesis de la tasa de crecimiento, la especie herbácea *C. urens* se encontró menos dañada que las especies arbóreas. Sin embargo, para poder discutir la pertinencia de dichas teorías, sería necesario conocer mejor la historia natural de estas especies y sus depredadores, además de entender sus sistemas defensivos y de realizar protocolos experimentales que pongan a prueba las predicciones realizadas por cada teoría.

## LITERATURA CITADA

- Abdala-Roberts, L y V. Parra-Tabla. 2005. Artificial defoliation induces trichome production in the tropical shrub *Cnidocolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Biotropica*, 37: 251-257.
- Agrawal, A. A. 2006. Macroevolution of plant defense strategies. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 22: 103-109.
- Agrawal, A. A. y M. Fishbein. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology*, 87: S132-S149.
- Agrios, G. N. 2005. Plant Pathology. 5ª edición. Pp. 207-248. Elsevier, Academic Press, EEUU.
- Alexander, H. M. 2010. Plant populations, communities, and ecosystems: insights into ecological and evolutionary processes. *Plant Disease*, 94: 492-503.
- Alexander, H. M. y J. J. Burdon. 1984. The effect of disease induced by *Albugo candida* (white rust) and *Peronospora parasitica* (downy mildew) on the survival and reproduction of *Capsella bursa-pastoris* (shepherd's purse). *Oecologia*, 64: 314-318.
- Allan, E., J. van Ruijven y M. J. Crawley. 2010. Foliar fungal pathogens and grassland biodiversity. *Ecology*, 91: 2572-2582.
- Arango, A. M., J. López-Portillo, V. Parra-Tabla, L. T. Hernández-Salazar, J. E. Morales-Mávil y V. Rico-Gray. 2012. Effect of the spider *Peucetia viridans* (Oxyopidae) on floral visitors and seed set of *Cnidocolus multilobus* (Euphorbiaceae). *Acta Botánica Mexicana*, 100: 1-14.
- Arceo-Gómez, G., V. Parra-Tabla y J. Navarro. 2009. Changes in sexual expression as result of defoliation and environment in a monoecious shrub in Mexico: implications for pollination. *Biotropica*, 41: 435-441.
- Arnold, A. E., L. C. Mejía, D. Kylo, E. I. Rojas, Z. Maynard, N. Robbins y E. A. Herre. 2003. Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 26: 15649-15654.
- Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coords.). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO), México. Pp. 291-503.
- Arthur, J. C. 1921. New combinations for phanerogamic names. *Torrey*, 21: 11-12.
- Ávila-García, P. y E. Luna-Sánchez. 2013. Del ecologismo de los ricos al ecologismo de los pobres. *Revista Mexicana de Sociología*, 75: 63-89.
- Barenbaum, M. R. The chemistry of defense: theory and practice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92: 2-8.
- Barton, K. E. y J. Koricheva. 2010. The ontogeny of plant defense and herbivory: characterizing general patterns using meta-analysis. *The American Naturalist*, 175: 481-493.
- Beatty, J. 1996. Why do biologists argue like they do? *Philosophy of Science*, 64: S432-S443.
- Becerra, J. X. 2007. The impact of herbivore-plant coevolution on plant community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 7483-7488.
- Belovsky, G. E. y J. B. Slade. 2009. Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97: 14412-14417.
- Benitez-Malvido, J., G. García-Guzmán, I. D. Kossmann-Ferraz. 1999. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. *Biological Conservation*, 91: 143-150.
- Boege, K. y R. J. Marquis. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 441-448.
- Borowicz, V. A. 2001. Do arbuscular mycorrhizal fungi alter plant-pathogen relations? *Ecology*, 82: 3057-3068.

- Bricchi, I., M. Leitner, M. Foti, A. Mithöfer, W. Boland y M. E. Maffei. 2010. Robotic mechanical wounding (MecWorm) versus herbivore-induced responses: early signaling and volatile emission in Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.). *Planta*, 232: 719-729.
- Bryant, J. P., P. B. Reichardt, T. P. Clausen, F. D. Provenza y P. J. Kuropat. 1992. Woody plant-mammal interactions. Pp. 344-371. En Rosenthal, G. A. y M. R. Berenbaum (eds.). *Herbivores: their interactions with plant secondary metabolites*. Academic Press, San Diego, CA.
