



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Relación entre los tricomas foliares y la incidencia de
hongos fitopatógenos y herbivoría por insectos en tres
especies de *Croton* en la Reserva de la Biosfera Chamela –
Cuixmala, Jalisco.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

YOLI MARIANA MEDINA ROMERO



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. FRANCISCO JAVIER ESPINOSA GARCÍA**

2009



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 del Jurado

1. Datos del alumno

Medina
Romero
Yoli Mariana
56 43 43 18
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
301112745

2. Datos del tutor

Dr
Francisco Javier
Espinosa
García

3. Datos del sinodal 1

Dr
Zenón
Cano
Santana

4. Datos del sinodal 2

Dra
María Graciela
García
Guzmán

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Rosa Irma
Trejo
Vázquez

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Juan Enrique
Fornoni
Agnelli

7. Datos del trabajo escrito

Relación entre los tricomas foliares y la incidencia de hongos fitopatógenos y herbivoría por insectos en tres especies de *Croton* en la Reserva de la Biosfera Chamela – Cuixmala, Jalisco
60 p
2009

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue financiado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) IN 205106-3 y el Instituto de Ecología (IE), y se realizó con el apoyo de la beca para terminación de estudios de PAPIIT IN 205106-3.

A mis padres Juan José Medina y María Luisa Romero, todo este trabajo es por y para ustedes, gracias por la vida, por el amor, por la paciencia, por creer en mi, por impulsarme a estudiar y a superarme cada día. A mis hermanos: Cuauhtli porque eres un ejemplo para mi, gracias a ti sé que a pesar de todas las adversidades se puede conseguir lo que uno quiere y Erandi porque toda mi vida te he admirado y quisiera parecerme a ti aunque sea un poco en toda la dedicación que pones a lo que haces.

Al Dr. Francisco Espinosa le agradezco por su dirección, interés, asesorías y valiosos comentarios que me permitieron elaborar el presente trabajo. De igual manera le agradezco a los miembros de mi jurado por sus valiosas aportaciones para mejorar la presente tesis. A la Dra. Graciela García Guzmán porque gracias a ella conocí la Reserva la Biosfera Chamela – Cuixmala, siempre he tenido su apoyo y paciencia, por las revisiones y porque me animó a seguir adelante con este trabajo. A la Dra. Irma Trejo por su paciencia al revisar mi trabajo y por aportar sus acertados comentarios para mejorar el mismo. Gracias doctoras por llevarme a las mejores prácticas de campo. Al Dr. Zenón Cano por sus críticas constructivas que contribuyeron a mejorar el presente trabajo. Al Dr. Juan Fornoni por aceptar revisar mi trabajo y por sus comentarios.

A la estación de Biología Chamela (IBUNAM) por las facilidades otorgadas para el presente trabajo.

Al Biólogo Álvaro Miranda y a la Fundación Ecológica Cuixmala A.C. por todo el apoyo logístico que facilitó la realización de éste trabajo.

A la Bióloga Irma Acosta por todo el apoyo que siempre me ha brindado y por todos los conocimientos que me ha proporcionado.

Al M. en C. Alfredo Pérez (Alfredo House) donde quiera que estés, gracias por todos los conocimientos brindados, por tu buen humor en el campo y por enseñarme que cuando no logras hacer lo que amas puedes llegar a amar lo que haces.

A mi abuelita Felicitas por su apoyo e interés en todo lo que hago. A mi ahijadito Balam por existir y por apoyarme. A mis padrinos: Alma y Marcelo por su apoyo y cariño. A mis cuñados Héctor y Elizabeth por apoyarme a la distancia. A mis primos favoritos: Daniel, Lalo, Gerardito, Marcelo, Cynthia, Rod, Alma, Abril, Marijo, Edith, Hugo, Juan Carlos, Ale y Tony por las alegrías vividas juntos. A mis tíos: Tita, Gustavo, Pepe, Margarita, Meche, María Elena, Edith, Felipe, Toña, Lupe, Pancho, Isela y Minerva. A mis sobrinos: Michelle, Erin y Nelsy. A mis otros abuelitos, tíos, primos y sobrinos que ya no están conmigo espero hacerlos sentir orgullosos estén donde estén.

A mis profesores que a lo largo de la carrera he conocido, por infundirme ese amor por la ciencia de la vida: Olga, Alicia, Raúl, Erika, Vicky, Álvaro, Adolfo, Eddy, Raúl Gío, Margarita, Betty, Paola, Diego, Lislíe, Catalina, Elvia, Carlos, Javier, Yenni, Ivonne, Sandra, Adriana, Celia, Víctor y Adrián.

A mis mejores amigos: Tania (mi comadre) por los momentos compartidos y su amistad incondicional, Rosario por los buenos momentos juntas, Roño por estar conmigo siempre que lo necesito, Marisol por traerme suerte y Nelly por creer en mi. A otros grandes amigos: Brenda, Jorge, Ángel, Leonardo, Lore, Mirsha, Rubén y Gustavo. A Gaby gracias por ayudarme en el campo.

Espero no haber excluido a nadie. A los que me apoyaron, creyeron en mi y me quieren, éstas líneas no bastan para expresar mi profundo agradecimiento a todos ustedes. Gracias.

INDICE	Página
AGRADECIMIENTOS.....	5
RESUMEN.....	6
ABSTRACT.....	7
1. INTRODUCCIÓN.....	8
2. OBJETIVOS.....	10
2.1. Objetivo general.....	10
2.2. Objetivos específicos.....	10
3. HIPÓTESIS.....	11
4. ANTECEDENTES.....	12
4.1. El concepto de enfermedad en las plantas.....	12
4.1.1. El triángulo de la enfermedad.....	15
4.2. Organismos causantes de las enfermedades en las plantas.....	17
4.2.1. Hongos patógenos de plantas.....	18
4.3. Algunos síntomas que se manifiestan en las plantas.....	18
4.4. Relación entre las enfermedades fúngicas y la herbivoría por insectos.....	19
4.5. Factores que influyen en la herbivoría por insectos.....	20
4.6. Mecanismos de defensa en las plantas.....	21
4.7. Tricomas foliares.....	22
5. SITIO DE ESTUDIO.....	24
5.1.1. Clima.....	24
5.1.2. Vegetación y flora.....	25
6. SISTEMA BIOLÓGICO.....	27
6.1. El género <i>Croton</i>	27
6.1.1. Descripción de las especies.....	27
7. MÉTODOS.....	29
7.1. Análisis de los niveles de daño foliar causados por hongos patógenos e insectos herbívoros.....	29
7.2. Medición de la pubescencia.....	30
7.3. Aislamiento de hongos patógenos.....	31
8. RESULTADOS.....	32
8.1. Niveles de daño foliar causados por hongos patógenos e insectos herbívoros.....	34

8.2. Pubescencia.....	34
8.3. Identificación de hongos patógenos.....	35
9. DISCUSIÓN.....	39
9.1. Niveles de daño foliar causados por hongos patógenos e insectos herbívoros.....	39
9.2. Pubescencia.....	43
9.3. Los hongos patógenos de <i>Croton</i>	46
10. CONCLUSIÓN.....	48
11. ANEXO 1.....	49
12. ANEXO 2.....	51
13. ANEXO 3.....	52
14. LITERATURA CITADA.....	53

Medina-Romero, Y. M. 2009. Relación entre los tricomas foliares y la incidencia de hongos fitopatógenos y herbivoría por insectos en tres especies de *Croton* en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. D.F., México. 60 pp.

RESUMEN

Las plantas son susceptibles al ataque de una serie de organismos que pueden consumirlas o ser infecciosos y causarles enfermedades. Entre los mecanismos presentes en las plantas, se encuentran la defensa química y la defensa física. Se investigó si los tricomas foliares presentaban un papel defensivo contra el ataque por hongos patógenos e insectos herbívoros en tres especies del género *Croton* en la selva baja caducifolia y de la selva mediana de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jal. En las tres especies se analizaron los niveles de daño foliar causados por hongos patógenos y por insectos herbívoros, así como el número y tipo de tricomas foliares presentes. Se relacionaron los niveles de daño foliar con: i) el tipo y densidad de tricomas foliares, y ii) los factores ambientales (tipo de vegetación, sitio y ubicación del sitio). También se relacionaron el tipo y densidad de tricomas foliares con los factores ambientales antes mencionados. Además se aislaron e identificaron los hongos asociados al daño foliar. En este estudio los tricomas foliares no tuvieron un papel defensivo contra el ataque por hongos patógenos e insectos herbívoros. El mayor daño foliar causado por insectos herbívoros se presentó en *Croton roxanae*, mientras que el mayor daño foliar por hongos patógenos se presentó en *Croton pseudoniveus*. No se encontró una relación entre los niveles de daño foliar con el tipo y densidad de tricomas foliares. En el daño foliar por insectos herbívoros fue importante el tipo de vegetación y el sitio; en el daño foliar por hongos patógenos fue importante el tipo de vegetación, el sitio y la ubicación del sitio. El mayor número de tricomas foliares en el envés se presentó en *Croton niveus*, el mayor número de tricomas foliares en el haz se presentó en *C. roxanae*. En el número de tricomas foliares del envés fue importante el tipo de vegetación y el sitio; en el número de tricomas foliares del haz ningún factor ambiental fue importante. Se aislaron e identificaron doce géneros de hongos.

Medina-Romero, Y. M. 2009. Relación entre los tricomas foliares y la incidencia de hongos fitopatógenos y herbivoría por insectos en tres especies de *Croton* en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. D.F., México. 60 pp.

ABSTRACT

In natural systems, plants are susceptible to attack by a series of organisms that can consume or infect them, and cause diseases. However, plant species present a series of mechanisms to protect themselves, such as the chemical and physical defenses. This study investigated if leaf trichomes play a defensive role against the attack of fungal pathogens, and herbivore insects in three species of the genus *Croton* in the seasonal tropical dry forest and the semideciduos forest of the Biosphere Reserve of Chamela-Cuixmala, Jalisco, Mexico. The levels of leaf damage caused by fungal pathogens and herbivore insects were assessed using a leaf area analyser, and the number, and type of leaf trichomes present in the three species were also determined. A series of relations between the levels of leaf area damaged and the type and density of leaf trichomes, and environmental factors (vegetation type, survey area and survey area location) were performed. Also, relations between the type and density of leaf trichomes, and the same environmental factors mentioned above were performed. The fungal pathogens associated to leaf damage were isolated and identified using phytopathological techniques. In this study, the density of leaf trichomes was not related to the levels of pathogen damage and herbivory attack. The highest level of foliar damage caused by herbivore insects was found in *Croton roxanae*, while the highest foliar damage caused by fungal pathogens was found in *Croton pseudoniveus*. A lack of relation between the levels of foliar damage, and the type and density of leaf trichomes was detected. The foliar damage by herbivore insects and pathogens was affected by the type of vegetation and the survey area, but for fungal pathogens it was also important the location of the survey area. The highest number of leaf trichomes on the lower surface of the leaves was found in *Croton niveus*, while the highest number of leaf trichomes on the upper surface of the leaves was found in *Croton roxanae*. The vegetation type and the survey area, influenced the number of leaf trichomes on the lower surface of the leaves, and the number of leaf trichomes on the upper surface was not influenced by any environmental factor. Twelve genera of fungal pathogens affecting the three *Croton* species, were isolated and identified.

1. INTRODUCCIÓN

Las plantas son susceptibles al ataque de una serie de organismos que pueden consumirlas o ser infecciosos y causarles enfermedades (Waller y Lenné, 2002). En general, las plantas se defienden de sus consumidores mediante mecanismos de protección. Algunos de los mecanismos presentes en las plantas son la defensa física y la defensa química (Agrios, 1997).

La defensa física es importante contra herbívoros y patógenos porque mediante características estructurales se evita tanto que los herbívoros consuman los tejidos vegetales como la entrada o propagación de microorganismos patógenos dentro de la planta (Agrios, 1997).

Uno de los mecanismos es la presencia de un tapete grueso de pelos o tricomas sobre la superficie de la planta que funciona como un repelente de agua, ya que previene la formación de una película de agua sobre la cual los patógenos podrían depositarse y germinar (Agrios, 1997). Este tapete también puede evitar que herbívoros pequeños consuman a las hojas.

En zonas tropicales, la estacionalidad causa variaciones en los nutrientes y el contenido químico en las hojas (Schoonhoven et al., 2005) por lo que existe una alta abundancia de insectos (Coley y Aide, 1991). Las diferencias que se observan en los niveles de herbivoría entre las especies de plantas pueden ser el resultado de diferencias morfológicas, como la presencia o ausencia de tricomas (Schoonhoven et al., 2005). Las características defensivas contra herbívoros pueden correlacionarse positiva o negativamente con el ataque de los patógenos. Por ejemplo, la mayoría del daño a las hojas por herbívoros está asociado a patógenos en la selva alta perennifolia, por lo que se sospecha que los herbívoros son vectores de patógenos o bien facilitan su entrada al dejar expuestas áreas dañadas por donde penetran los patógenos (García-Guzmán y Dirzo, 2004). En otros casos, los patógenos inducen respuestas defensivas en las plantas que pueden ser: nocivas para los herbívoros (Inbar *et al.*, 1998), hacerlas más atractivas para los herbívoros (Moran, 1998; Cardoza *et al.*, 2002) o no tener ningún efecto sobre los herbívoros (Rostás *et al.*, 2006).

En Chamela, Jal., se encuentran varias especies de *Croton*, en algunas de las cuales no se ha estudiado la relación entre los tricomas y el daño por insectos herbívoros y hongos patógenos. Aunque en *C. niveus*, *C. pseudoniveus* y *C. roxanae* se ha observado muy poco daño foliar por herbívoros, sí existe mucho daño por hongos patógenos (G. García-Guzmán comunicación personal). La aparente ausencia de correlación entre la

incidencia de herbívoros y patógenos en estas especies y su pubescencia conspicua estimularon la realización de la presente investigación para saber si los tricomas foliares tenían un papel defensivo contra el ataque por hongos patógenos e insectos herbívoros en tres especies del género *Croton* en la selva baja caducifolia y la selva mediana de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jal.

A través de un estudio realizado por G. García-Guzmán y por I. Trejo (datos no publicados) se conoce que varias especies del género *Croton* en la región de Chamela-Cuixmala, son atacadas por hongos que causan manchas foliares. Sin embargo, actualmente no se conoce la identidad de dichos hongos, ni los niveles de daño causados a las diferentes especies del género *Croton*.

El presente estudio se hizo para saber si los tricomas foliares tienen un papel defensivo contra el ataque por insectos herbívoros (Martínez-Becerril, 1999; Agrawal, 2000) y hongos patógenos en cada una de las especies de *Croton*. Además, se analizaron los niveles de daño foliar, el tipo de enemigo natural (hongos patógenos e insectos herbívoros) que causa un mayor daño y los posibles efectos de los factores ambientales (tipo de vegetación, sitio y ubicación del sitio) sobre el daño foliar y sobre la densidad y tipo de tricomas. Asimismo se identificaron los hongos patógenos asociados al daño foliar.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general.

Investigar si existe un papel defensivo de los tricomas contra el ataque por hongos patógenos e insectos herbívoros en tres especies del género *Croton* (*C. niveus*, *C. pseudoniveus* y *C. roxanae*) de la selva baja caducifolia y de la selva mediana de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jal.

2.2. Objetivos específicos.

Analizar los niveles de daño foliar causados a las tres especies del género *Croton* por hongos patógenos e insectos herbívoros.

Investigar el efecto de los factores ambientales (tipo de vegetación, sitio y ubicación del sitio) en los niveles de daño foliar.

Analizar la densidad y el tipo de tricomas foliares presentes en cada una de las tres especies del género *Croton*.

Determinar el efecto de los factores ambientales (tipo de vegetación, sitio y ubicación del sitio) sobre la densidad y el tipo de tricomas foliares.

Identificar a nivel de género a los hongos patógenos asociados al daño foliar de las tres especies del género *Croton*.

3. HIPÓTESIS

Si los tricomas foliares en las tres especies del género *Croton* presentan un papel defensivo contra el ataque por hongos patógenos e insectos herbívoros, entonces habrá una relación entre la densidad de tricomas foliares y el daño foliar causado por hongos patógenos e insectos herbívoros.

Si los niveles de daño foliar en las tres especies del género *Croton* son diferentes, entonces tanto la densidad y el tipo de tricomas presentes en las plantas como con los factores ambientales (tipo de vegetación, sitio y ubicación del sitio) influyen en el ataque por hongos patógenos e insectos herbívoros.

