

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA



Herbivoría del Duraznillo Silvestre (*Prunus cercocarpifolia*: Rosaceae) Especie Endémica  
de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México

Por:

**KENIA PAOLA ESTRADA LÓPEZ**

TESIS

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

**INGENIERO EN AGROBIOLOGÍA**

Saltillo, Coahuila, México

Junio, 2024

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA

Herbivoría del Duraznillo Silvestre (*Prunus cercocarpifolia*; Rosaceae) Especie Endémica  
de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México

Por:

**KENIA PAOLA ESTRADA LÓPEZ**

TESIS

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

**INGENIERO EN AGROBIOLOGÍA**

Aprobada por el Comité de Asesoría:



Dra. Michelle Ivonne Ramos Robles  
Asesor Principal



Dr. Jonas Morales Linares  
Asesor Principal Externo



Dr. José Antonio Hernández Herrera  
Coasesor



Dra. Aida Isabel Leal Robles  
Asesora



Dr. Alberto Sandoval  
Coordinador de la División de Agronomía



Saltillo, Coahuila, México

Junio, 2024

## Derechos de Autor y Declaración de No Plagio

Todo material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor de los Estados Unidos Mexicanos, y pertenece al autor principal quien es el responsable directo y jura bajo protesta de decir verdad que no se incurrió en plagio o conducta académica incorrecta en los siguientes aspectos: Reproducción de fragmentos o textos sin citar la fuente o autor original (corta y pega); reproducir un texto propio publicado anteriormente sin hacer referencia al documento original (auto plagio); comprar, robar o pedir prestados los datos o la tesis para presentarla como propia; omitir referencias bibliográficas o citar textualmente sin usar comillas; utilizar ideas o razonamientos de un autor sin citarlo; utilizar material digital como imágenes, videos, ilustraciones, gráficas, mapas o datos sin citar al autor original y/o fuente. Así mismo tengo conocimiento de que cualquier uso distinto de estos materiales como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor. Por lo anterior nos responsabilizamos de las consecuencias de cualquier tipo de plagio en caso de existir y declaramos que este trabajo no ha sido previamente presentado en ninguna otra institución educativa, organización, medio público o privado.

Autor Principal

Kenia Estrada

Est. Kenia Paola Estrada López

Asesor Principal

Michelle Ivonne Ramos Robles

Dra. Michelle Ivonne Ramos Robles

## **DEDICATORIA**

A mi papá, quien siempre me educó con su amor y admiración por la naturaleza. Gracias, por insistir en que revisara la oferta educativa de la UAAAN, porque fue así que terminé estudiando esta hermosa carrera, y gracias, por no dejar que me rindiera durante la pandemia. Un beso hasta donde quiera que estés.

## AGRADECIMIENTOS

A mi Alma Mater, la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, por abrirme sus puertas, y por ser la institución tan hermosa, noble y cálida que todos conocemos. Quiero expresar mi más profundo agradecimiento a la Universidad por brindarme la oportunidad de realizar esta tesis con el apoyo del proyecto de investigación: 38111-425104001-2155.

Al comité, por su tiempo y atención.

A la Doctora Michelle Ivonne Ramos Robles, por no quitar el dedo del renglón conmigo, vaya que fue difícil. Gracias por su enorme apoyo y paciencia.

Al Doctor Jonas Morales Linares, por la atención, conocimiento y tiempo invertidos en este trabajo.

A Efraín Ramírez, el Licenciado Arturo Cruz Anaya y los alumnos César Iván de Arcos Ortiz y Paulino Cesarin Lopez Pérez por el apoyo y colaboración en esta investigación.

A los ejidos de Cedritos y Chapultepec, Arteaga, Coahuila, por su colaboración y las facilidades otorgadas para acceder a los sitios de muestreo.

A mi mamá, que creyó en mi potencial y me apoyó.

A mis amigos Andy Mendieta e Isabel Huertas, quienes amenizaron este increíble y complicado viaje que fue la carrera universitaria. Por poder hablar de nuestros problemas, de materias complicadas, quejarnos de todo lo que quisiéramos y, sobre todo, por reír mucho. Siempre tendrán un lugar especial en mi corazón.