- Burdon, J. J. y P. H. Thrall. 2009. Coevolution of plants and their pathogens in natural habitats. *Science*, 324: 755-756.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992. Variation in leaf trichomes and nutrients of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. *Oecologia*, 92: 405-409.
- Carmona, D. M. J. Lajeunesse y M. T. J. Johnson. 2011. Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology*, 25: 358-367.
- Castillo-Campos, G., P. Moreno-Casasola, M. E. Medina, P. Zamora. 1997. Flora de las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Ciencia y Mar*, 1: 3-44.
- Coelho, M. S., M. S. Belmiro, J. C. Santos y G. W. Fernandes. 2012. Herbivory among habitats on the Neotropical tree *Cnidocolus quercifolius* Pohl. in a seasonally deciduous forest. *Brazilian Journal of Biology*, 72: 453-457.
- Coley, D. C., J. P. Bryant y F. S. Chapin. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science, New Series*, 230: 895-899.
- Coley, P. D. y J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 27: 305-335.
- CONANP. 2003. Programa de Manejo Parque Nacional Huatulco. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), México.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pp. 298-312. En: Den Boer, P. J. y G. Gradwell (eds.). *Dynamics of populations*. Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations, Oosterbeek. Cen. Ag. Publ. and Doc., Wageningen, Holanda.
- Crawley, M. J. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual review of Entomology*, 34: 531-564.
- Chang, K. F., S. F. Hwang, H. U. Ahmed, S. E. Strelkov, R. L. Conner, B. D. Gossen, D. J. Bong, G. D. Turnbull. 2013. Yield loss and management of downy mildew on field pea in Alberta, Canada. *Crop Protection*, 46: 23-28.
- Chen, Z., T. E. Kolb y K. M. Clancy. 2002. Effects of artificial and western spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) defoliation on growth and biomass allocation of Douglas-fir seedlings. *Journal of Economic Entomology*, 95: 587-594.
- da Silva, D. M. y M. A. Batalha. 2011. Defense syndromes against herbivory in a cerrado plant community. *Plant Ecology*, 212: 181-193.
- Dirzo, R. y C. A. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. Pp. 304-325. En: Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Gran Bretaña.
- Dirzo, R. y C. Domínguez. 2002. Interacciones planta-herbívoro en la selva baja caducifolia de Chamela. Pp. 517-523. En: Noguera, F. A., J. H. Vega y A. N. García (eds.). 2002. *Historia Natural de Chamela*. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México.
- Dirzo, R., L. Zenteno y R. I. Martínez. 2004. Estudio de la interacción artrópodo planta en México. Pp. 190-203. En: Llorente Bousquets, J. E., J. J. Morrone, O. Yáñez Ordóñez e I. Vargas Fernández (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México.

- Dussord, D. E. y R. F. Denno. 1991. Deactivation of plant defense: correspondence between insect behavior and secretory canal architecture. *Ecology*, 72: 1383-1396.
- Ehrlich, P. R. y P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.
- Elviner, V. T. y F. S. Chapin. 2003. Gopher-plant-fungal interactions affect establishment of an invasive grass. *Ecology*, 84: 120-128.
- Eyles, A., R. Chorbajian, C. Wallis, R. Hansen, D. Cipollini, D. Herms, P. Bonello. 2007. Cross-induction of systemic induced resistance between an insect and a fungal pathogen in Austrian pine over a fertility gradient. *Oecologia*, 153: 365-374.
- Farrel, B. D., D. E. Dussord y C. Mitter. 1991. Escalation of plant defense: do latex and resin canals spur plant diversification? *The American Naturalist*, 138: 881-900.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Pp. 1-40. En: Wallace, J. W. y R. L. Mansell (eds.). 1976. Recent advances in Phytochemistry, vol. 10. Plenum Press, Nueva York.
- Fernández-Casas, F. J. 2008. *Cnidioscolorum notulæ* (Euphorbiaceae), 41-44. *Fontqueria*, 55: 481-514.
- Filip, V., R. Dirzo, J. M. Maass y J. Sarukhán. 1995. Within- and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. *Biotropica*, 21: 78-86.
- Futuyma, D. J. y A. A. Agrawal. 2009. Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 18054-18061.
- Galindo, C. 2010. Áreas comunitarias protegidas en Oaxaca. En: Carabias, J., J. Sarukhán, J. de la Maza y C. Galindo (coords.). 2010. Pp. 20. Patrimonio Natural de México. Cien casos de éxito. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México.