4. ANTECEDENTES

4.1. El concepto de enfermedad en las plantas.

Una enfermedad se define como la alteración de una o más funciones fisiológicas esenciales de las plantas y causada por microorganismos patógenos o por factores ambientales (Burdon, 1987; Agrios, 1997; Lenné, 2002). Este proceso puede resultar en la recuperación, el deterioro parcial o la muerte de la planta afectada o de alguno de sus órganos (Lindquist, 1975; Agrios, 1997). Al principio, la afección se localiza en una o pocas células y es invisible (Lindquist, 1975). Posteriormente, la reacción se extiende, y afecta partes de la planta que desarrollan cambios visibles (Lindquist, 1975; Agrios, 1997).

En sistemas naturales, las plantas son atacadas por una serie de plagas y organismos infecciosos, a menudo simultáneamente y estos pueden tener efectos negativos o positivos (sinérgicos) en las enfermedades (Agrios, 1997; Waller y Lenné, 2002). El daño causado por agentes bióticos como insectos o patógenos, también puede permitir la entrada de otros patógenos u obstaculizar la operación de los mecanismos de defensa activa en las plantas (Waller y Lenné, 2002).

El patógeno infeccioso es aquel que, frente a una planta susceptible y en condiciones ambientales adecuadas, es capaz de producir una enfermedad (Lindquist, 1975).

Los desordenes no infecciosos son provocados por condiciones anormales de temperatura, luz, radiación, viento o la atmósfera, disturbios con relación al agua, desequilibrios nutricionales, la acción tóxica de los funguicidas u otros químicos aplicados (Agrios, 1997; Lenné, 2002). Con frecuencia este tipo de disturbio predispone a las plantas a la infección, debido a que permite a los patógenos entrar y dañar la planta a través del deterioro fisiológico o de lesiones (Lenné, 2002).

Las enfermedades de las plantas se pueden agrupar de acuerdo a: los síntomas, el órgano afectado, o las especies de plantas afectadas (Agrios, 1997). En ocasiones puede haber un diagnóstico preliminar de la enfermedad fúngica a partir de los síntomas, aunque es posible que tipos de daño similares se produzcan por patógenos no relacionados y por el ambiente abiótico (Waller y Cannon, 2002).

De acuerdo a Lindquist (1975), las enfermedades pueden clasificarse como:

- a) *Locales*. Se caracterizan porque el parásito fructifica en las vecindades del lugar por donde penetró.
- b) *Localizadas*. Son aquellas en las cuales el parásito fructifica en un lugar más o menos alejado del que penetró.

- c) *Generalizadas*. Son aquellas en las cuales falta, por lo general, un punto específico de infección y de fructificación del parásito.
- d) *Sistémicas*. En este caso, la penetración se hace por una determinada zona y el parásito invade todo el organismo.

El efecto de las enfermedades en las plantas depende de la fisiología del hospedero y de los síntomas (Waller y Lenné, 2002). Estos aspectos no siempre están relacionados, en algunas enfermedades que se producen síntomas muy visibles puede haber poco efecto en las hojas, mientras que en otras donde hay pocos síntomas obvios el efecto en las hojas puede ser muy marcado (Waller y Lenné, 2002).

El **ciclo de la enfermedad** se refiere a una serie de eventos que permiten el desarrollo de la enfermedad y perpetuación del patógeno. Incluye cambios fisiológicos tanto en la planta como en el patógeno y la aparición de síntomas en las plantas. Los eventos primarios son inoculación, penetración, infección, colonización (invasión), dispersión y supervivencia del patógeno (Agrios, 1997).

La **inoculación** es el contacto inicial de un patógeno con la planta (Agrios, 1997; Arnold *et al.*, 2003). El inóculo es cualquier parte del patógeno que inicia la infección, principalmente esporas y/o conidios (Agrios, 1997). En los procesos de infección, no solo el número de esporas es importante, sino también la velocidad con que se producen (Dimond, 1975). Muchos patógenos dependen del agua en la superficie para la infección, esporulación y ocasionalmente la colonización de los tejidos (Royle y Butler, 1986). La intensidad de la precipitación tiene fuertes implicaciones para la dispersión del inóculo, y la duración se relaciona con la persistencia de la humedad para la infección y la esporulación (Royle y Butler, 1986; Shoeneweiss, 1986). Aunque existen muchos otros patógenos que dependen del viento para dispersarse (Agrios, 1997). El viento influye en las enfermedades infecciosas de las plantas al incrementar la propagación de los patógenos. Algunas veces, previene la infección acelerando el secado de las superficies mojadas de la planta sobre las que las esporas pueden caer. Si las superficies de la planta se secan antes de la penetración, cualquier espora en germinación presente sobre la planta se seca y muere, y la infección no ocurre (Agrios, 1997).

Existen tres clases de **penetración** al hospedero: a través de aberturas naturales como estomas, directamente a través de la cutícula de las superficies y a través de heridas (Dimond, 1975; Agrios, 1997). La cutícula y la epidermis forman una barrera eficiente contra la penetración (Waller y Cannon, 2002). El estrés hídrico causa que los estomas de la planta se cierren (Dix y Webster, 1995) y usualmente un incremento en la

susceptibilidad o predisposición a los parásitos necrótrofos o facultativos (Shoeneweiss, 1986). Sin embargo, muchos hongos patógenos tropicales, especialmente aquellos adaptados a áreas estacionalmente secas tienen mecanismos de supervivencia efectivos para resistir a la sequía y no son muy afectados por el estrés hídrico (Dowding, 1986; Waller, 1986).

La **infección** es el proceso por el cual los patógenos establecen contacto con las células o tejidos susceptibles del hospedero y consiguen nutrientes de ellos (Agrios, 1997). La infección inicial depende de la penetración exitosa de la superficie del hospedero (Waller y Cannon, 2002).

La germinación y el crecimiento de las esporas del hongo sobre las superficies aéreas de la planta dependen de la humedad y la temperatura y de las sustancias presentes en el hospedero que pueden tener un efecto inhibitorio o estimulador (Waller y Cannon, 2002).

Los tipos de células y tejidos que son afectados determinan el tipo de función fisiológica que puede ser afectada en primer lugar. Por ejemplo, la infección en el follaje, interfiere con la fotosíntesis (Lindquist, 1975; Agrios, 1997). Aunque el ataque del follaje por patógenos origina una reducción en el contenido total de clorofila en las hojas debido a que las toxinas producidas por esos patógenos inhiben algunas de las enzimas que se encuentran directa o indirectamente relacionadas con la fotosíntesis, la actividad fotosintética de la clorofila restante aparentemente no se ve afectada (Agrios, 1997).

Para que los hongos puedan iniciar la **colonización** del hospedero, deben primero adherirse a la superficie del hospedero y posteriormente penetrar los tejidos (Agrios, 1997). Para que este proceso ocurra, ya sea a través de los estomas o directamente a través de la superficie de la hoja, en numerosos casos se requiere de una película de agua o de humedad relativa alta para que las esporas puedan germinar (Dimond, 1975; Agrios, 1997). Aunque algunos hongos pueden germinar, penetrar y causar infección incluso cuando solo hay alta humedad relativa en la atmósfera alrededor de la planta o aun cuando la humedad es muy baja (Agrios, 1997).

Las esporas fúngicas se encuentran presentes en la atmósfera por lo que su **dispersión** sobre las superficies de las plantas es constante. El número de esporas presentes en la atmósfera está sujeto a los patrones estacionales del clima y sigue un ciclo determinado por la temperatura y la precipitación (Dix y Webster, 1995; Carlile *et al.*, 2001). La mayoría se depositan en la parte superior de la superficie de la hoja, aunque en

algunas plantas, hay una mayor proporción de esporas germinadas y un mayor crecimiento en la parte inferior (Dix y Webster, 1995).

La **supervivencia del patógeno** es mayor en la parte inferior de la hoja debido a que se encuentra más protegido de los cambios en las condiciones ambientales y a que hay una cantidad de humedad relativamente alta (Roth, 1984; Dix y Webster, 1995).

4.1.1. El triángulo de la enfermedad.

Para que una enfermedad ocurra y se desarrolle óptimamente, una combinación de tres factores debe estar presente: planta susceptible, patógeno infeccioso, y ambiente favorable (Lindquist, 1975; Agrios, 1997).

Cada uno de estos tres componentes, puede mostrar una variabilidad considerable y cuando uno cambia, afecta el grado de severidad de la enfermedad dentro de un individuo y dentro de la población. La interacción de los tres componentes de la enfermedad a menudo se visualiza como un triángulo, generalmente referido como triángulo de la enfermedad (Agrios, 1997).

La planta susceptible es aquella que puede contraer la enfermedad en un momento de su vida o durante todo el transcurso de la misma (Lindquist, 1975; Sarasola, 1975). Las plantas son más tolerantes a las enfermedades si muestran síntomas de enfermedad menos severos y/o sufren menor daño que aquellas que son menos tolerantes (Waller y Lenné, 2002).

El patógeno infeccioso es aquel microorganismo causante de las enfermedades de las plantas. La patogenicidad, es la habilidad del parásito de interferir con una o más de las funciones esenciales de la planta, causando una enfermedad (Agrios, 1997).

El ambiente influye en el proceso de la enfermedad tanto sobre las plantas sanas o enfermas haciéndolas susceptibles, como sobre los patógenos tornándolos más o menos agresivos (Lindquist, 1975). Un cambio en cualquier factor ambiental puede favorecer tanto al hospedero como al patógeno, o podría ser más favorable para uno que para otro (Agrios, 1997).

Los **factores ambientales** que afectan más seriamente la iniciación y desarrollo de las enfermedades infecciosas de las plantas son la temperatura y la humedad sobre la superficie de la planta (Burdon, 1987). Los nutrientes del suelo también juegan un papel importante (Agrios, 1997). Estos factores afectan el desarrollo de la enfermedad a través de su influencia sobre el crecimiento y susceptibilidad del hospedero, en la multiplicación y actividad del patógeno, o en la interacción del hospedero y el patógeno cuando se

relaciona con la gravedad del desarrollo del síntoma (Holderness y Pegg, 1986; Agrios, 1997).

Temperatura. Todas las etapas del ciclo biológico de un patógeno se dan dentro de una gama de temperaturas fijas. Por debajo o por encima de estos límites el patógeno se vuelve inactivo o muere (Miller, 1975). El efecto de la temperatura sobre el desarrollo de una enfermedad después de la infección, depende de la combinación específica hospedero–patógeno. El desarrollo rápido de la enfermedad usualmente ocurre cuando la temperatura es óptima para el desarrollo del patógeno, pero está arriba o debajo del óptimo para el desarrollo del hospedero (Agrios, 1997).

Los hongos difieren grandemente en la gama de temperatura que pueden tolerar para su desarrollo, la escala que permite la reproducción comúnmente es más estrecha que la que corresponde al desarrollo (Dimond, 1975). Algunos hongos crecen mucho más rápido a temperaturas bajas que otros, y puede haber diferencias significativas entre razas del mismo hongo. La temperatura afecta el número de esporas formados en una unidad de área de la planta y el número de esporas liberadas en un periodo de tiempo dado (Agrios, 1997). Cada forma de espora tiene su propio óptimo que puede coincidir o no con el del desarrollo vegetativo (Dimond, 1975).

Humedad. La humedad es indispensable para la formación, la longevidad, y la germinación de las esporas de los hongos y la penetración del hospedero por el tubo germinal (Agrios, 1997). Cuando las hojas tienen una superficie húmeda, debido al rocío, la niebla o la precipitación, diversos hongos entran al follaje constantemente y persisten sin causar daño visible (Arnold *et al.*, 2003).

El número de ciclos de infección por época de muchas enfermedades fúngicas está correlacionado cercanamente con la precipitación por época, particularmente con lluvias que tienen suficiente duración para permitir el establecimiento de nuevas infecciones (Agrios, 1997).

Luz. En muchas enfermedades la intensidad, duración y periodicidad de la luz puede incrementar o disminuir la susceptibilidad de las plantas a la infección y además la gravedad de la enfermedad (Miller, 1975; Agrios, 1997). La luz influye sobre la mayoría de los procesos vitales de los patógenos. Las diferentes calidades de luz originan alteraciones de las características morfológicas de los hongos patógenos y en la patogenicidad (Miller, 1975). Es un factor necesario para la formación de diversos tipos de órganos reproductores en ciertas especies de hongos y para la producción de esporóforos,

peritecios, apotecios, picnidios, esporangios y conidióforos pero a menudo inhibe la producción de esporas (Dimond, 1975).

Muchos compuestos clave en el metabolismo de las células fúngicas absorben la luz (Carlile *et al.*, 2001), lo que puede resultar en la producción de formas tóxicas y altamente reactivas del oxígeno, que oxidan los constituyentes celulares (Dix y Webster, 1995), para proteger del daño fotoquímico a las esporas se emplean las melaninas (Dix y Webster, 1995; Carlile *et al.*, 2001).

Se ha observado que las especies de plantas tropicales tolerantes a la sombra son menos nutritivas que las especies que se encuentran en lugares con sol (Coley y Aide, 1991). Las hojas que se desarrollan en lugares soleados tienen áreas más pequeñas que las hojas que se desarrollan en lugares sombreados (Nobel, 2005).

En un estudio realizado por Lindig-Cisneros *et al.* (1997) se cultivaron semillas de *Phaseolus coccineus* y *Phaseolus lunatus* para conocer la resistencia de estas especies contra la infección de hongos patógenos y los efectos del ambiente en este sistema. Las semillas de la planta silvestre muestran una mayor resistencia a las infecciones fúngicas. La proporción de semillas no infectadas de ambas variedades en sitios forestados es muy alta, debido a que el sitio es más cerrado tiene periodos de desecación más cortos y pocos cambios de temperatura durante el día y la noche (Lindig-Cisneros *et al.*, 1997).

4.2. Organismos causantes de las enfermedades en las plantas.

Los patógenos son un tipo de microorganismos parásitos que atacan a las plantas porque durante su desarrollo evolutivo han adquirido la habilidad de vivir de las sustancias producidas por las plantas hospederas (Agrios, 1997; Waller y Cannon, 2002). Causan enfermedades al afectar el metabolismo de las células de la planta a través de enzimas, toxinas, reguladores del crecimiento y de la secreción de otras sustancias (Agrios, 1997; Cardoza *et al.*, 2002). Para que un patógeno infecte a una planta, debe ser capaz de entrar, obtener los nutrientes y neutralizar las reacciones de defensa de la planta (Agrios, 1997).

Hay diferentes tipos de patógenos, como los obligados y los no obligados. Los obligados son biotrofos, es decir, crecen y se reproducen en hospederos vivos (Agrios, 1997), son especialistas y causan poca destrucción celular en los estadios tempranos, aunque pueden ocasionar la muerte de la planta (Waller y Cannon, 2002). Los no obligados, pueden vivir en hospederos vivos o muertos y sobre diferentes medios que les sirven como nutrientes. Algunos son viven la mayor parte de su ciclo de vida como

parásitos y en algunas ocasiones pueden crecer sapróbiamente sobre materia orgánica muerta, por lo que son semibiotrofos y se denominan saprofitos facultativos (Agrios, 1997). Otros viven la mayor parte del tiempo sobre materia orgánica muerta pero pueden atacar plantas vivas y convertirse en patógenos, estos se llaman patógenos facultativos (Agrios, 1997; Waller y Cannon, 2002).

4.2.1. Hongos patógenos de plantas.

Los hongos son organismos pequeños, generalmente microscópicos, eucariontes, usualmente filamentosos, ramificados, producen esporas y carecen de clorofila. Tienen paredes celulares que contienen quitina y glucanos como componentes del esqueleto, los cuales están embebidos en una matriz de polisacáridos y glicoproteínas (Agrios, 1997).

Existen más de 10,000 especies de hongos que pueden causar enfermedades en las plantas y son muy diversos. Se encuentran en casi todos los grupos taxonómicos. Todas las plantas son atacadas por algún tipo de hongo, y cada hongo patógeno puede atacar a uno o más tipos de plantas (Agrios, 1997). Solo pocos son patógenos obligados. La mayoría de los patógenos de plantas son necrótrofos (Waller y Cannon, 2002).

Los hongos patógenos muestran muchas adaptaciones para crecer y sobrevivir en las hojas. La mayoría de ellos son mesófilos, con un óptimo entre 20 y 25°C de acuerdo con cada especie (Dix y Webster, 1995; Carlile *et al.*, 2001). En los trópicos, la falta de humedad en ciertos meses puede ser un factor limitante (Dix y Webster, 1995). En algunas plantas anuales, se ha observado que las hojas maduras presentan un mayor número de microorganismos en su superficie, debido a que se encuentran en la profundidad del dosel, donde la temperatura y el contenido de agua son más estables (Dowding, 1986). Los hongos crecen en un rango de pH de ácido a neutro (Dix y Webster, 1995; Carlile *et al.*, 2001).