## ÍNDICE DE CONTENIDO

<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	VIII
<b>RESUMEN</b> .....	IX
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
1.1. Justificación .....	9
1.2. Objetivo General .....	10
1.3. Objetivos Específicos .....	10
1.4. Hipótesis .....	10
<b>2. REVISIÓN DE LITERATURA</b> .....	11
2.1. <i>Prunus cercocarpifolia</i> (Duraznillo Silvestre) .....	11
2.2. Descripción de la Sierra de Zapalinamé .....	11
2.3. Herbivoría .....	12
2.4. Defensas de las plantas contra los herbívoros .....	12
2.5. Adaptaciones de los insectos a las defensas de las plantas .....	14
2.6. Influencia de los factores ambientales sobre las plantas .....	15
2.6.1. Luz y temperatura .....	15
2.7. Influencia de los factores ambientales en insectos.....	16
2.7.1. Luz y temperatura .....	16
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	19
3.1. Área de Estudio .....	19
3.2. Muestreo .....	19
3.3. Análisis de datos y pruebas estadísticas .....	20
<b>4. RESULTADOS</b> .....	21
<b>5. DISCUSIÓN</b> .....	25
<b>6. CONCLUSIÓN</b> .....	29
<b>7. LITERATURA CITADA</b> .....	31
<b>8. ANEXOS</b> .....	47
Anexo 1. Sitio de Estudio Ejido Chapultepec (sin cobertura).....	47
Anexo 2. Sitio de Estudio Ejido Cedritos (con cobertura Pino Alepo). .....	48
Anexo 3. Conteo de Tricomas Bajo Microscopio .....	49

Anexo 4. Medición de Herbivoría con Aplicación <i>LeafByte</i> .....	50
Anexo 5. Insecto Herbívoro del Género Orthoptera de <i>Prunus cercocarpifolia</i> .....	51

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Comparación del área foliar de hojas.....	22
<b>Figura 2.</b> Comparación del número de tricomas.....	22
<b>Figura 3.</b> Comparación temporal del porcentaje de herbivoría.....	23
<b>Figura 4.</b> Comparación espacial del porcentaje de herbivoría.....	23
<b>Figura 5.</b> Relación entre el porcentaje de herbivoría.....	24



## RESUMEN

Existe poca información acerca de las interacciones antagónicas entre plantas e insectos herbívoros de ambientes semiáridos. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo fue comparar las características físicas de las hojas (tamaño y número de tricomas) y el daño por herbivoría del arbusto endémico *Prunus cercocarpifolia* (Rosaceae), llamado Duraznillo silvestre, en dos sitios de la Sierra de Zapalinamé, en Coahuila. La investigación se llevó a cabo en los años 2020 y 2021 en las localidades de Chapultepec y Cedritos, que presentan distinta cobertura arbórea (exposición solar). El muestreo consistió en seleccionar al azar 33 individuos de *P. cercocarpifolia* en cada sitio colectando 10 hojas por individuo (660 hojas en total). Se comparó el tamaño y el daño por herbivoría (porcentaje) de las hojas con la aplicación LeafByte. Para estimar el número de tricomas, se seleccionaron 16 individuos de *Prunus* y se colectaron cinco hojas (160 hojas en total) que fueron observadas con un microscopio estereoscópico. La herbivoría promedio fue de alrededor del 3%, y no difirió significativamente entre sitios y años de muestreo, ni se relacionó con el número de tricomas de las hojas. No obstante, el área foliar y número de tricomas difirió significativamente entre los sitios de muestreo. En particular, las hojas más grandes en Cedritos podrían deberse a la protección del dosel de coníferas, que reduce la radiación solar y las tasas de transpiración, permitiendo una mayor área foliar para optimizar la fotosíntesis. En contraste, las hojas más pequeñas en Chapultepec podrían ser una adaptación al estrés hídrico y la intensa exposición solar, reduciendo la superficie foliar para minimizar la pérdida de agua. De este modo, las plantas presentan adaptaciones físicas específicas (área foliar y el número de tricomas) a las condiciones ambientales locales. Estas adaptaciones pueden tener implicaciones importantes para la conservación y manejo de esta especie endémica, especialmente en el contexto del cambio climático y las estrategias de defensa de las plantas. El estudio destaca la importancia de considerar las condiciones ambientales locales al investigar las adaptaciones y estrategias defensivas de las plantas, incrementando nuestro conocimiento acerca de la ecología y evolución de las interacciones planta-herbívoro en ambientes áridos y semiáridos, en particular, de esta especie endémica de Coahuila.