- Gallardo Cruz, J. A., J. A. Meave y E. A. Pérez García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 76: 19-35.
- García-Guzmán, G. y E. Morales. 2007. Life-history strategies of plant pathogens: distribution patterns and phylogenetic analysis. *Ecology*, 88: 589-596.
- García-Guzmán, G. y R. Dirzo. 2001. Patterns of leaf-pathogen infection in the understory of a mexican rain forest: incidence, spatiotemporal variation, and mechanisms of infection. *American Journal of Botany*, 88: 634-645.
- Gianoli, E. y S. Hannunen. 2000. Plasticity of leaf traits and insects herbivory in *Solanum incanum* L. (Solanaceae) in Nguruman, SW Kenya. *African Journal of Ecology*, 38: 183-187.
- Gilbert, G. S. 2002. Evolutionary ecology of plant disease in natural ecosystems. *Annual Review of Phytopathology*, 40: 13-43.
- González, M. A. y M. E. Miranda. 2003. El sistema comunitario para el manejo y protección de la biodiversidad: cuenca Huatulco-Copalita, Oaxaca, México. *LEISA Revista de Agroecología*, 19: 7-9.
- González-Cruz, M. G. 2009. Evaluación del daño foliar asociado a micromicetos en la comunidad de selva baja caducifolia de la isla Cocinas, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).
- Granier, E. y G. Laurent. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual perennial grass species. *New Phytologist*, 128: 725-736.
- Herms, D. a. y W. J. Mattson. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, 67: 283-335.
- Hernández, S. 2010. Autoriza Semarnat proyecto turístico Zafiro, en Chamela. Consultado el 10 de mayo del 2013 en Verdebandera, Periodismo ambiental, URL <http://www.verdebandera.com.mx>

- Herre, E. A., L. C. Mejía, D. A. Kylo, E. Rojas, Z. Maynard, A. Butler y S. A. van Bael. 2007. Ecological implications of anti-pathogen effects of tropical fungal endophytes and mycorrhizae. *Ecology*, 88: 550-558.
- Hückelhoven, R. 2007. Cell wall-associated mechanisms of disease resistance and susceptibility. *Annual Review of Phytopathology*, 45: 101-127.
- Hunt, J. H. 2003. Cryptic herbivores of the rainforest canopy. *Science*, 300: 916-917.
- Husson, F, J. Josse, J. Pagès. 2010. Principal component methods –hierarchical clustering- partitionial clustering: why would we need to choose for visualizing data? Technical report, Agrocampus, Applied Mathematics Department. Consultado el 4 de febrero de 2013 en Agro Campus Ouest, URL <http://www.agrocampus-ouest.fr>
- Hyatt, L. A., M. S. Rosenberg, T. G. Howard, G. Bole, W. Fang, J. Anastasia, K. Brown, R. Grella, K. Hinman, J. P. Kurdziel y J. Gurevitch. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos*, 103: 590-602.
- Jago, N. D. 1998. The world-wide magnitude of Orthoptera as pests. *Journal of Orthoptera Research*, 7: 117-124.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104: 501-528.
- Janzen, D. H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, 13: 271-282.
- Johnson, M. T. J. 2011. Evolutionary ecology of plant defences against herbivores. *Functional Ecology*, 25: 305-311.
- Jones, J. D. G. y J. L. Dangl. 2006. The plant immune system. *Nature*, 444: 323-329.
- Karban, R. y A. A. Agrawal. 2002. Herbivore offense. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 33: 641-664.
- Kolterman, D. A. y G. Breckon. 1982. Chemotaxonomic studies in *Cnidocolus* (Euphorbiaceae). I. Flavonol glycosides of the tubulosus complex. *Systematic Botany*, 7: 178-185.
- Kranz, J. 1990. Tansley Review 28, Fungal diseases in multispecies plant communities. *New Phytologist*, 116: 383-405.
- Krause, S. C. y K. F. Raffa. 1992. Comparison of insect, fungal, and mechanically induced defoliation of larch: effects on plant productivity and subsequent host susceptibility. *Oecologia*, 90: 411-416.
- Kruess, A. 2002. Indirect interaction between a fungal plant pathogen and a herbivorous beetle of the weed *Cirsium arvense*. *Oecologia*, 130: 563-569.