4.3. Algunos síntomas que se manifiestan en las plantas.

Los hongos causan síntomas locales o generales en sus hospederos. Comúnmente, causan necrosis local o general o matan los tejidos de las plantas, dando como resultado la reducción del crecimiento de los órganos o de toda la planta (Burdon, 1987). Algunos hongos causan crecimiento excesivo de las plantas infectadas o de partes de la planta (Agrios, 1997).

La **necrosis** es un síntoma caracterizado por la muerte, más o menos rápida de los tejidos afectados, esto puede derivar en la destrucción de todo un órgano, una parte del

mismo o la muerte del individuo (Lindquist, 1975). Sobre las hojas se produce el efecto de una perforación (Waller y Cannon, 2002). La necrosis es muy común, particularmente en enfermedades causadas por hongos parásitos obligados. El tejido necrosado aísla al parásito de las sustancias de las que depende para su nutrición, por lo que causa su muerte, y concentra sustancias anti-microbianas que neutralizan al patógeno (Agrios, 1997).

Las **manchas foliares** son lesiones localizadas de tamaño limitado en las hojas de los hospederos, las cuales, constan de células muertas y colapsadas (Agrios, 1997). Esto se debe a que producen enzimas pectolíticas que matan y colapsan a las células del hospedero en áreas pequeñas. Hay dos tipos de enzimas pectolíticas que actúan hidrolíticamente. El primer tipo se conoce como pectin-metil-esterasa o pectin-esterasa, las cuales hidrolizan las uniones éster. El segundo grupo está constituido por las poligalacturonasas, éstas rompen las uniones glicósidas entre los residuos de ácido galacturónico (Dimond, 1975).

El término **moho** se usa cuando el patógeno produce crecimiento visible sobre la superficie del hospedero (Waller y Cannon, 2002).

4.4. Relación entre las enfermedades fúngicas y la herbivoría por insectos.

Con base en la revisión de literatura llevada a cabo en esta tesis, existen pocos estudios que analizan la relación entre el ataque por hongos patógenos y por insectos herbívoros.

Cardoza *et al.* (2002) realizó un estudio con la planta *Arachis hypogaea* que es consumida por el herbívoro *Spodoptera exigua* y atacada por el hongo *Sclerotium rolfsii*. En este estudio, la alimentación del herbívoro no se ve afectada negativamente por la infección del hongo, además, los herbívoros mostraron preferencia por hojas de plantas infectadas, debido posiblemente a la reducción en las defensas que causa la infección (Cardoza *et al.*, 2002).

Moran (1998) trabajó con la planta *Cucumis sativus* y empleó dos insectos herbívoros (*Diabrotica undecimpunctata howardi* y *Aphis gossypii*) y dos hongos patógenos (*Colletotrichum orbiculare* y *Cladosporium cucumerinum*). Se observó que al infectar a la planta con *Colletotrichum orbiculare*, ésta fue más atractiva para los herbívoros y parcialmente resistente a *Cladosporium cucumerinum*. Los herbívoros prefirieron las hojas infectadas (Moran, 1998).

Rostás *et al.* (2006) hicieron un estudio con la planta *Zea mays* var. Delprim, con el hongo patógeno *Setosphaeria turcica* y el insecto herbívoro *Spodoptera littoralis*,

mostraron que la infección por el hongo no tuvo efecto sobre la alimentación del herbívoro (Rostás *et al.*, 2006).

Finalmente, Inbar *et al.* (1998) en un estudio realizado en la planta *Lycopersicon esculentum*, con un hongo patógeno *Fulvia fulva* y dos insectos herbívoros (*Liriomyza trifolii* y *Bemisia argentifolii*), se demostró que la defensa inducida proporcionó a la planta protección general contra todos los enemigos naturales y dependió del tipo de enemigo que la atacara. Sin embargo, no se analizó el efecto de los herbívoros sobre el hongo y viceversa (Inbar *et al.*, 1998).

4.5. Factores que influyen en la herbivoría por insectos.

Todas las especies de plantas tienen una composición nutricional y química diferente, así como una serie estacional de respuestas fenológicas características por lo que la composición nutricional se ve influenciada por los cambios en los periodos de temperatura y luz. La disminución de la calidad nutricional de las plantas reduce las tasas de crecimiento de muchos insectos (Young, 1982; Scriber y Lederhouse 1992).

En las zonas tropicales, la disponibilidad de agua es un factor muy importante que determina el crecimiento de las plantas. El estrés hídrico es un fenómeno común en estos lugares debido a los altos niveles de radiación solar y a la temperatura. Sin embargo, las plantas tienen plasticidad fenotípica que les permite adaptarse a las condiciones secas (Waller, 1986). En zonas tropicales estacionales hay una gran abundancia de insectos debido a que sus poblaciones se sincronizan con la época de lluvias. En zonas tropicales no estacionales la abundancia es menos notable debido al traslape de generaciones de insectos a lo largo del año (Young, 1982).

De acuerdo con Coley y Aide (1991) en bosques tropicales hay más herbivoría que en bosques templados. Esto se debe a que hay una gran abundancia de recursos y de depredadores, lo que da como resultado altos niveles de ataque por herbívoros y de diversos mecanismos de defensa en las plantas (Coley y Aide, 1991).

Las diferencias que se observan en los niveles de herbivoría entre las especies de plantas pueden ser el resultado de diferencias morfológicas, como la presencia o ausencia de tricomas (Schoonhoven *et al.*, 2005) o de características propias de las plantas como el olor, la reflexión de la luz (color para el insecto) y la forma (Southwood, 1986; Willmer, 1986).

4.6. Mecanismos de defensa en las plantas.

En general, las plantas se defienden contra los patógenos y los herbívoros por una combinación de mecanismos (Agrios, 1997).

Un mecanismo de protección presente en las plantas es la defensa química mediante la producción de metabolitos secundarios (Espinosa-García, 2001). Son tóxicos o crean condiciones que inhiben el crecimiento del patógeno o el ataque por herbívoros (Agrios, 1997; Espinosa-García, 2001; Waller y Lenné, 2002). Incluyen gomas, taninos, fitoalexinas, enzimas, toxinas, reguladores del crecimiento, y polisacáridos y otras sustancias presentes en el exterior de los tejidos de algunos órganos de las plantas (Deverall, 1972; Agrios, 1997; Hammerschmidt, 1999; Lindig-Cisneros *et al.*, 1997; 2002; Rodríguez-Saona *et al.*, 2001; Durango *et al.*, 2002; Waller y Lenné, 2002).

Otro mecanismo es la defensa física por medio de características estructurales, como tricomas o espinas, los cuales actúan como barreras físicas que inhiben la entrada del patógeno y su propagación (Agrios, 1997). Las barreras naturales incluyen la cantidad y calidad de cutícula que cubren las células epidérmicas (Agrios, 1997; Waller y Lenné, 2002), capas de corcho en la corteza y sobre heridas sanadas (Waller y Lenné, 2002), el engrosamiento de las paredes celulares (Agrios, 1997; Waller y Lenné, 2002), producción de cera, así como el tamaño, localización y forma de los estomas y lenticelas (Dimond, 1975; Agrios, 1997).

En una comparación hecha entre especies de zonas tropicales y zonas templadas, los datos de compuestos fenólicos y de dureza sugieren que las hojas jóvenes están mejor defendidas y hay un porcentaje de daño foliar total mayor en las hojas jóvenes en zonas tropicales (Coley y Aide, 1991; Boege, 2005; Schoonhoven *et al.*, 2005).

Las hojas jóvenes no dependen de los mismos mecanismos defensivos que las hojas maduras (Coley, 1983). La nutrición afecta la tasa de crecimiento y el estado de preparación de las plantas para defenderse contra el ataque de patógenos (Agrios, 1997).

Hay tres puntos de control importantes en el desarrollo de enfermedades fúngicas: la incidencia del inóculo fúngico, el ambiente durante la infección y la modificación del desarrollo de la enfermedad debido a la defensa de la planta (Talley *et al.*, 2002). Aún cuando la infección sucede, en la mayoría de las plantas existe un número de barreras en la región de penetración, incluyendo compuestos inhibitorios y carbohidratos que recubren la infección por hifas, y localizan y necrosan a las células muertas (Hollomon, 2002).

La **resistencia** puede definirse como la cualidad congénita de algunas plantas de impedir en cierta medida los perjuicios ocasionados por la invasión de un parásito

(Sarasola, 1975). Las plantas poseen diferentes tipos de resistencia que son clasificados por los mecanismos de defensa, la genética o los efectos (Waller y Lenné, 2002). La mayoría no son específicos, sin embargo, los patógenos especializados, usualmente biotrofos, pueden evitarlos y es cuando se emplean mecanismos más específicos (Waller y Lenné, 2002). La inoculación con un patógeno puede generar inmunidad en otras partes de la planta no sólo contra el patógeno, sino también contra virus, bacterias y otros hongos (Hollomon, 2002).

4.7. Tricomas foliares.

Las hojas de algunas plantas están cubiertas por capas delgadas de tricomas (Kramer y Boyer, 1995). Los tricomas son proyecciones unicelulares de células epidérmicas o apéndices multicelulares (Kramer y Boyer, 1995), de muchos tipos (Fitter y Hay, 2002). Éstos producen una capa adicional de aire cerca de la superficie foliar (Fitter y Hay, 2002; Nobel, 2005). Debido su distribución no azarosa, causan variaciones en los niveles de temperatura y humedad en la superficie de la hoja (Dix y Webster, 1995; Fitter y Hay, 2002), dando lugar a una variedad de microclimas (Southwood, 1986; Dix y Webster, 1995). Protegen a la hoja del daño fotoquímico y térmico (Fitter y Hay, 2002) previniendo de la desecación y manteniendo la humedad (Roth, 1984), pueden incrementar la resistencia estomática (Fitter y Hay, 2002).

Las hojas adultas muestran un porcentaje un poco más alto de superficies con tricomas que las jóvenes, porque están más expuestas. La mayoría de los tricomas son más densos cerca o sobre las venas. Las superficies inferiores están tienen más tricomas que las superiores, debido a que protegen los estomas del movimiento del aire (Roth, 1984).

Aunque los tricomas pueden favorecer la colonización por hongos, al mismo tiempo la restringen ya que previenen que las esporas queden en la epidermis de la hoja (Dix y Webster, 1995). Por lo que puede constituir un mecanismo mediante el cual las hojas de algunas plantas escapan a la infección, al enredar las esporas en lugares más expuestos al ambiente (Dimond, 1975). En algunas especies, la pubescencia pudo haberse desarrollado como protección contra la herbivoría, actuando como una barrera (Southwood, 1986; Fitter y Hay, 2002). Si los tricomas son glandulares o urticantes, pueden proporcionar defensa química (Fitter y Hay, 2002) y secretar sustancias que cubran la superficie o retener las secreciones en gotas hasta que ocurra un ataque (Southwood, 1986). También

pueden secretar químicos que dan a las plantas olores característicos y otras propiedades especiales (Kramer y Boyer, 1995).

La defensa proporcionada por la densidad y el tipo de tricomas puede ser inducida o constitutiva. Agrawal (2000) encontró que la inducción de defensas en *Lepidium virginicum*, incrementó en un 50% la diversidad de los compuestos secundarios y en un 64% el número de tricomas. Sin embargo, se presentaron dos *trade-offs*: en uno, la defensa inducida incrementó la adecuación de la planta en presencia de herbívoros pero redujo la adecuación en ausencia de herbívoros; en el otro *trade-off*, hubo presencia de defensa contra patógenos generalistas pero las plantas fueron susceptibles a los patógenos especialistas. En este trabajo se comprobó que la presencia de tricomas es una adaptación antiherbivoría, pues hubo una relación positiva entre la pubescencia y la resistencia (Agrawal, 2000).

Martínez-Becerril (1999) realizó un estudio para determinar si la pubescencia en varias especies del género *Croton* de la región de Chamela afectaba los niveles de herbivoría. En el estudio se encontró una variación intragenérica en el nivel de daño causado por herbívoros; la pubescencia y la resistencia se correlacionaron positivamente; predominaron las especies con daño intermedio de herbivoría. En el estudio se pudo comprobar que los tricomas constituyen una adaptación antiherbivoría entre las especies del género *Croton*.

En un trabajo hecho por Coley (1983), se clasificaron algunas especies en pioneras y otras en persistentes o tolerantes a la sombra. Dentro de las especies consideradas para el estudio, hubo una perteneciente al género *Croton*, la cual quedó clasificada como especie pionera. Las persistentes pueden permanecer en el sotobosque por muchos años hasta que cae un árbol cercano, creando luz y espacio en el dosel más alto. Las pioneras se encuentran solo en espacios de luz. Se encontró que la pubescencia es la única medida defensiva mejor representada en especies pioneras. La densidad promedio de tricomas sobre las superficies foliares son también significativamente más altas para las pioneras. Las hojas jóvenes son más densamente pubescentes, con frecuencia pierden por completo sus tricomas una vez que se han expandido por completo. No se encontró un efecto positivo directo de los tricomas sobre la herbivoría, pero es probablemente debido a que los tricomas están correlacionados negativamente con defensas más efectivas. Sin embargo, la pubescencia en el envés de la hoja es el único tipo de defensa que tuvo una relación positiva con las tasas de crecimiento máximo (Coley, 1983).

5. SITIO DE ESTUDIO.

El estudio se realizó dentro de la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala (13,142 ha) (INE y CONABIO, 1995). La Reserva esta dividida en dos secciones por la carretera federal No. 200 Barra de Navidad - Puerto Vallarta; al este de la carretera está la sección I denominada Chamela y al oeste la sección II llamada Cuixmala. Se sitúa en la provincia Sierra Madre del Sur (Parkswatch, 1999).

La Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, está a cerca de 125 Km al noroeste de la ciudad de Manzanillo, y a menos de 2 km de la costa del Pacífico ($19^{\circ} 30' N$, $105^{\circ} 03' W$) (Lott *et al.*, 1987). Comprende una parte de la costa entre el Río San Nicolás al norte y el Río Cuitzmala al sur. Está limitada a una franja costera, con altitudes menores de 200m (Bullock, 1988) (*cf.* Figura 1).

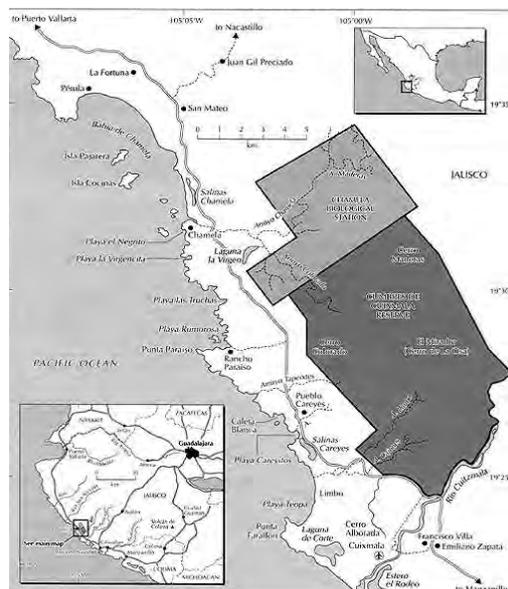


Figura 1. Localización geográfica del sitio de estudio (Crónica, 1999).

5.1.1. Clima.

El clima es Aw_0 , es un clima cálido subhúmedo, con un cociente de precipitación anual – temperatura media anual de 32 (P/T). Las lluvias ocurren en verano y el 5.6% de la lluvia es invernal. Es el más seco de los tipos subhúmedos (García, 1989).

La temperatura media anual es de $24.6^{\circ} C$ (1978-2000). El promedio anual de la temperatura máxima es de $30^{\circ} C$ (1978-2000). La temperatura mínima anual es de $19.5^{\circ} C$ (1978-2000). Los meses con menor humedad son de enero a abril, seguidos por un aumento entre mayo y julio y un máximo en agosto o septiembre. La precipitación media anual es de 788mm (1977-2000). Las fuentes principales de humedad son la evaporación

y transpiración local, así como los ciclones tropicales. El clima tiene una marcada estacionalidad (García-Oliva *et al.*, 2002) (*cf.* Figura 2).

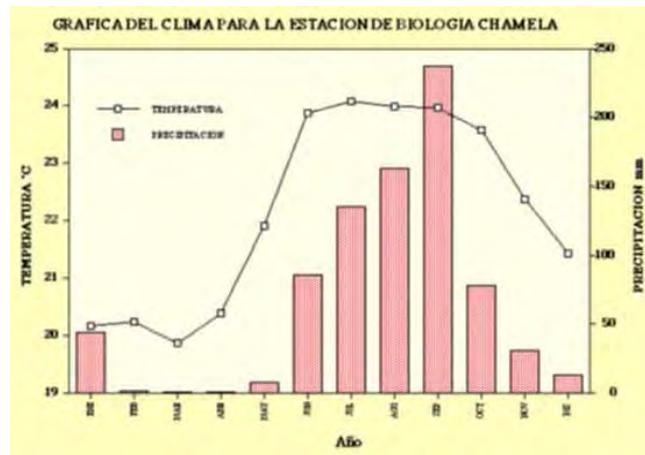


Figura 2. Climograma del sitio de estudio (IBUNAM, 2006).

La reserva es un área tectónicamente muy activa. Los sustratos incluyen varios basaltos, riolitas y depósitos aluviales recientes. La topografía es de lomeríos bajos y pequeñas cañadas de las cuales algunas confluyen en arroyos (Bullock, 1988). Los canales de drenaje son abundantes y el flujo de la corriente es altamente intermitente (Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990). Las pendientes de las laderas van de moderadas a fuertes, siendo la mayoría de 21° a 34°. La mayor parte del terreno no sobrepasa los 150m, pero el rango es de 10 a 580 m (Bullock, 1988). El tipo de suelo es regosol éutrico y luvisol crómico (INE y CONABIO, 1995), con un pH cercano a 7 y poca materia orgánica en los lomeríos (Bullock, 1988).

5.1.2. Vegetación y flora.

Los principales tipos de vegetación de la región son: la selva baja caducifolia (SBC) y la selva mediana (SM) (equivalentes a un bosque tropical caducifolio y un bosque tropical subcaducifolio *sensu* Rzedowski 1994).

La selva baja caducifolia se encuentra en la vertiente occidental inferior de la Sierra Madre Occidental, sin penetrar a la Planicie Costera. Se desarrolla entre 0 y 1900m de altitud. Este tipo de vegetación se divide en dos estaciones bien marcadas: la lluviosa y la seca. El número de meses secos consecutivos varía de 5 a 8. Hay una fuerte predominancia de elementos neotropicales. Hay un número de endemismos considerable sobre todo a nivel de especie (Rzedowski, 1994).

Es una comunidad arbórea densa, la altura oscila entre 8 y 12 m. En el estrato dominante, las copas son convexas o planas y con frecuencia su ancho es igual a la altura de la planta. El diámetro de los troncos no sobrepasa 50 cm. La característica más sobresaliente de las especies de la SBC, es la pérdida de sus hojas durante un periodo de 5 a 8 meses. A mediados de la época de secas, muchas especies leñosas se cubren de flores. No hay muchas especies que produzcan hojas y flores al mismo tiempo (Rzedowski, 1994).

La SBC es muy importante para la biodiversidad, debido a que contiene niveles muy altos de diversidad de especies y está bajo seria amenaza a nivel mundial (Ceballos y García, 1995).

El otro tipo de vegetación predominante es la selva mediana que se encuentra en altitudes entre 0 y 1300m. La temporada de sequía dura de 5 a 7 meses. También presenta un gran número de endemismos (Rzedowski, 1994).

Es una comunidad densa y cerrada, la altura es de más de 15m. En el estrato superior, el ancho de las copas es menor a la altura de la planta. Los diámetros de los troncos oscilan entre 30 y 80 cm. La mitad de los árboles es de hoja caduca. La época de floración coincide con la estación seca del año y con el periodo de defoliación parcial (Rzedowski, 1994).

En la SM, la densidad promedio es de 4500 plantas por hectárea. La adaptación de algunos grupos por fotosíntesis y/o crecimiento en la época seca puede permitir una gran diversidad con especialización fenológica completa (Lott *et al.*, 1987).

Con respecto a la flora, se tiene registro de 1149 especies en 555 géneros y 125 familias. Algunas de las familias con un gran número de especies son: Leguminosae (160); Euphorbiaceae (94); Compositae (62); Gramineae (57) y Convolvulaceae (40). Los géneros más importantes son: *Ipomoea*, *Tillandsia*, *Crotón*, *Mimosa* y *Cyperus* (Lott y Atkinson, 2002). Algunas de las especies que se encuentran en la región son: *Apoplanesia paniculata*, *Caesalpinia sclerocarpa*, *Lonchocarpus eriocarinalis*, *Croton pseudoniveus* y *Mimosa acantholoba* (Lott *et al.*, 1987).

6. SISTEMA BIOLÓGICO.

6.1. El género *Croton*.

El género *Croton* (Euphorbiaceae) (Webster, 1994) incluye plantas que se distinguen por los filamentos inflexos en el botón, además de tener látex claro, rojo o amarillo, indumento de tricomas estrellados o lepidotos, flores pistiladas generalmente con los pétalos reducidos o ausentes y las semillas con carúncula. Las especies de este género pueden ser hierbas, arbustos, árboles y lianas (Martínez-Gordillo, 2005).

Las especies presentan tricomas estrellados o en escamas. No es raro que los tricomas del haz y del envés de las hojas sean diferentes entre sí, tanto en la forma como en la densidad (Martínez-Gordillo, 2005).

En la lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala, se tienen registradas 16 especies del género *Croton*, de las cuales cuatro son árboles (*C. niveus*, *C. pseudoniveus*, *C. reflexifolius* y *C. roxanae*); ocho son arbustos (*C. acapulcensis*, *C. alamosanus*, *C. chamelensis*, *C. conspurcatus*, *C. mazapensis*, *C. morifolius*, *C. suberosus* y *C. tremulifolius*); y cuatro hierbas (*C. argenteus*, *C. cupuliferus*, *C. hirtus* y *C. lobatus*) (Lott, 2002).

6.1.1. Descripción de las especies.

Croton niveus Jacq.

Es un árbol de 1-4.5 m de alto, con ramas café rojizas, acanaladas, con escamas que presentan el centro café rojizo. El pecíolo es de 1.3 a 2.2 cm de largo, con escamas plateadas que en ocasiones presentan los radios centrales erectos. Las hojas miden de 4.9 a 7.5 cm de largo y de 2.1 a 3.5 cm de ancho, lanceoladas, con base redonda a cordada, margen entero a repando, ápice largamente acuminado, el envés tiene escamas plateadas, el haz puede ser glabrescente. Presenta inflorescencias racimosas, de 1.7 a 2.5 cm de largo, terminal y axilar, las flores femeninas están en la base (Martínez-Gordillo, 1995). Su distribución es en el Neotrópico, en Centroamérica (Lott, 2002). Es la especie menos abundante de las tres (A. Pérez-Jiménez, comunicación personal).

Croton pseudoniveus Lundell.

Es un árbol de 6 m de alto, de ramas delgadas y con escamas. El pecíolo es de 0.7 a 2.3 cm de largo, delgado. Las hojas miden de miden de 5 a 8.5 cm de largo y de 3.2 a 7 cm de ancho, con base redonda o subtruncada, margen entero a repando, ovadas, ápice subacuminado, obtuso, tienen pocas escamas en ambas superficies, plateadas con centro

rojo. Presentan una inflorescencia muy corta, de hasta 1.2 cm de largo. Esta especie está cercanamente relacionada con *C. niveus* Jacq. (Lundell, 1940). Su distribución es del Noroeste de México desde Sonora y a veces Baja California Sur), incluyendo la Costa del Pacífico, Costa central y hasta Centro América (Lott, 2002). Es la especie medianamente abundante de las tres (A. Pérez-Jiménez, comunicación personal).

Croton roxanae Croizat.

Es un árbol, de ramas delgadas, con pequeños pelos estrellados blanquecinos. El pecíolo es de 1 a 2 cm de largo, con pocas glándulas o sin glándulas. Las hojas miden de miden de 7 a 4 cm de largo y de 3.5 a 1.5 cm de ancho, con base subcordada a cordada, margen entero, el envés es subglabro. Presentan una inflorescencia de 8 cm de largo (Croizat, 1940). Su distribución es del Noroeste de México desde Sonora y a veces Baja California Sur), incluyendo la Costa del Pacífico, Costa central y hasta Centro América (Lott, 2002). Es la especie más abundante de las tres (A. Pérez-Jiménez, comunicación personal).

7. MÉTODOS

Se seleccionaron solo tres especies del género *Croton*: (*C. niveus*, *C. pseudoniveus* y *C. roxanae*) por ser las que se encontraron en números suficientes durante la realización del trabajo. Éstas tres especies se colectaron en dos tipos de vegetación, dentro de los cuales había establecidos nueve sitios y a cada sitio se le considero como un lugar abierto o cerrado dependiendo de si su ubicación era en los bordes del camino o dentro de la selva continua respectivamente. En ninguno de los sitios se encontró a las tres especies juntas, algunos sitios tuvieron dos especies mientras que otros sólo tuvieron una especie (cf. Cuadro 1).

Cuadro 1. Distribución de las especies en los tipos de vegetación, sitios y ambiente lumínico. SB (Selva Baja) y SM (Selva Mediana).

	Selva Baja Caducifolia					Selva Mediana			
	SB1 Cerrado	SB2 Cerrado	SB3 Cerrado	SB4 Cerrado	SB5 Abierto	SM1 Cerrado	SM2 Abierto	SM3 Abierto	SM4 Abierto
<i>C. niveus</i>					√			√	√
<i>C. pseudoniveus</i>			√			√	√		
<i>C. roxanae</i>	√	√	√	√	√	√	√	√	

7.1. Análisis de los niveles de daño foliar causados por hongos patógenos e insectos herbívoros.

Para analizar los niveles de daño foliar causados por hongos patógenos e insectos herbívoros, se realizó un muestreo colectando hojas de ramas de los individuos marcados de las tres especies de *Croton* (*C. niveus*, *C. pseudoniveus* y *C. roxanae*) dentro de las veredas localizadas en los terrenos de la Estación de Biología Chamela y de la Fundación Cuixmala. Las colectas se realizaron en dos fechas: una del 4 al 7 de septiembre de 2007 para *C. pseudoniveus* y *C. roxanae* en los sitios Selva Baja 1, Selva Baja 2, Selva Baja 3, Selva Baja 4, Selva Mediana 1 y Selva Mediana 2; y del 10 al 11 de noviembre de 2007 se colectaron *C. niveus* y *C. roxanae* de los sitios Selva Baja 5, Selva Mediana 3 y Selva Mediana 4. En total fueron cinco sitios en Selva Baja Caducifolia (Selva Baja 1, Selva Baja 2, Selva Baja 3, Selva Baja 4 y Selva Baja 5) y cuatro sitios en Selva Mediana (Selva Mediana 1, Selva Mediana 2, Selva Mediana 3 y Selva Mediana 4). De cada sitio se seleccionaron al azar 20 hojas por individuo, las cuales se prensaron y secaron en un horno a $\approx 60^{\circ}\text{C}$ durante 48 horas para su análisis posterior en el laboratorio.

Para analizar los niveles de daño foliar causados por hongos patógenos y por insectos herbívoros se estimó el área foliar total y el área dañada mediante un medidor de área foliar *Win-folia Regent Instruments Canadá Inc. 2007*. Cada tipo de daño se analizó por separado. Se consideró como daño por hongos patógenos a las manchas cafés – amarillentas y daño por insectos herbívoros a las marcas superficiales sobre las hojas hechas por insectos minadores y/o el consumo de pedazos de las hojas por insectos folívoros. El daño foliar tanto por hongos patógenos como por insectos herbívoros se manejó en porcentaje.

Se relacionaron los porcentajes de daño foliar por hongos patógenos y por insectos herbívoros con el tipo de vegetación y el sitio para cada una de las tres especies del género *Croton*. En el caso de la ubicación del sitio, solo se analizó en dos de las especies (*C. pseudoniveus* y *C. roxanae*) debido a que la ubicación de los sitios muestreados para *C. niveus* era en los bordes del camino.

Para los análisis estadísticos se emplearon pruebas de análisis de varianza no paramétricas de Kruskal-Wallis, debido a que los datos no mostraron una distribución normal y se hicieron pruebas de Ji cuadrada.

7.2. Medición de la pubescencia.

Para cuantificar la pubescencia de las hojas de cada especie, se contaron el número y tipo de tricomas (envés y haz) en cinco hojas de 16 individuos por cada especie del género *Croton*, en una cuadrícula de 9mm² por considerarse un tamaño adecuado para abarcar la punta de la hoja completa. A cada hoja se le realizaron tres mediciones una cercana a la punta de la hoja y las otras dos en la base, separadas por la vena principal y cercanas a los márgenes de la hoja, tanto por el haz como por el envés. Para estas mediciones se usó un microscopio Olympus SZX7, 10 aumentos.

El valor registrado fue el promedio de las tres mediciones. El valor obtenido se ajustó a 1mm² dividiendo entre 9 el valor promedio obtenido.

Solo en dos de las especies (*C. niveus* y *C. pseudoniveus*) se relacionaron el número y tipo de tricomas foliares con el tipo de vegetación y el sitio ya que para *C. roxanae* solo se consideraron dos individuos por sitio por lo que es muy difícil encontrar una relación significativa en un tamaño de muestra tan pequeño, la ubicación del sitio solo se relacionó con los tricomas en dos de las especies (*C. pseudoniveus* y *C. roxanae*) debido a lo que los sitios de muestreo de *C. niveus* se encontraban en los bordes del camino.

Para analizar estas mediciones también se utilizaron las pruebas de Kruskal-Wallis y Ji cuadrada.

Para investigar si los tricomas presentan un papel defensivo contra el ataque por hongos patógenos e insectos herbívoros en cada una de las especies (*C. niveus*, *C. pseudoniveus* y *C. roxanae*), se relacionaron el número y tipo de tricomas foliares con los niveles de daño foliar causados por hongos patógenos e insectos herbívoros.

7.3. Aislamiento de hongos patógenos.

Con el fin de aislar e identificar a los agentes causales del daño, se colectaron hojas que mostraban evidencia de ataque por hongos patógenos en cada especie (*C. niveus*, *C. pseudoniveus* y *C. roxanae*).

Para el aislamiento, se cortaron secciones de la hoja dañada a nivel del límite de la lesión; estos fragmentos se desinfectaron en una solución de hipoclorito de sodio al 1% durante dos minutos y se enjuagaron con agua desionizada estéril. Después se colocaron sobre papel filtro estéril para eliminar el exceso de agua. A continuación se sembraron en medio de papa-dextrosa-agar (PDA) (García-Guzmán, 1986; 1990). Los cultivos se incubaron a temperatura ambiente hasta observar el desarrollo y la esporulación del hongo (Ulloa y Hanlin, 1978). Posteriormente se purificó la cepa para realizar la identificación con base en la morfología colonial y por observación microscópica (García-Guzmán, 1986; 1990). Para observación microscópica se utilizó un microscopio Meiji, 40 aumentos. La identificación se realizó comparando la morfología colonial y la observación microscópica con una clave de identificación de hongos (Barnett y Hunter, 1972). La clasificación taxonómica de los hongos se basó en la realizada por Herrera y Ulloa (1998).

8. RESULTADOS

Para el análisis de los niveles de daño foliar se colectaron en total 2734 hojas de 137 individuos de las tres especies (*cf.* Cuadro 2).

Cuadro 2. Número de hojas por individuo de cada sitio para cada especie. Selva Baja (SB) y Selva Mediana (SM).

	<i>C. niveus</i>		<i>C. pseudoniveus</i>		<i>C. roxanae</i>	
	Hojas	Individuos	Hojas	Individuos	Hojas	Individuos
SB1					200	10
SB2					200	10
SB3			200	10	200	10
SB4					200	10
SB5	100	5			240	12
Total SB	100	5	200	10	1040	52
SM1			120	60	260	13
SM2			240	12	200	10
SM3	240	12			54	3
SM4	280	14				
Total SM	520	26	360	18	514	26
Total SM	620	31	560	28	1554	78

Para la cuantificación de la pubescencia en total fueron analizadas 240 hojas de 48 individuos de las tres especies (*cf.* Cuadro 3).

Cuadro 3. Número de hojas e individuos en los que se analizaron los tricomas de cada especie. Selva Baja (SB) y Selva Mediana (SM).

	<i>C. niveus</i>		<i>C. pseudoniveus</i>		<i>C. roxanae</i>	
	Hojas	Individuos	Hojas	Individuos	Hojas	Individuos
SB1					10	2
SB2					10	2
SB3			30	6	10	2
SB4					10	2
SB5	25	5			10	2
Total SB	25	5	30	6	50	10
SM1			25	5	10	2
SM2			25	5	10	2
SM3	30	6			10	2
SM4	25	5				
Total SM	55	11	50	10	30	6
Total SM	80	16	80	16	80	16

En el siguiente cuadro se muestran los niveles de daño foliar causado por hongos patógenos e insectos herbívoros, la densidad de tricomas y la relación entre cada uno de los análisis con el tipo de vegetación, el sitio y la ubicación del sitio (*cf.* Cuadro 4).

Cuadro 4. Niveles de daño foliar causado por hongos patógenos e insectos herbívoros y densidad de tricomas foliares en las tres especies de *Croton*. Selva Baja (SB), Selva Mediana (SM), abierto (Ab), cerrado (Ce), promedio (P) y error estándar (ES). Las diferencias significativas se denotan en: sitios (letras minúsculas); tipo de vegetación y ubicación del sitio en: tricomas del envés (&), tricomas del haz (\$), patógenos (+) y herbívoros (*).