- Kursar, T. A. y P.D. Coley. 2003. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology*, 31: 929-949.
- Kuti, J. O. y H. B. Konoru. 2006. Cyanogenic glycosides content in two edible leaves of tree spinach (*Cnidocolus* spp.). *Journal of Food Composition and Analysis*, 19: 556-561.
- Lacey, H. 2002. Assessing the value of transgenic crops. *Science and Engineering Ethics*, 8: 497-511.
- Lau, J. A., K. Strengbom, L. R. Stone, P. B. Reich, P. Tiffin. 2008. Direct and indirect effects of CO<sub>2</sub>, nitrogen, and community diversity on plant-enemy interactions. *Ecology*, 89: 226-236.
- Łaźniewka, J., V. K. Macioszek, A. K. Knowicz. 2012. Plant fungus interface: the role of surface in plant resistance and susceptibility to pathogenic fungi. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 78: 24-30.
- Levin, D. A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *The Quarterly Review of Biology*, 48: 3-15.
- Linneo, C. 1753. Species Plantarum, vol. 2. Pp. 1007. Consultado el 4 de febrero de 2013 en Biodiversity Heritage Library, URL <http://www.biodiversitylibrary.org>
- Lookadoo, S. E. y A. J. Pollard. 1991. Chemical contents of stinging trichomes of *Cnidocolus texanus*. *Journal of Chemical Ecology*, 17: 1909-1916.

- Losey, J. E. y M. Vaughan. 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience*, 56: 311-323.
- Lowman, M. D. 1984. An assessment of techniques for measuring herbivory: is rainforest defoliation more intense than we thought? *Biotropica*, 16: 264-268.
- Lundell, C. L. 1945. The genus *Cnidocolus* in Mexico: new species and critical notes. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 72: 319-334.
- Lutz, O. 1914. The poisonous nature of the stinging hairs of *Jatropha urens*. *Science, New Series*, 40: 609-610.
- Lyytikäinen, P. 1994. Effects of natural and artificial defoliations on sawfly performance and foliar chemistry of Scots pine saplings. *Annales Zoologici Fennici*, 31: 307-318.
- Malakar, R. y W. M. Tingey. 2003. Glandular trichomes of *Solanum berthaultii* and its hybrids with potato deter oviposition and impair growth of potato tuber moth. *Entomologia Experimentalis et applicata*, 92: 249-257.
- Maass, J. M, P. Balvanera, A. Castillo, G. C. Daily, H. A. Mooney, P. Ehrlich, M. Quesada, A. Miranda, V. J. Jaramillo, F. García-Oliva, A. Martínez-Yrizar, H. Cotler, J. López-Blanco, A. Pérez-Jiménez, A. Búrquez, C. Tinoco, G. Ceballos, L. Barraza, R. Ayala y J. Sarukhán. 2005. Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific coast of Mexico. *Ecology and Society*, 10: 17.
- Mattson, W. J. y J. M. Scriber. 1987. Nutritional ecology of insect folivores of woody plants: nitrogen, water, fiber, and mineral considerations. Pp. 105-146. En: Slansky, F. y J. G. Rodriguez (eds.). Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates. Wiley, Nueva York.
- McCall, A. y J. A. Fordyce. 2010. Can optimal defence theory be used to predict the distribution of plant chemical defences? *Journal of Ecology*, 98: 985-992.
- McKey, D. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. Pp. 53-133. En: Rosenthal, G. A. y D. H. Janzen (eds.). 1979. Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites. Academic Press, Nueva York.
- McVaugh, R. 1944. The genus *Cnidocolus*: Generic limits and intrageneric groups. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 71: 457-474.
- Mengiste, T. Plant immunity to necrotrophs. *Annual Review of Phytopathology*, 50: 267-294.
- Miranda, F. y E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 23: 29-176.
- Missouri Botanical Garden. 2009. *Cnidocolus urens* (L.) Arthur. Consultado el 4 de febrero de 2013 en Missouri Botanical Garden, URL <http://www.tropicos.org>
- Mitchell, C. E., D. Tilman y J. V. Groth. 2002. Effects of grassland plant species diversity, abundance, and composition on foliar fungal disease. *Ecology*, 83: 1713-1726.