Sitio	Tipo de Vegetación	Ubicación del sitio	Número de tricomas No/mm ² ±ES (n= 80)		Daño foliar por hongos patógenos % (n= 80)	Daño foliar por insectos herbívoros % (n= 80)
			envés	haz		
<i>Croton niveus</i>						
SB 5	SB*&	Ab	49±18ab	1±2	28.64	3.05 a
SM 3	SM*&	Ab	40±17abc	1±2	25.28	0.03 b
SM 4	SM*&	Ab	31±9bc	1±1	21.58	0.09 b
P			40	1	25.17	1.06
<i>Croton pseudoniveus</i>						
SB 3	SB&	Ce+	34±12a	1±1	49.18 b	0
SM 1	SM&	Ce+	41±14a	1±1	31.30 c	0
SM 2	SM&	Ab+	40±10a	1±1	63.33 a	0
P			38	1	47.93	0
<i>Croton roxanae</i>						
SB 1	SB*+	Ce+	12±4	15±2	46.84 a	8.54 a
SB 2	SB*+	Ce+	17±15	9±6	64.07 b	6.65 a
SB 3	SB*+	Ce+	15±9	8±4	53.22 a	2.79 ab
SB 4	SB*+	Ce+	13±6	7±3	38.17 bc	6.26 ac
SB 5	SB*+	Ab+	23±6	6±2	24.62 c	2.51 a
SM 1	SM*+	Ce+	23±6	4±2	45.08 b	2.54 ab
SM 2	SM*+	Ab+	17±5	9±2	10.69 d	2.81 ab
SM 3	SM*+	Ab+	14±7	8±4	34.51 bcd	1.56 a
P			17	8	39.68	4.21

8.1. Niveles de daño foliar causados por hongos patógenos e insectos herbívoros

En las tres especies el porcentaje de daño foliar debido a insectos herbívoros fue mucho menor que el debido a hongos patógenos (*cf.* Cuadro 5). Sin embargo, en ninguna de las especies se encontró una relación estadísticamente significativa entre el daño por hongos patógenos e insectos herbívoros con las pruebas de Kruskal-Wallis y Ji cuadrada ($P_{C. \textit{niveus}} = -0.16$, $P_{C. \textit{pseudoniveus}} = -0.02$ y $P_{C. \textit{roxanae}} = -0.08$). Los insectos herbívoros que causaron el daño foliar fueron principalmente minadores.

Cuadro 5. Porcentaje de daño foliar por herbívoros y patógenos en las tres especies. Herbívoros (H) y patógenos (P).

	Selva Baja Caducifolia		Selva Mediana		Total	
	H	P	H	P	H	P
<i>C. niveus</i>	3.92	28.82	0.37	27.71	0.94	27.89
<i>C. pseudoniveus</i>	0.07	49.38	0.002	50.42	0.02	50.05
<i>C. roxanae</i>	3.34	40.96	2.06	30.61	2.92	37.54

8.2. Pubescencia.

En *C. niveus* y *C. pseudoniveus* solo se encontró un tipo de tricomas tanto en el envés como en el haz. En el caso de *C. roxanae* hubo dos tipos de tricomas, uno presente tanto en el envés como en el haz y el otro presente solo en el haz. Los tricomas de *C. niveus* fueron de tipo estrellado. Los de *C. pseudoniveus* fueron de tipo estrellado con espinas en el centro. Los de *C. roxanae* fueron en el envés y el haz de tipo dendrítico, el otro tipo de tricomas presente en el haz fue de tipo sencillo y glandular, para el análisis se consideraron juntos los tricomas del haz.

En las tres especies el número de tricomas en el haz fue mucho menor que el número de tricomas en el envés (*cf.* Cuadro 6). En ninguna de las especies se encontró una relación entre los tricomas del envés y los tricomas del haz.

Cuadro 6. Número de tricomas foliares en promedio (P) y error estándar (ES) por 1mm² de las tres especies. Envés (E) y haz (H).

	Selva Baja Caducifolia				Selva Mediana				Total			
	E		H		E		H		E		H	
	P	ES	P	ES	P	ES	P	ES	P	ES	P	ES
<i>C. niveus</i>	49	±18	1	±2	36	±15	1	±2	40	±17	1	±2
<i>C. pseudoniveus</i>	34	±12	1	±1	41	±12	1	±1	38	±13	1	±1
<i>C. roxanae</i>	16	±9	9	±5	18	±7	7	±3	17	±8	8	±5

En ninguna de las especies se encontró una relación estadísticamente significativa entre los tricomas del envés con el daño por hongos patógenos ($P_{C. \text{niveus}} = 0.49$, $P_{C. \text{pseudoniveus}} = 0.46$ y $P_{C. \text{roxanae}} = 0.34$) e insectos herbívoros ($P_{C. \text{niveus}} = 0.46$, $P_{C. \text{pseudoniveus}} = 1.00$ y $P_{C. \text{roxanae}} = 0.46$); ni de los tricomas del haz con el daño por hongos patógenos ($P_{C. \text{niveus}} = 0.21$, $P_{C. \text{pseudoniveus}} = 0.56$, $P(g)_{C. \text{roxanae}} = 0.53$, $P(d)_{C. \text{roxanae}} = 0.37$ y $P(gyd)_{C. \text{roxanae}} = 0.42$) e insectos herbívoros ($P_{C. \text{niveus}} = 0.08$, $P_{C. \text{pseudoniveus}} = 1.00$, $P(g)_{C. \text{roxanae}} = 0.53$, $P(d)_{C. \text{roxanae}} = 0.24$ y $P(gyd)_{C. \text{roxanae}} = 0.67$). Las pruebas que se emplearon para estos análisis fueron de Kruskal-Wallis y Ji cuadrada. Análisis de tricomas de tipo: glandular P(g), dentrítico P(d) y glandular y dendrítico P(gyd).

Para *C. roxanae* solo se consideraron dos individuos por sitio por lo que es muy difícil encontrar una relación significativa entre los tricomas tanto del envés como del haz con el sitio.

8.3. Identificación de hongos patógenos.

En las tres especies se encontraron doce géneros de hongos, se aislaron cinco de *C. niveus*, tres de *C. pseudoniveus* y cinco de *C. roxanae*. De los doce géneros de hongos aislados, once fueron exclusivos de una sola especie de planta y solamente uno estuvo presente en dos especies de planta. Todos se aislaron de hojas con síntomas diferentes. No se pudieron definir morfoespecies para ninguno de los hongos aislados (cf. Cuadro 7). Del total de los hongos, cuatro géneros eran exclusivamente parásitos o patógenos y ocho también eran saprobios (cf. Anexo 1). Se hicieron los esquemas de las observaciones realizadas en el microscopio (cf. Figura 16, cf. Anexo 1).

Cuadro 7. Géneros de hongos encontrados en las tres especies de *Croton*. Deuteromycotina (D), Hyphomycetes (H), Coelomycetes (C), Moniliales (Mo) y Melanconiales (Me) (Herrera y Ulloa, 1998).

División	Clase	Orden	Género	Síntomas	<i>C. niveus</i>	<i>C. pseudoniveus</i>	<i>C. roxanae</i>
D	H	Mo	<i>Aureobasidium</i>	Mancha café oscuro mediana			√
D	H	Mo	<i>Chalara</i>	Mancha café claro grande	√		
D	H	Mo	<i>Cladosporium</i>	Mancha café oscuro chica	√		
D	H	Mo	<i>Fusarium</i>	Mancha café oscuro grande			√
D	H	Mo	<i>Monilia</i>	Mancha café claro chica		√	
D	H	Mo	<i>Oidium</i>	Mancha café claro grande		√	
D	H	Mo	<i>Ovulariopsis</i>	Mancha café oscuro grande con un aro amarillo en el exterior	√		
D	C	Me	<i>Pestalotia</i>	Mancha café claro mediana		√	
D	H	Mo	<i>Phialophora</i>	Mancha café oscuro grande con un aro amarillo en el exterior	√		
D	H	Mo	<i>Septonema</i>	Mancha café oscuro mediana	√		√
D	H	Mo	<i>Vakrabeeja</i>	Mancha café oscuro grande			√
D	H	Mo	<i>Volutella</i>	Mancha café oscuro chica			√

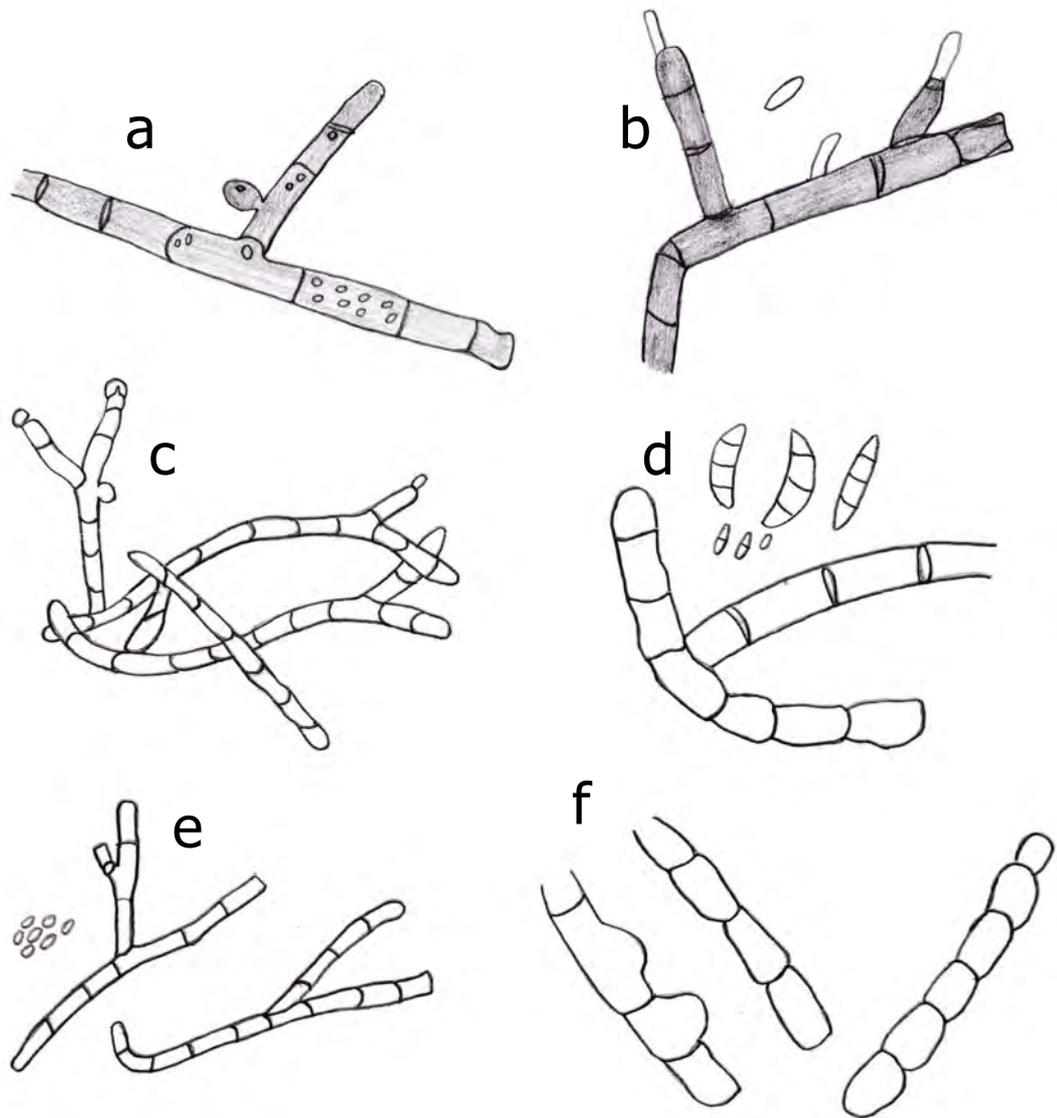


Figura 16. Esquemas de los hongos identificados. a) *Aureobasidium*, b) *Chalara*, c) *Cladosporium*, d) *Fusarium*, e) *Monilia* y f) *Oidium*.

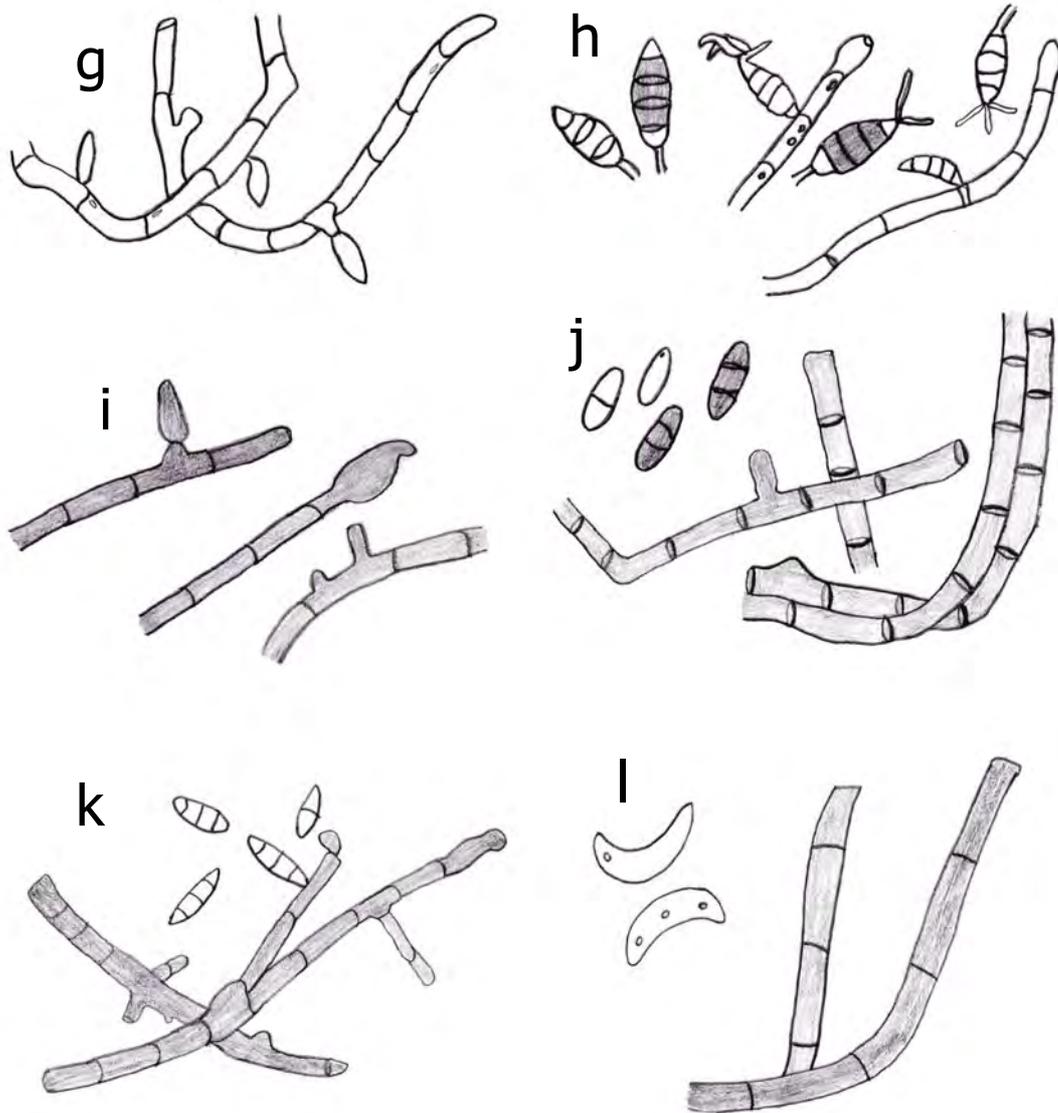


Figura 16 (Continúa). Esquemas de los hongos identificados. g) *Ovulariopsis*, h) *Pestalotia*, i) *Phialophora*, j) *Septonema*, k) *Vakrabeeja* y l) *Volutella*.

9. DISCUSIÓN

9.1. Niveles de daño foliar causados por hongos patógenos e insectos herbívoros.

De acuerdo a los resultados del presente trabajo, los niveles de daño foliar causados por insectos herbívoros y por hongos patógenos fueron contrastantes en cada una de las especies de *Croton*. Sin embargo, no se encontró una relación significativa entre el daño causado por hongos patógenos e insectos herbívoros en ningún caso. Esto podría deberse a que los herbívoros y los patógenos no consumen los mismos nutrientes de las plantas y a la efectividad de la defensa de las plantas (Inbar *et al.*, 1998; Moran, 1998; Cardoza *et al.*, 2002; Rostás *et al.*, 2006).