- Moles, A. T., B. Peco, I. R. Wallis, W. J. Foley, A. G. B Poore, E. W. Seabloom, P. A. Vesk, A. J. Bisigato, L. Cella-Pizarro, C. J. Clark, P. S. Cohen, W. K. Cornwell, W. Edwards, R. Ejrnæs, T. Gonzales-Ojeda, B. J. Graae, G. Hay, F. C. Lumbwe, B. Magaña-Rodríguez, B. D. Moore, P. L. Peri, J. R. Poulsen, J. C. Stegen, R. Veldtman, H. Zeipel, N. R. Andrew, S. L. Boulter, E. T. Borer, J. H. C. Cornelissen, A. G. Farji-Brener, J. L. DeGabriel, E. Jurado, L. A. Kyhn, B. Low, C. P. H. Mulder, K. Reardon-Smith, J. Rodríguez-Velázquez, A. Fortier, Z. Zheng, P. G. Blendinger, B. J. Enquist, J. M. Facelli, T. Knight, J. D. Majer, M. Martínez-Ramos, P. McQuillan y F. K. C. Hui. 2013. Correlations between physical and chemical defences in plants: tradeoffs, syndromes, or just many different ways to skin a herbivorous cat? *New Phytologist*, 198: 252-263.
- Moles, A. T., I. R. Wallis, W. J. Foley, D. I. Warton, J. C. Stegen, A. J. Bisigato, L. Cella-Pizarro, C. J. Clark, P. S. Cohen, W. K. Cornwell, W. Edwards, R. Ejrnæs, T. Gonzales-Ojeda, B. J. Graae, G. Hay, F. C. Lumbwe, B. Magaña-Rodríguez, B. D. Moore, P. L. Peri, J. R. Poulse, R. Veldtman, H. von Zeipel, N.



- R. Andrew, S. L. Boulter, E. T. Borer, F. Fernández, M. Coll, A. G. Farji-Brener, J. De Gabriel, E. Jurado, L. A. Kyhn, B. Low, C. P. H. Mulder, K. Reardon-Smith, J. Rodríguez-Velázquez, E. W. Seabloom, P. A. Vesk, A. van Cauter, M. S. Waldram, Z. Zheng, P. G. Blendinger, B. J. Enquist, J. M. Facelli, T. Knight, J. D. Majer, M. Martínez-Ramos, P. McQuillan y L. D. Prior. 2011. Putting plant resistance traits on the map: a test of the idea that plants are better defended at lower latitudes. *New Phytologist*, 191: 777-788.
- Murali, K. S. y R. Sukumar. 1993. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry forest, Southern India. *Oecologia*, 94: 114-119.
- Neves, F. S., L. S. Araújo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, G. A. Sanchez-Azofeifa y M. Quesada. 2010. Canopy herbivory and insect herbivore diversity in a dry forest-savanna transition in Brazil. *Biotropica*, 42: 112-118.
- Noguera, F. A., J. H. Vega y A. N. García (eds.). 2002. Historia Natural de Chamela. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México.
- Núñez-Farfán, J, J. Fornoni y P. L. Valverde. 2007. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38: 541-566.
- Ohgushi, T. 2005. Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 81-105.
- Oliveira, K. N., M. M. Espírito-Santo, J. O. Silva y G. A. Melo. 2012. Ontogenetic and temporal variations in herbivory and defense of *Handroanthus spongiosus* (Bignoniaceae) in Brazilian tropical dry forest. *Environmental Entomology*, 41: 541-550.
- Oliver, R. D. y S. V. S. Ipcho. 2004. *Arabidopsis* pathology breathes new life into the necrotrophs-vs.-biotrophs classification of fungal pathogens. *Molecular plant pathology*, 5: 347-352.
- Parker, J. D., S. Juha-Pekka y A. A. Agrawal. 2010. Herbivory enhances positive effects of plant genotypic diversity. *Ecology Letters*, 13: 553-563.
- Parra-Tabla, V y C. M. Herrera. 2009. Spatially inconsistent direct and indirect effects of herbivory on floral traits and pollination success in a tropical shrub. *Oikos*, 119: 1344-1354.
- Parra-Tabla, V., V. Rico-Gray y M. Carbajal. 2004. Effect of defoliation on leaf growth, sexual expression and reproductive success of *Cnidocolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Plant Ecology*, 173: 153-160.