En las tres especies hubo niveles de daño por herbivoría muy bajos comparados con un estudio en el que los niveles de daño por herbivoría promedio en las especies de selva continua fue de 13.2% y en fragmentos de 14.1% (García-Guzmán y Trejo, datos no publicados). Mientras que los niveles de daño por patógenos en las tres especies fueron muy altos comparados con el mismo estudio en el que los niveles de daño por patógenos en selva continua fue de 1.47% y en fragmentos de 0.65% (García-Guzmán y Trejo, datos no publicados).

En este estudio se observó que los niveles de daño foliar por insectos herbívoros y hongos patógenos variaron dependiendo de la especie, además se vieron afectados por las características ambientales (tipo de vegetación, sitio y ubicación del sitio) en las que se encontraban creciendo. *Croton roxanae* se considera una especie pionera, mientras que *C. niveus* y *C. pseudoniveus* se consideran especies tolerantes (A. Pérez-Jiménez, comunicación personal). Las especies tolerantes a la sombra y que crecen lentamente tienen hojas endurecidas y una mayor concentración de taninos que las especies que crecen en sitios abiertos (Coley y Kursar, 2001). En *C. niveus* y *C. pseudoniveus* se observó que las hojas son un poco más gruesas que las de *C. roxanae* pero para comprobar esta observación es necesario realizar análisis de dureza de las hojas de cada especie.

Los niveles bajos de herbivoría en las tres especies pueden deberse a que en zonas tropicales las hojas maduras son más resistentes (Coley y Aide, 1991; Coley y Kursar, 2001). Como se observó en los resultados (*cf.* Cuadro 5), *C. roxanae*, fue la especie que sufrió mayor daño por herbivoría, lo cual coincide con el trabajo de Coley y Kursar (2001) en el que se menciona que las especies pioneras experimentan tasas de herbivoría cuatro veces mayores que las especies tolerantes. En esta tesis, *C. pseudoniveus* presentó los

niveles más altos de daño (cf. Cuadro 5). Es posible que las hojas colectadas hayan tenido los ataques por herbívoros durante la expansión de las hojas, que es cuando sufren un daño mayor, aunque se trata de una especie tolerante (Coley y Kursar, 2001). Sin embargo, es posible que las hojas maduras que se encuentran mejor defendidas sean atacadas debido a que tienen mayor cantidad de nutrientes y contenido de agua que las hojas jóvenes (Coley y Aide, 1991; Coley y Kursar, 2001).

Se observó que los insectos minadores fueron los principales herbívoros que atacaron a cada una de las especies de *Croton*. En general, los insectos minadores se encuentran en cuatro órdenes (Coleoptera, Hymenoptera, Diptera y Lepidoptera), las larvas dejan caminos característicos o manchas sobre las hojas de las que se alimentan (Meiners y Hilker, 2000; Speight *et al.*, 2008). Debido a que se encuentran sobre las hojas son vulnerables a los cambios ambientales presentes en la planta hospedera (Speight *et al.*, 2008). Sin embargo, posiblemente son especialistas que pueden superar el tapete de tricomas durante la oviposición y las sustancias químicas internas del parénquima foliar.

Coley y Kursar (2001) realizaron estudios en Panamá, y mostraron que los niveles de herbivoría en lugares abiertos son mayores que en lugares cerrados, aunque también depende del estado del desarrollo de las hojas (Coley y Kursar, 2001). El mayor porcentaje de área foliar dañada por herbivoría en *C. roxanae* pudo deberse a factores como la historia de vida de la planta, en este caso *C. roxanae* es una especie pionera, la cual sufre mayor daño por herbivoría que las especies tolerantes y a los factores microambientales (Coley y Kursar, 2001; Stiling y Moon, 2005; Speight *et al.*, 2008).

En el presente estudio se observó que el tipo de vegetación influyó en *C. niveus* y en *C. roxanae* ya que en ambas especies se presentó un mayor daño foliar por herbívoros en la Selva Baja Caducifolia, aunque el daño fue menor en *C. roxanae* (cf. Cuadro 4). Es probable que en la Selva Baja Caducifolia haya una gran presión de herbivoría durante la época de lluvias, cuando la presencia de follaje favorece el aumento en la abundancia de herbívoros y por lo tanto haya un incremento en los niveles de ataque y es posible que también los mecanismos de defensa de las plantas sean más altos (Coley y Aide, 1991). Mientras que en la Selva Mediana la presión por herbivoría permanece constante, porque el follaje está presente casi todo el año y los herbívoros no se ven restringidos por la cantidad de recursos.

En comparación con el trabajo realizado por Martínez-Becerril (1999) los niveles de herbivoría observadas en mi estudio fueron muy bajos lo cual puede deberse a los mecanismos de protección, tanto físicos (tricomas, forma, tamaño, coloración, dureza y

caída temprana de las hojas) como químicos (producción de metabolitos secundarios), además de la composición nutricional de las plantas (Southwood, 1986; Coley y Aide, 1991; Scriber y Lederhouse 1992; Agrios, 1997; Fenner *et al.*, 1999; Inbar *et al.*, 1999; Espinosa-García, 2001; Boege, 2005; Schoonhoven *et al.*, 2005) que presentan las tres especies de *Croton* analizadas. Aunque también es posible que los niveles bajos de herbivoría que fueron detectados en el presente estudio pudieran deberse a que la colecta de hojas con daño foliar se llevó a cabo a finales de la época de lluvias (noviembre). Generalmente la herbivoría más intensa ocurre en las hojas jóvenes al principio de la temporada de lluvias (Coley y Aide, 1991; Boege, 2005; Schoonhoven *et al.*, 2005). Aunque en zonas tropicales estacionales hay una gran abundancia de insectos durante la época de lluvias (Young, 1982; Coley y Kursar, 2001), es probable que sus tamaños poblacionales estén regulados por parasitoides (Guerrieri *et al.*, 1999; Birkett *et al.*, 2000; Halitschke *et al.*, 2000; Meiners y Hilker, 2000; Van Loon *et al.*, 2000; Coley y Kursar, 2001; Fritzsche Hoballah *et al.*, 2002; Gols *et al.*, 2003; D'Alessandro y Turlings, 2005), lo que podría explicar los bajos niveles de daño por herbivoría encontrados en este trabajo.

A pesar de la abundancia de hojas maduras, los estudios en las selvas tropicales demuestran que los defoliadores de hojas maduras son muy raros (Coley y Kursar, 2001). Los resultados observados en esta tesis también podrían deberse a que en las hojas jóvenes los niveles de herbivoría sean tan altos que las plantas utilizan como mecanismo de defensa la caída temprana de hojas dañadas por lo que en el momento de la colecta no estuvieran presentes. Por ello es necesario llevar a cabo estudios en campo que evalúen las tasas de daño por herbívoros, es decir que incluyan el marcaje de hojas recién expandidas y el seguimiento de la evolución del daño causado por herbívoros a lo largo de su vida.

El sitio en el que se encontraban creciendo las plantas muestreadas también fue importante para *C. niveus* y para *C. roxanae*. El mayor daño foliar en *C. niveus* se observó en el sitio llamado Selva Baja 5 que se caracterizó por ser un fragmento de selva baja caducifolia que se encontraba en el borde del camino por lo que era un lugar abierto, mientras que en *C. roxanae* el daño foliar fue mayor en el sitio denominado Selva Baja 4, que se localizó dentro de la selva continua por lo que era un lugar cerrado (*cf.* Cuadro 4). Finalmente, la ubicación del sitio no fue importante para ninguna especie. Los sitios que presentaron mayor daño foliar se encontraron en Selva Baja Caducifolia, y de acuerdo a los análisis, las variaciones en los niveles de herbivoría se deben a características particulares de cada sitio.

Varios años atrás se observó un nivel de herbivoría de 13.3% en *C. pseudoniveus* en Chamela (Martínez-Becerril, 1999), mientras que en este trabajo fue de menos de 1% (cf. Cuadro 5). Esto sugiere que hay variación interanual de los herbívoros en esta especie. Dados estos patrones de variación temporal en los niveles de herbivoría y para conocer adecuadamente las relaciones entre incidencia de patógenos, pubescencia y ataque por herbívoros es necesario llevar a cabo observaciones en varios años.

Es posible que en los sitios donde crece *C. pseudoniveus* probablemente se encuentren las condiciones ambientales más adecuadas para los hongos patógenos que presente una mayor cantidad de nutrientes en el suelo, la intensidad lumínica, humedad relativa y temperatura del ambiente sean suficientes para el desarrollo y esporulación de los hongos (Burdon, 1987; García-Guzmán *et al.*, 1996), pero también debe influir la composición química y nutricional de las hojas de la especie (Coley y Aide, 1991; Agrios, 1997; Espinosa-García, 2001). Sería importante analizar éstos factores ambientales para conocer cuáles son los que favorecen el desarrollo de los hongos patógenos.

Las variables que influyeron en los niveles de daño por patógenos fueron el tipo de vegetación, el sitio y el ambiente lumínico. El tipo de vegetación tuvo efecto solo en una especie (*C. roxanae*), que presentó un mayor daño foliar en la Selva Baja Caducifolia (cf. Cuadro 4). Las variaciones estacionales, la humedad relativa y la ubicación de las hojas en las plantas (por ejemplo, las que se encuentran en las partes bajas de la copa podrían ser más susceptibles de la infección por hongos patógenos), son entre otros, los factores que influyen principalmente en la incidencia de hongos patógenos en las poblaciones de plantas de sistemas naturales (Dowding, 1986; Dix y Webster, 1995; Carlile *et al.*, 2001). Para saber si estas ideas aplican en la selva baja caducifolia de Chamela se tendrían que analizar las tasas de desarrollo de los daños por hongos patógenos en diferentes condiciones ambientales y a lo largo del año durante varios años. Muchos hongos patógenos tropicales, como aquellos adaptados a regiones con una estación seca muy marcada, como en la región de Chamela, tienen mecanismos de supervivencia efectivos para la resistencia a la sequía y no son muy afectados por el estrés hídrico (Dowding, 1986; Waller, 1986). Es probable que los hongos patógenos de *C. roxanae* que se encuentran en la Selva Baja Caducifolia estén adaptados a las sequías por lo que no les afecta mucho el estrés hídrico que se presenta periódicamente en este lugar.

El sitio de muestreo sólo fue importante para dos especies (*C. pseudoniveus* y *C. roxanae*). En *C. pseudoniveus* el mayor daño foliar se encontró en el sitio Selva Mediana 2, mientras que para *C. roxanae* se encontró en el sitio Selva Baja 3 (cf. Cuadro 4). Este

resultado podría ser explicado por la mayor disponibilidad de humedad asociada a este tipo de vegetación. La humedad es un factor ambiental que tiene una gran influencia en los mecanismos de esporulación de los hongos patógenos y por lo tanto en la colonización de los tejidos de las plantas (Royle y Butler, 1986; Shoeneweiss, 1986; Dix y Webster, 1995). Por lo tanto, es posible que en la selva mediana los hongos puedan sobrevivir durante la mayor parte del año infectando a los tejidos de las plantas hospederas y no necesitan enfrentarse a las sequías (Royle y Butler, 1986; Shoeneweiss, 1986; Dix y Webster, 1995). También es necesario considerar que *C. pseudoniveus* presenta un gran número de tricomas de tipo estrellado con espinas en el centro, lo que podría favorecer una mayor retención de humedad en el ambiente inmediato a la epidermis de la hoja, y por lo tanto se facilitaría la germinación de las esporas y el establecimiento de los hongos en los tejidos hospederos. En cada sitio existe heterogeneidad ambiental (cantidad de nutrientes en el suelo, la intensidad lumínica, humedad relativa y temperatura del ambiente) que no conocemos de manera específica, asimismo no se conocen todos los efectos que esta heterogeneidad pudiera tener sobre los hongos patógenos.

La ubicación del sitio sólo fue importante para *C. pseudoniveus* y *C. roxanae*. En el caso de *C. pseudoniveus* se presentó un mayor daño foliar en lugares abiertos, mientras que en *C. roxanae* se presentó un mayor daño foliar en lugares cerrados. La ubicación del sitio influye en la intensidad lumínica, la cual es un factor necesario para la formación de cuerpos fructíferos, aunque también puede inhibir la producción de esporas (Dimond, 1975; Miller, 1975; Agrios, 1997). Es necesario considerar que existen diferencias entre especies de plantas que crecen en lugares con sol y aquellas que crecen en la sombra, las cuáles podrían afectar la incidencia de enfermedades causadas por hongos. Estas diferencias se reflejan en la calidad nutricional, la temperatura y humedad de los tejidos y la morfología y el tamaño de las hojas (Dowding, 1986; Coley y Aide, 1991; Jones, 1992; Dix y Webster, 1995; Kramer y Boyer, 1995; Coley y Kursar, 2001; Fitter y Hay, 2002; Nobel, 2005).

9.2. Pubescencia.

Algunos estudios han mostrado que los tricomas pueden ser mecanismos de defensa contra el ataque por hongos patógenos e insectos herbívoros (Roth, 1984; Southwood, 1986; Dix y Webster, 1995; Elle *et al.*, 1999; Fitter y Hay, 2002; Schoonhoven *et al.*, 2005). También pueden tener una función distinta como controlar la temperatura, evitar la transpiración excesiva, proteger a otras estructuras importantes como los son los estomas

y reducir la pérdida de calor mediante la reflexión de la luz (Jones, 1992; Dix y Webster, 1995; Kramer y Boyer, 1995; Fitter y Hay, 2002). Además pueden secretar químicos que dan a las plantas olores característicos y otras propiedades especiales (Kramer y Boyer, 1995).

Los resultados de esta tesis mostraron que el número y tipo de tricomas foliares fueron diferentes en cada una de las especies. En las tres especies, el número de tricomas en el envés fue mayor que en el haz y no se encontró una relación entre los tricomas del envés y los del haz (*cf.* Cuadro 6). Las variaciones en el número y tipo de tricomas foliares se deben a la forma, tamaño, posición, textura, orientación y la ubicación de las hojas en la planta (Miller, 1975; Southwood, 1986; Scriber y Lederhouse 1992; Fitter y Hay, 2002; Arnold *et al.*, 2003; Schoonhoven *et al.*, 2005). También influyen los factores ambientales como la temperatura y la luz (Jones, 1992; Dix y Webster, 1995; Kramer y Boyer, 1995). En el presente estudio se encontró un mayor número de tricomas en el envés, lo cual puede ser explicado porque en la parte inferior de la hoja se encuentra un mayor número de estomas y los tricomas evitan una pérdida excesiva de agua (Roth, 1984).

La superficie superior de una hoja puede ser fría o caliente dependiendo de la transpiración, el tamaño, la forma, la reflexión de la luz y la altura a la que se encuentra (Roth, 1984; Schoonhoven *et al.*, 2005). La superficie inferior usualmente es más fría y húmeda que la superior (Schoonhoven *et al.*, 2005). Un número alto de estomas en la superficie inferior de la hoja puede dar como resultado humedad alta o temperatura baja en comparación con la superficie superior de la hoja, en donde el número de estomas es usualmente bajo (Dix y Webster, 1995). Estos cambios microambientales originados por los tricomas en el ambiente inmediato a la superficie foliar podrían estar jugando un papel muy importante en los mecanismos de ataque por herbívoros e infección por hongos y deberían considerarse para estudios futuros sobre procesos de ataque e infección de plantas silvestres.

Además, los resultados muestran que en ninguna de las tres especies existió una relación significativa entre los tricomas del envés con el daño por hongos patógenos e insectos herbívoros; ni de los tricomas del haz con el daño por hongos patógenos e insectos herbívoros, por lo que es probable que la densidad y el tipo de tricomas foliares no tuvieran ningún efecto significativo en los niveles de daño foliar en ninguna de las tres especies. Sin embargo, cabe mencionar que en el estudio llevado a cabo por Martínez-Becerril (1999) se encontró que los tricomas tenían función antiherbivoría en siete especies de *Croton*. En el caso del presente trabajo, es posible que los tricomas foliares de

las tres especies de *Croton* no tengan un papel defensivo contra el ataque por insectos herbívoros o que su papel defensivo fuera tan efectivo durante el período de observación, que evitaron la pérdida de área foliar por insectos. Sin embargo, tomando en cuenta que los niveles de daño causado por insectos herbívoros fueron muy bajos, es probable que las plantas se encuentren defendidas por compuestos químicos, pero es necesario llevar a cabo estudios para determinar el tipo de defensas químicas que presentan las diversas especies de *Croton*. En la literatura se menciona que algunos tipos de defensa presentan *trade-offs* entre la efectividad de la defensa contra insectos generalistas y la susceptibilidad a los insectos especialistas o viceversa (Baldwin, 1998; Agrawal *et al.*, 1999a; Agrawal *et al.*, 1999b; Agrawal, 2000; Ozawa *et al.*, 2004), por lo que es posible que los tricomas en estas tres especies de *Croton* funcionen solo para un tipo de enemigos naturales.

En este estudio, el tipo de vegetación influyó en el número de tricomas del envés de las hojas de *C. niveus* y de *C. pseudoniveus*. En *C. niveus* el número de tricomas fue mayor en la Selva Baja Caducifolia mientras que en *C. pseudoniveus* fue mayor en la Selva Mediana (*cf.* Cuadro 4). Es posible que en la Selva Baja Caducifolia haya una mayor temperatura e incidencia de luz y por lo tanto una evaporación rápida del agua, es posible pensar que se requiere una mayor cantidad de tricomas para que las plantas puedan sobrevivir en este tipo de condiciones ambientales (Roth, 1984; Dix y Webster, 1995; Fitter y Hay, 2002), mientras que en la Selva Mediana es probable que las condiciones ambientales al no ser tan fluctuantes, el número de tricomas que se requiere para sobrevivir en este ambiente debe ser menor. El sitio fue importante para dos especies, en *C. niveus* el mayor número de tricomas se presentó en el sitio Selva Baja 5 y en *C. pseudoniveus* se presentó en la Selva Mediana 1 (*cf.* Cuadro 4). En *C. roxanae* el efecto del sitio no fue evaluado adecuadamente, pues el número de individuos muestreados por sitio fue de dos. Finalmente, la ubicación del sitio no se relacionó con el número de tricomas presentes en envés en ninguna de las especies. Las plantas pueden presentar plasticidad fenotípica con respecto al número y tipo de tricomas foliares (Waller, 1986), esta plasticidad fenotípica permite que las plantas se adecuen a cada una de las condiciones ambientales características de la Selva Baja Caducifolia o de la Selva Mediana (Roth, 1984; Southwood, 1986; Waller, 1986; Dix y Webster, 1995; Fitter y Hay, 2002; Schoonhoven *et al.*, 2005).

Ninguno de los factores ambientales influyó en el número de tricomas del haz presentes en las hojas de las tres especies.

Los tricomas son efectivos reduciendo la herbivoría (Martínez-Becerril, 1999), sin embargo, el presente estudio sugiere que su presencia no limita a los patógenos, e incluso, podría favorecerlos creando condiciones favorables para la infección (Miller, 1975; Roth, 1984; Jones, 1992; Fitter y Hay, 2002; Arnold *et al.*, 2003). Sería necesario realizar experimentos para determinar si manipulando la densidad de tricomas (p. ej., rasurándolos) se modifica el ataque por herbívoros y patógenos. La única especie del presente estudio que también fue analizada en el trabajo de Martínez-Becerril (1999), fue *Croton pseudoniveus*, que en ese estudio presentó niveles de herbivoría muy altos (13.37%) en comparación con los resultados que se encontraron en el presente trabajo, y tuvo un número de tricomas mucho mayor en el envés que en el haz, lo cual concuerda con los resultados de esta tesis, pero el número de tricomas observados en el envés fue menor (29.86 tricomas por mm²) (Martínez-Becerril, 1999). Aunque en el trabajo de Martínez-Becerril (1999) se encontró una correlación negativa entre la herbivoría y el número de tricomas en *C. Pseudoniveus*, los niveles de resistencia (resistencia= 1 – daño relativo) ($r_{\text{envés}} = 0.86$; $r_{\text{haz}} = 0.86$) fueron de los más bajos con respecto a las otras especies estudiadas. Lo cual quiere decir que posiblemente los tricomas no sean tan efectivos contra el ataque por insectos herbívoros.

9.3. Los hongos patógenos de *Croton*.

La mayoría de los géneros de hongos identificados infectan plantas cultivadas (Barnett y Hunter, 1972; Herrera y Ulloa, 1998).

Esta fue la primera vez que los hongos patógenos de las tres especies de *Croton* se aislaron e identificaron a nivel de género. Aún es necesario realizar la identificación a nivel de especie y hacer pruebas de patogenicidad para determinar si efectivamente son los agentes causales de los síntomas observados en las tres especies de *Croton*. Una vez que se obtenga esta información es posible que se encuentren especies nuevas para la ciencia, pero también significa un aporte al conocimiento de la biodiversidad de la región de Chamela-Cuixmala.

En este estudio se observó una incidencia diferencial de los hongos en las tres especies del género *Croton* debido posiblemente, a que las condiciones ambientales, la fitoquímica y las características morfológicas de las plantas, dentro de las que se incluyen la presencia de tricomas, la ubicación y posición de las hojas y las plantas generan microclimas particulares para cada especie patógena (Miller, 1975; Roth, 1984; Southwood, 1986; Jones, 1992; Scriber y Lederhouse 1992; Agrios, 1997; Fitter y Hay,

2002; Waller y Lenné, 2002; Arnold *et al.*, 2003; Schoonhoven *et al.*, 2005). Se encontraron más géneros de hongos en las especies tolerantes (*C. niveus* y *C. pseudoniveus* con ocho géneros) que en la especie pionera (*C. roxanae* con cinco géneros). Es posible que de igual forma que ocurre con la herbivoría (Young, 1982; Coley y Kursar, 2001; Speight *et al.*, 2008), la historia de vida de las plantas influya en una mayor diversidad de patógenos, debido a que las especies tolerantes son de crecimiento lento, los hongos pueden ser más y muy diversos en estas especies en comparación con especies pioneras que son de crecimiento rápido (Coley y Aide, 1991; Coley y Kursar, 2001). Al haber una mayor diversidad de hongos patógenos es posible que exista un mayor daño foliar, pero también es probable que los mecanismos defensivos de las plantas sean específicos por lo que funcionan sólo contra una o pocas especies patógenas, por ejemplo, cuando las plantas se enfrentan a un patógeno, se induce la biosíntesis de una serie de fitoalexinas que es beneficiosa ya que se aumenta la probabilidad de que al menos uno o varios compuestos sean tóxicos (Lindig-Cisneros *et al.*, 1997; Lindig-Cisneros *et al.*, 2002). Es posible que de igual forma que ocurre con la herbivoría, existan *trade-offs* (Baldwin, 1998; Agrawal *et al.*, 1999a; Agrawal *et al.*, 1999b; Agrawal, 2000; Ozawa *et al.*, 2004) entre la efectividad de la defensa contra patógenos especialistas y la susceptibilidad a los patógenos generalistas.

10. CONCLUSIÓN

En este trabajo los tricomas foliares no presentaron evidencias de un papel defensivo contra el ataque por hongos patógenos e insectos herbívoros en ninguna de las tres especies del género *Croton*.

Los niveles de daño foliar causado tanto por hongos patógenos como por insectos herbívoros fueron diferentes para cada especie del género *Croton*.

El daño foliar causado por hongos patógenos es independiente del ocasionado por insectos herbívoros.

El daño foliar causado por insectos herbívoros fue muy bajo en las tres especies del género *Croton*. Se relaciona con el tipo de vegetación y el sitio mientras que la ubicación del sitio no se relacionó con el daño por herbívoros en ninguna de las especies.

El daño foliar causado por hongos patógenos fue alto en las tres especies del género *Croton*. Se relaciona con el tipo de vegetación, el sitio y la ubicación del sitio.

El número y tipo de tricomas foliares depende de la especie del género *Croton* que se analice.

En ninguna de las especies se encontró una relación entre el daño foliar por hongos patógenos e insectos herbívoros con el número y tipo de tricomas foliares.

En las tres especies el número de tricomas en el envés fue mayor que el número de tricomas en el haz. El número de tricomas en el envés se ve afectado por el tipo de vegetación y el sitio, la ubicación del sitio no fue importante en ninguna de las especies. El número de tricomas en el haz se ve afectado únicamente por el sitio; el tipo de vegetación y la ubicación del sitio no fueron importantes para ninguna especie.

De las tres especies del género *Croton* se aislaron e identificaron doce géneros distintos de hongos.

Para complementar este estudio es necesario hacer pruebas de inducción para conocer el tipo de defensa y los compuestos que intervienen en la protección de la planta pues no se han realizado trabajos sobre defensa química en estas especies de *Croton*. También es necesario realizar análisis de los niveles de daño foliar causados por hongos patógenos y por insectos herbívoros en condiciones ambientales controladas para corroborar si los tricomas tienen un papel defensivo, tal como se reporta en muchos trabajos.

11. ANEXO 1

Descripción de los hongos aislados en las tres especies del género *Croton* (Barnett y Hunter, 1972).

Género	Lugar de colecta	Descripción del hongo
<i>Aureobasidium</i> Viola and Boyer.	Chamela	Micelio no extenso, hialino, convirtiéndose en oscuro con la edad, negro y brillante en cultivos viejos, acompañado de abundantes conidios lateralmente; de subhialinos a oscuros; los conidios (blastosporas) se desarrollan como yemas de conidióforos simples o ramificados, o directamente a partir de células vegetativas o de esporas previas, a menudo formando cadenas acropétalas simples o ramificadas que suelen romperse aparte en esporas diferentes, en estas cadenas el conidio más joven se encuentra en el ápice; saprobios o débilmente parásitos.
<i>Chalara</i> Corda.	Cuixmala	Micelio normalmente oscuro; conidióforos normalmente con algún pigmento oscuro pero pueden ser hialinos bajo algunas condiciones de cultivo, unicelulares o con la porción basal septada, la célula apical a veces tiende a estrecharse ligeramente en la parte de arriba y a producir conidios endógenamente; los conidios son hialinos, cilíndricos, algo variables en longitud, a menudo cuelgan juntos en cadenas; los conidios (fialosporas) se forman sucesivamente desde el ápice abierto de los conidióforos o de células especializadas esporógenas que producen conidios de una parte abierta en sucesión basipétala (fiálides), los que normalmente no aumentan en longitud; son colectados en una gota de mucílago o secreción en el ápice de la fiálide o permanecen unidos en cadenas basipétalas; parásitos o saprobios.
<i>Cladosporium</i> Link.	Cuixmala	Conidióforos altos, oscuros, verticales, varias ramas cerca del ápice, agrupados o solos; los conidios (blastosporas) oscuras, de una a dos células, variables en forma y tamaño, de forma ovoide a cilíndrico e irregular, algunos típicamente con forma de limón; a menudo en cadenas acropétalas simples o ramificadas; parásitos de plantas superiores o saprobios.
<i>Fusarium</i> Link.	Chamela	Micelio extensivo y algodonoso en cultivo a menudo con algún tinte de rosa, morado o amarillo; los conidióforos son variables, delgados y simples, o robustos, cortos, ramificados irregularmente o soportando un verticilo de fiálides, solos o agrupados en esporodoquios, estructuras en forma de cojín formada por conidióforos cercanamente agrupados; los conidios (fialosporas) son hialinos, variables, de dos clases, sujetos en pequeñas cabezas húmedas; los macroconidios son de muchas células ligeramente curvados o doblados en las partes finales, generalmente en forma de canoa; los microconidios son de una célula, de ovoides a oblongos, surgen individualmente o en cadenas; algunos conidios intermedios, son de dos a tres células, oblongos o ligeramente curvados; parásitos o saprobios.
<i>Monilia</i> Pers.	Cuixmala	Micelio blanco o gris, abundante en cultivo; conidios (blastosporas) rosas, grises o marrón en masa, de una célula, cortas, de cilíndricas a redondeadas, en cadenas acropétalas ramificadas; conidióforo ramificado, sus células difieren un poco de los conidios más viejos; saprobios o parásitos.

<i>Oidium</i> Sacc.	Cuixmala	Micelio externo sobre el hospedero, de color blanco; conidióforos en posición vertical, simples; la porción superior aumenta en longitud cuando los conidios se forman; los conidios son cilíndricos, de una sola célula, hialinos, producidos en cadenas basipétalas, es decir, una cadena sucesiva de conidios tiene el conidio más joven en la base; los conidios se desarrollan por el crecimiento meristemático de la región apical del conidióforo, resultando en un cambio gradual de células del conidióforo a conidios; parásitos de plantas superiores.
<i>Ovulariopsis</i> Pat. and Har.	Cuixmala	Micelio y conidióforos como en <i>Oidium</i> ; conidios de una sola célula, hialinos, en forma de pera o de palo, solos en el ápice o a veces en cadenas cortas; los conidios viejos caen lejos antes de que los nuevos conidios estén formados; son el estado imperfecto de algunos mohos polvosos.
<i>Pestalotia</i> de Not.	Cuixmala	Acérvulo es una ruptura a través de la superficie del substrato, abierta, es el cuerpo fructífero que porta los conidióforos y los conidios, característico de los Melanconiales, oscuro, con forma de disco o de almohadilla, subepidérmico; conidióforos cortos, simples; conidios oscuros, de varias células, hialinos, células puntiagudas en los extremos, de elipsoides a fusoides, con dos o más apéndices hialinos en la parte apical, con septos transversales; parásitos.
<i>Phialophora</i> Medlar.	Cuixmala	Conidióforos cortos o reducidos a las fiálides, oscuros, simples o ramificados; fiálides de cilíndricas a infladas, a menudo con un llamativo cuello en el ápice; conidios (fialosporas) de subhialinos a oscuros, de una célula, de globosos a ovoides, exudados de las fiálides por cabezas húmedas; parásitos o saprobios.
<i>Septonema</i> Corda.	Chamela, Cuixmala	Conidióforos oscuros; conidios (blastosporas) de subhialinos a café oscuro, típicamente tres o más células fragmosporas, conidios de varias células solo con septos transversales; de cilíndricos a fusoides, en cadenas simples acropétalas; saprobios o parásitos.
<i>Vakrabeeja</i> Subram.	Chamela	Conidióforos simples, solos, cilíndricos, de crecimiento nuevo simpodial, los conidióforos se originan debajo o al lado del conidio previo y lo empujan a un lado, con conidios denticulados que dejan una cicatriz cerca del ápice; de tres a pocas células, fragmosporas, fusoides, derechos o curvos, café claro, se originan como puntas infladas con conidios o células esporógenas, solos o formados sobre nuevas puntas en crecimiento de células esporógenas; sobre plantas vivas en la naturaleza, principalmente sobre hojas, principalmente parásitos.
<i>Volutella</i> Tode.	Chamela	Esporodocios discoidales, con setas marginales, hifas estériles relacionadas con varias estructuras fructíferas, oscuras; conidióforos generalmente simples, en una cerca compacta; conidios hialinos, de una célula, de ovoides a oblongos; parásitos o saprobios.

12. ANEXO 2

Fotografías de las hojas de las tres especies de *Croton* empleadas para el estudio.



Croton niveus (haz)



Croton niveus (envés)



Croton pseudoniveus (haz)



Croton pseudoniveus (envés)



Croton roxanae (haz)



Croton roxanae (envés)

13. ANEXO 3

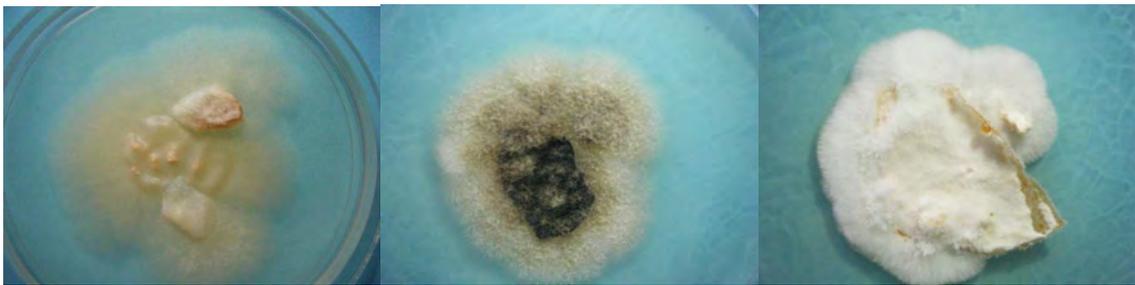
Fotografías de los hongos aislados de las hojas de las tres especies de *Croton*.