- Pavia, H., G. B. Toth y P. Åberg. 2002. Optimal defense theory: elasticity analysis as a tool to predict intraplant variation in defenses. *Ecology*, 83: 891-897.
- Pérez-Estrada, L. B., Z. Cano-Santana y K. Oyama. 2000. Variation in leaf trichomes of *Wigandia urens*: environmental factors and physiological consequences. *Tree Physiology*, 20: 629-632.
- Pescador-Rubio, A, A. Rodríguez-Palafox y F. A. Noguera. 2002. Diversidad y estacionalidad de Arthropoda. Pp: 183-201. En: Noguera, F. A., J. H. Vega y A. N. García (eds.). 2002. Historia Natural de Chamela. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México.
- Pilson, D. y H. R. Prendeville. 2004. Ecological effects of transgenic crops and the escape of transgenes into wild populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35: 149-174.
- Pimentel, D., H. Acquay, M. Biltonen, P. Rice, M. Silva, J. Nelson, V. Lipner, S. Giordano, A. Horowitz y M. D'Amore. 1992. Environmental and economic costs of pesticide use. *BioScience*, 41: 750-760.
- Pohl, I. E. 1827. Plantarum Brasiliae icones et descriptiones hactenus ineditae: iussu et auspiciis Francisci Primi, imperatoris et regis augustissimi. Pp. 56-63. Consultado el 3 de febrero de 2013 en Botanicus Digital Library, URL <http://www.test.botanicus.org>
- Pollard, A. J. 1984. Genealogical studies of *Urtica dioica* L. III. Stinging hairs and plant-herbivore interactions. *New Phytologist*, 97: 507-522.
- Pollard, A. J. 1986. Variation in *Cnidocolus texanus* in relation to herbivory. *Oecologia*, 70: 411-413.

- Pollard, A. J. 1992. The importance of deterrence: responses of grazing animals to plant variation. Pp. 216-239. En: Fritz, S. y E. L. Simms (eds.). 1992. Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution, and genetics. University of Chicago Press, EEUU.
- Pringle, E. G., R. I. Adams, E. Broadbent, P. E. Busby, C. I. Donatti, E. L. Kurten, K. Renton y R. Dirzo. 2011. Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a seasonally dry tropical forest. *Biotropica*, 43: 299-308.
- Quentin, A. G., E. A. Pinkard, C. L. Beadle, T. J. Wardlaw, A. P. O'Grady, S. Paterson y C. L. Mohammed. 2010. Do artificial and natural defoliation have similar effects on physiology of *Eucalyptus globules* Labill. seedlings? *Annals of Forest Science*, 67: 203p1-203p9.
- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- Ramos-Calderón, M. P. 2009. Análisis de los patrones de herbivoría en la comunidad arbórea y arbustiva de la selva baja caducifolia de la Isla Cocinas de la Reserva de La Biosfera Chamela-Cuixmala, Jal. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).
- Ramos-Calderón, M. P. 2012. Variación intra e interpoblacional en los niveles de herbivoría y en la densidad de tricomas de *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae). Tesis para obtener el grado de Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).
- CTA-RBCC, Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala; Comité técnico asesor. 2010. Dictamen técnico de la manifestación de impacto ambiental del proyecto de desarrollo turístico "Zafiro" (Clave: 14JA2009T0017): identificación de posibles impactos a las áreas naturales protegidas de la región. Consultado el 4 de febrero de 2013 en Estación Biológica Chamela, URL <http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/>
- Rhoades, D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. Pp. 1-55. En: Rosenthal, G. A. y D. H. Janzen (eds.). 1979. Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites. Academic Press, Nueva York.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1<sup>ra</sup> Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México. Pp. 200-214. Consultado el 3 de mayo de 2013 en CONABIO, URL <http://www.biodiversidad.gob.mx/>
- Salas-Morales, S. H., A. Saynes-Vásquez y L. Schibli. 2003. Flora de la costa de Oaxaca, México: lista florística de la región de Zimatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 72: 21-58.
- Salas-Morales, S. H., L. Schibli, A. Nava-Zafra y A. Saynes-Vásquez. 2007. Flora de la costa de Oaxaca, México (2): lista florística comentada del Parque Nacional Huatulco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81: 101-130.
- Sanson, G. 2006. The biomechanics of browsing and grazing. *American Journal of Botany*, 93: 1531-1545.
- Scriber, J. M. 1977. Limiting effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae). *Oecologia* (Berl.), 28: 269-287.
- Schädler, M., G. Jung, H. Auge y R. Brandl. 2003. Palatability, decomposition and insect herbivory: patterns in a successional old-field plant community. *Oikos*, 103: 121-132.
- Scheman, A. J. y A. Conde. 2001. Contact dermatitis from *Cnidocolus angustidens*. *Contact dermatitis*, 45: 39.
- Schoonhoven, L. M., J. J. A. van Loon y M. Dicke. 2005. Insect-plant biology. Oxford Univ. Press, Nueva York, EEUU. Pp. 35-79.
- Seigler, D. S. y J. J. Bloomfield. 1969. Constituents of the genus *Cnidocolus*. *Phytochemistry*, 8: 935.

- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2002. NOM-059-ECOL-2001: Norma Oficial Mexicana, Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 6 de marzo de 2002.
- Séralini, G. E., E. Clair, R. Mesnage, S. Gress, N. Defarge, M. Malatesta, D. Hennequin y J. S. de Vendômois. 2012. Long term toxicity of a Roundup herbicide and a Roundup-tolerant genetically modified maize. *Food and Chemical Toxicology*, 50: 4221-4231.
- Shädler, M., R. Brandl y J. Haase. 2007. Antagonistic interactions between plant competition and insect herbivory. *Ecology*, 88: 1490-1498.
- Shyvas, R. G. y K. D. Hyde. 1997. Biodiversity of plant pathogenic fungi in the tropics. Pp. 47-56. En: Hyde, K. D. (ed.). Biodiversity of tropical microfungi. Hong Kong University Press, Hong Kong.
- Stamp, N. 2003. Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *The Quarterly Review of Biology*, 78: 23-55.
- Stidham, J. A. y T. A. Stidham. 2008. Bull nettle (*Cnidocolus texanus*) as enemy free space for Orthopterans in Texas, U.S.A. *The American Entomological Society*, 119: 102-104.
- Téllez-Ramírez, I. 2012. ¿Mercantilización o conservación de la biodiversidad? Las áreas de conservación comunitaria en el estado de Oaxaca. 2000-2009. Tesis de licenciatura, Facultad de Economía, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Pp. 239-268.
- Thurston, L. E. y N. R. Lersten. 1969. The morphology and toxicology of plant stringing hairs. *The Botanical Review*, 35: 393-412.
- Tooker, J. F., M. Peiffer, D. S. Luthe y G. W. Felton. 2010. Trichomes as sensors, detecting activity on the leaf surface. *Plant signaling and Behaviour*, 5: 73-75.
- Trejo, I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas (Mx)*, 30: 40-52.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94: 133-142.
- Tuberville, T. D., P. G. Dudley y A. J. Pollard. 1996. Responses of invertebrate herbivores to stinging trichomes of *Urtica dioica* and *Laportea Canadensis*. *Oikos*, 75: 83-88.
- Underwood, W. 2012. The plant cell wall: a dynamic barrier against pathogen invasion. *Frontiers in plant science*, 3: 1-6.
- Valverde, P. L., J. Fornoni y J. Núñez Farfán. 2001. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 424-432.
- van Dam, N y M. Heil. 2011. Multitrophic interactions below and above ground: *en route* to the next level. *Journal of Ecology*, 99: 77-88.
- Vetter, J. 2000. Plant cyanogenic glycosides. *Toxicon*, 38: 11-36.
- Vile, D., E. Granier, B. Shipley, G. Laurent, M. L. Navas, C. Roumet, S. Lavorel, S. Díaz, J. G. Hodgson, F. Lloret, G. F. Midgley, H. Poorter, M. C. Rutherford, P. J. Wilson e I. J. Wright. 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany*, 96: 1129-1136.
- Walters, D. R. 2010. Plant Defense: Warding off attack by pathogens, herbivores and parasitic plants. Wiley-Blackwell, Oxford, Gran Bretaña. Pp. 153-183.
- Waser, N. M., L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams y J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77: 1043-1060.
- Webster, G. L. 1994. Classification of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 81: 3-32.
- Webster, G. L. 2009. *Cnidocolus* Pohl. Consultado el 2 de febrero de 2013 en Missouri Botanical Garden, URL <http://www.tropicos.org>