Aureobasidium

Chalara

Cladosporium



Fusarium

Monilia

Oidium



Ovulariopsis

Pestalotia

Phialophora



Septonema

Vakkabeeja

Volutella

14. LITERATURA CONSULTADA

- Agrawal, A. A. 2000. Benefits and costs of induced plant defense for *Lepidium virginicum* (Brassicaceae). *Ecology*, **81**(7): 1804-1813.
- Agrawal, A. A., P. M. Gorski y D. W. Tallamy. 1999a. Polymorphism in plant defense against herbivory: constitutive and induced resistance in *Cucumis sativus*. *Journal of Chemical Ecology*, **25**(10): 2285-2304.
- Agrawal, A. A., S. Y. Strauss y M. J. Stout. 1999b. Costs of induced responses and tolerance to herbivory in male and female fitness components of wild radish. *Evolution*, **53**(4): 1093-1104.
- Agrios, G. N. 1997. *Plant Pathology*. Academic Press. San Diego, EE.UU. 635 pp.
- 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. *PNAS*, **100**(26): 15649-15654.
- Baldwin, I. T. 1998. Jasmonate – induced responses are costly but benefit plants under attack in native populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **95**: 8113-8118.
- Barnett, H. L. y B. B. Hunter. 1972. *Illustrated genera of imperfect fungi*. Burgess Publishing Company. Minnesota, EE.UU. 241 pp.
- Birkett, M. A., C. A. M. Campbell, K. Chamberlain, E. Guerrieri, A. J. Hick, J. L. Martin, M. Matthes, J. A. Napier, J. Pettersson, J. A. Pickett, G. M. Poppy, E. M. Pow, B. J. Pye, L. E. Smart, G. H. Wadhams, L. J. Wadhams, y C. M. Woodcock. 2000. New roles for cis-jasmone as an insect semiochemical and in plant defense. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **97**(16): 9329-9334.
- Boege, K. 2005. Herbivore attack in *Casearia nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. *Oecologia*, **143**: 117-125.
- Bullock, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana*, **77**: 5-17.
- Burdon, J.J. 1987. *Diseases and plant population biology*. Cambridge University Press. Londres, Inglaterra. 208 pp.
- Cardoza, Y. J., H. T. Alborn y J. H. Tumlinson. 2002. In vivo volatile emissions from peanut plants induced by simultaneous fungal infection and insect damage. *Journal of Chemical Ecology*, **28**(1): 161-174.
- Carlile, M. J., S. C. Watkinson y G. W. Gooday. 2001. *The fungi*. Elsevier Academic Press. Londres, Inglaterra. 588 pp.

- Ceballos, G. y A. García. 1995. Conserving Neotropical Biodiversity: The Role of Dry Forests in Western Mexico. *Conservation Biology*, **9**(6): 1349-1353.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, **53**(2): 209-229.
- Coley, P. D. y T. M. Aide. 1991. Comparison of Herbivory and Plant Defenses in Temperate and Tropical Broad-Leaved Forests. Pp. 25-49. In: P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W. W. Benson (eds.). *Plant – Animal Interactions. Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York, EE.UU.
- Coley, P. D. y T. A. Kursar. 2001. Herbivoría, defensas vegetales y enemigos naturales en bosques tropicales. Pp. 401-424. In: A. L., Anaya, F. J. Espinosa-García y R. Cruz-Ortega (eds.). *Relaciones químicas entre organismos: aspectos básicos y perspectivas de su aplicación*. Plaza y Valdés. D.F., México.
- Croizat, L. 1940. Thirty-five New Species of American *Croton*. *Journal of the Arnold Arboretum*. Vol. XXI.
- Crónica. 1999. <http://www.cronica.com.mx>. Septiembre, 2008.
- D'Alessandro, M. y T. C. J. Turlings. 2005. *In situ* modification of herbivore-induced plant odors: a novel approach to study the attractiveness of volatile organic compounds to parasitic wasps. *Chem Senses*, **30**: 739-753.
- Deverall, B. J. 1972. Phytoalexins. Pp. 217-233. In: J. B., Harborne, (ed.). *Phytochemical Ecology*. Academic Press. Londres, Inglaterra.
- Dimond, A. E. 1975. Patogénesis y predisposición. Pp. 21-118. In: A. A. Sarasola y M. A. R. de Sarasola. (eds.). *Fitopatología. Curso moderno. Tomo I. Fitopatología general – control*, Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina.
- Dix, N. J. y J. Webster. 1995. *Fungal Ecology*. Chapman & Hall. Londres, Inglaterra. 549 pp.
- Dowding, P. 1986. Water availability, the distribution of fungi and their adaptation to the environment. Pp. 267-283. In: P. G. Ayres y L. Boddy (eds.). *Water, fungi and plants*. Cambridge University Press. Londres, Inglaterra.
- Durango, D., W. Quiñones, F. Torres, Y. Rosero, J. Gil y F. Echeverri. 2002. Phytoalexin accumulation in Colombian bean varieties and aminosugars as elicitors. *Molecules*, **7**: 817-832.
- Elle, E., N. M. van Dam y J. D. Hare. 1999. Cost of glandular trichomes, a "resistance" character in *Datura wrightii* Regel (Solanaceae). *Evolution*, **53**(1): 22-35.

- Espinosa-García, F. J. 2001. La diversidad de los metabolitos secundarios y la teoría de la defensa vegetal. Pp. 231-249. In: A. L., Anaya, F. J. Espinosa-García y R. Cruz-Ortega (eds.). *Relaciones químicas entre organismos: aspectos básicos y perspectivas de su aplicación*. Plaza y Valdés. D.F., México.
- Fenner, M., M. E. Hanley y R. Lawrence. 1999. Comparison of seedling and adult palatability in annual and perennial plants. *Functional Ecology*, **13**: 546-551.
- Fitter, A. y R. Hay. 2002. *Environmental Physiology of Plants*. Academic Press. Londres, Inglaterra. 367 pp.
- Fritzsche Hoballah, M. E., C. Tamò y T. C. J. Turlings. 2002. Differential attractiveness of induced odors emitted by eight maize varieties for the parasitoid *Cotesia marginiventris*: is quality or quantity important? *Journal of Chemical Ecology*, **28**(5): 951-968.
- García, E. 1989. *Apuntes de climatología*. Instituto de Geografía, UNAM. D.F., México. 97 pp.
- García-Guzmán, M. G. 1986. Evaluación y control de los problemas fitopatológicos en durazno (*Prunus persica* [L.] Bastch) durante el almacenamiento en cadenas comerciales del área metropolitana. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. D.F., México. 152 pp.
- García-Guzmán, M. G. 1990. Estudio sobre ecología de patógenos en el follaje de plantas en la selva de los Tuxtlas. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. D.F., México. 149 pp.
- García-Guzmán, G. y R. Dirzo. 2004. Incidence of leaf pathogens in the canopy of a Mexican tropical wet forest. *Plant Ecology*, **172**: 41-50.
- García-Guzmán, G., J. J. Burdon, J. E. Ash y R. B. Cunningham. 1996. Regional and local patterns in the spatial distribution of the flower-infecting smut fungus *Sporisorium amphilophis* in natural populations of its host *Bothriochloa macra*. *New Phytologist*, **132**: 459-469.
- García-Oliva, F., A. Camou y J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. Pp. 3-10. In: F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, D.F., México.
- Gols, R., M. Roosjen, H. Dijkman y M. Dicke. 2003. Induction of direct and indirect plant responses by jasmonic acid, low spider mite densities, or a combination of jasmonic

- acid treatment and spider mite infestation. *Journal of Chemical Ecology*, **29**(12): 2651-2666.
- Guerrieri, E., G. M. Poppy, W. Powell, E. Tremblay y F. Pennacchio. 1999. Induction and systemic release of herbivore-induced plant volatiles mediating in-flight orientation of *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology*, **25**(6): 1247-1261.
- Halitschke, R., A. Keßler, J. Kahl, A. Lorenz y I. T. Baldwin. 2000. Ecophysiological comparison of direct and indirect defenses in *Nicotiana attenuata*. *Oecologia*, **124**: 408-417.
- Hammerschmidt, R. 1999. Phytoalexins: What have we learned after 60 years? *Annu. Rev. Phytopathol*, **37**: 285-306.
- Herrera T. y M. Ulloa. 1998. *El reino de los hongos*. Fondo de Cultura Económica. D.F., México. 552 pp.
- Holderness, M. y G. F. Pegg. 1986. Interaction of host stress and pathogen ecology on *Phytophthora* infection and symptom expression in nutrient film-grown tomatoes. Pp. 189-205. In: P. G. Ayres y L. Boddy (eds.). *Water, fungi and plants*. Cambridge University Press. Londres, Inglaterra.
- Hollomon, D. 2002. Fungicides. Pp. 336-344. In: J. M., Waller, J. M. Lenné y S. J. Waller. (eds.). *Plant pathologist's pocketbook*, CABI Publishing. Londres, Inglaterra.
- IBUNAM (Instituto de Biología de la UNAM) 2006. <http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/gclima.html>. Enero, 2008.
- Inbar, M., H. Doostdar, G. L. Leibee y R. T. Mayer. 1999. The role of rapidly induced responses in asymmetric interspecific interactions among insect herbivores. *Journal of Chemical Ecology*, **25**(8): 1961-1979.
- Inbar, M., H. Doostdar, R. M. Sonoda, G. L. Leibee y R. T. Mayer. 1998. Elicitors of plant defensive systems reduce insect densities and disease incidence. *Journal of Chemical Ecology*, **24**(1): 135-149.
- INE (Instituto Nacional de Ecología) y CONABIO (Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad). 1995. <http://www.ine.gob.mx/ueajei/publicaciones/libros/2/chamela.html>. Mayo, 2007.
- Jones, H. G. 1992. *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press. Londres, Inglaterra. 429 pp.
- Kramer, P. J. y J. S. Boyer. 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press. San Diego, EE.UU. 495 pp.

- Lenné, J.M. 2002. Non-infectious Disorders. Pp. 190-194. In: J. M., Waller, J. M. Lenné y S. J. Waller. (eds.). *Plant pathologist's pocketbook*, CABI Publishing. Londres, Inglaterra.
- Lindig-Cisneros, R., B. Benrey y F. J. Espinosa-García. 1997. Phytoalexins, resistance traits, and domestication status in *Phaseolus coccineus* and *Phaseolus lunatus*. *Journal of Chemical Ecology*, **23**(8): 1997-2011.
- Lindig-Cisneros, R., R. Dirzo y F. J. Espinosa-García. 2002. Effects of domestication and agronomic selection on phytoalexin antifungal defense in *Phaseolus* beans. *Ecological Research*, **17**: 315-321.
- Lindquist, J. C. 1975. Conceptos preliminares. Pp. 1-8. In: A. A. Sarasola, y M. A. R. de Sarasola. (eds.). *Fitopatología. Curso moderno. Tomo I. Fitopatología general – control*, Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina.
- Lott, E. J. 2002. Lista anotada de plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. Pp. 99-136. In: F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, D.F., México.
- Lott, E. J. y T. H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. Pp. 83-97. In: F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, D.F., México.
- Lott, E. J., S. H. Bullock y J. A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic Diversity and Structure of Upland and Arroyo Forests of Coastal Jalisco. *Biotropica*, **19**(3): 228-235.
- Lundell, C. L. 1940. Noteworthy spermatophytes from Mexico and Central America. *Phytologia*, **14**: 449-450.
- Martínez-Becerril, R. I. 1999. Estudio comparativo del herbivorismo en dos especies de *Croton* en la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. D.F., México. 56 pp.
- Martínez-Gordillo, M. J. 1995. Contribución al conocimiento del género *Croton* (Euphorbiaceae), en el estado de Guerrero, México. Número 2. Herbario de la Facultad de Ciencias. Las prensas de Ciencias. UNAM. D.F., México. 109 pp.
- Martínez-Gordillo, M. J. 2005. Análisis filogenético de la sección *Barhamia* (Klotzsch) Baill. del género *Croton* (Euphorbiaceae). Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM. D.F., México. 125 pp.
- Martínez-Yrizar, A. y J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in México over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology*, **6**(4): 433-444.

- Meiners, T. y M. Hilker. 2000. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. *Journal of Chemical Ecology*, **26**(1): 221-232.
- Miller, P. R. 1975. El tiempo y el desarrollo de epifitias provocadas por enfermedades de las plantas. Pp. 148-151. In: A. A. Sarasola, y M. A. R. de Sarasola. (eds.). *Fitopatología. Curso moderno. Tomo I. Fitopatología general – control*, Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina.
- Moran, P. J. 1998. Plant-mediated interactions between insects and a fungal plant pathogen and the role of plant chemical responses to infection. *Oecologia*, **115**: 523:530.
- Nobel, P. S. 2005. *Physicochemical and environmental Plant Physiology*. Elsevier Academic Press. San Diego, EE.UU. 567 pp.
- Ozawa, R., K. Shiojiri, M. W. Sabelis, G.-I. Arimura, T. Nishioka y J. Takabayashi. 2004. Corn plants treated with jasmonic acid attract more specialist parasitoids, thereby increasing parasitization of the common armyworm. *Journal of Chemical Ecology*, **30**(9): 1797-1808.
- Parkswatch. 1999. <http://www.parkswatch.org/main.php>. Mayo, 2007.
- Rodriguez-Saona, C., S. J. Crafts-Brandner, P. W. Paré y T. J. Henneberry. 2001. Exogenous methyl jasmonate induces volatile emissions in cotton plants. *Journal of Chemical Ecology*, **27**(4): 679-695.
- Rostás, M., J. Ton, B. Mauch-Mani y T. C. J. Turlings. 2006. Fungal infection reduces herbivore-induced plant volatiles of maize but does not affect naïve parasitoids. *Journal of Chemical Ecology*, **32**: 1897-1909.
- Roth, I. 1984. *Stratification of tropical forests as seen in leaf structure*. Dr. W. Junk Publishers. Hague, Países Bajos. 522 pp.
- Royle, D. J. y D. R. Butler. 1986. Epidemiological significance of liquid water in crop canopies and its role in disease forecasting. Pp. 139-156. In: P. G. Ayres y L. Boddy (eds.). *Water, fungi and plants*. Cambridge University Press. Londres, Inglaterra.
- Rzedowski, J. 1994. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. D.F., México. 432 pp.
- Sarasola, A. A. 1975. La resistencia y la lucha contra las enfermedades de las plantas. Pp. 125-129. In: A. A. Sarasola, y M. A. R. de Sarasola. (eds.). *Fitopatología. Curso moderno. Tomo I. Fitopatología general – control*, Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina.
- Schoonhoven, L. M., J. J. A. van Loon y M. Dicke. 2005. *Insect-Plant biology*. Oxford University Press. Nueva York, EE.UU. 421 pp.

- Scriber, J. M. y R. C. Lederhouse. 1992. The thermal environment as a resource dictating geographic patterns of feeding specialization of insect herbivores. Pp. 429-466. In: M. D. Hunter, T. Ohgushi y P. W. Price (eds.). *Effects of resource distribution on animal – plant interactions*. Academic Press. San Diego, EE.UU.
- Shoeneweiss, D. F. 1986. Water stress predisposition to disease –an overview. Pp. 157-174. In: P. G. Ayres y L. Boddy (eds.). *Water, fungi and plants*. Cambridge University Press. Londres, Inglaterra.
- Southwood, R. 1986. Plant surfaces and insects – an overview. Pp. 1-22. In: B. Juniper y R. Southwood (eds.). *Insects and the plant surface*. Edward Arnold. Londres, Inglaterra.
- Speight, M. R., M. D. Hunter y A. D. Watt. 2008. *Ecology of Insects. Concepts and applications*. Wiley-Blackwell. Londres, Inglaterra. 628 pp.
- Stiling, P. y D. C. Moon. 2005. Quality or quantity: the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. *Oecologia*, **142**: 413-420.
- Talley, S. M., P. D. Colley y T. A. Kursar. 2002. The effects of weather on fungal abundance and richness among 25 communities in the Intermountain West. *BMC Ecology*, **2**: 1-11.
- Ulloa, M. y R. T. Hanlin. 1978. *Atlas de micología básica*. Concepto. D.F., México. 158 pp.
- Van Loon, J. J. A., J. G. de Boer y M. Dicke. 2000. Parasitoid-plant mutualism: parasitoid attack of herbivore increases plant reproduction. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **97**: 219-227.
- Waller, J. M. 1986. Drought, irrigation and fungal diseases of tropical crops. Pp. 175-187. In: P. G. Ayres y L. Boddy (eds.). *Water, fungi and plants*. Cambridge University Press. Londres, Inglaterra.
- Waller, J. M. y P. F. Cannon. 2002. Fungi as Plant Pathogens. Pp. 75-93. In: J. M., Waller, J. M. Lenné y S. J. Waller. (eds.). *Plant pathologist´s pocketbook*, CABI Publishing. Londres, Inglaterra.
- Waller, J. M. y J. M. Lenné. 2002. Disease Resistance. Pp. 328-335. In: J. M., Waller, J. M. Lenné y S. J. Waller. (eds.). *Plant pathologist´s pocketbook*, CABI Publishing. Londres, Inglaterra.
- Webster, G. L. 1994. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **81**(1): 33-144.

- Willmer, P. 1986. Microclimatic effects on insects at the plant surface. Pp. 65-80. In: B. Juniper y R. Southwood (eds.). *Insects and the plant surface*. Edward Arnold. Londres, Inglaterra.
- Young, A. M. 1982. *Population biology of tropical insects*. Plenum Press. Nueva York, EE.UU. 511 pp.