Palabras clave: Ambientes áridos, Área foliar, Interacciones ecológicas, Luz, Tricomas.

## ABSTRACT

There is limited information about antagonistic interactions between plants and herbivorous insects in semi-arid environments. Therefore, the objective of this study was to compare the physical characteristics of the leaves (size and number of trichomes) and the herbivory damage of the endemic shrub *Prunus cercocarpifolia* (Rosaceae), called wild peach, at two sites in the Sierra de Zapalinamé, Coahuila. The research was conducted in 2020 and 2021 in the locations of Chapultepec and Cedritos, which have different tree cover (solar exposure). The sampling involved randomly selecting 33 individuals of *P. cercocarpifolia* at each site and collecting 10 leaves per individual (660 leaves in total). Leaf size and herbivory damage (percentage) were compared using the LeafByte application. To estimate the number of trichomes, 16 individuals of *Prunus* were selected, and five leaves were collected (160 leaves in total) and observed under a stereoscopic microscope. The average herbivory was around 3%, and it did not differ significantly between sites and years of sampling, nor was it related to the number of trichomes on the leaves. However, leaf area and number of trichomes differed significantly between the sampling sites. In particular, the larger leaves in Cedritos could be due to the protection of the conifer canopy, which reduces solar radiation and transpiration rates, allowing for a larger leaf area to optimize photosynthesis. In contrast, the smaller leaves in Chapultepec could be an adaptation to water stress and intense solar exposure, reducing leaf surface area to minimize water loss. In this sense, the plants present specific physical adaptations (leaf area and the number of trichomes) to local environmental conditions. These adaptations may have important implications for the conservation and management of this endemic species, especially in the context of climate change and plant defense strategies. The study highlights the importance of considering local environmental conditions when investigating plant adaptations and defensive strategies, increasing our understanding of the ecology and evolution of plant-herbivore interactions in arid and semi-arid environments, particularly, of this endemic species of Coahuila.

Keywords: Arid environments, Ecological interactions, Leaf area, Light, Trichomes.

## 1. INTRODUCCIÓN

A las relaciones entre especies que viven en un área determinada y que se relacionan directa o indirectamente se les conoce como interacciones ecológicas, las cuales pueden ser intraespecíficas (entre la misma especie) o interespecíficas (diferentes especies). Dentro de un ecosistema, las interacciones entre organismos son muy diversas y dependiendo de las implicaciones positivas (+), negativas (-) o neutrales (0) para las especies involucradas en cada relación se pueden diferenciar varios tipos de interacciones (Del Val y Boege, 2012): 1) Depredación (+, -), el depredador obtiene un beneficio, mientras que para el depredado hay un efecto negativo; es la interacción en la que un organismo obtiene energía consumiendo parcialmente a otro; 2) Herbivoría (+, -), no siempre se mata a la presa (la planta), pues es consumida parcialmente; y el herbívoro consume muchas presas a lo largo de su vida, pero sin consumirlas en su totalidad; 3) Parasitoidismo (+, -), en este caso, el huésped mata al hospedero y casi siempre se ataca a una sola presa en toda su vida; 4) Comensalismo (+, 0), esta relación tiene un efecto positivo para un organismo y efecto nulo o neutro para otro; 5) Mutualismo (+, +), es la relación entre dos organismos que obtienen beneficios. Puede ser obligado (si ambas especies se necesitan para sobrevivir) o facultativo (si la relación es opcional); 6) Amensalismo (0, -), para un organismo el efecto es nulo, pero para el otro es negativo; 7) Parasitismo (+, -), el huésped no consume a la presa en su totalidad, sino que obtiene un mayor beneficio al alimentarse de esta por más tiempo, y la muerte del hospedero suele ser accidental; 8) Competencia (-, -), genera un efecto negativo en ambos individuos al pelearse por alimento. Estas interacciones pueden influir directa o indirectamente en los organismos (García-González, 2023).

En particular, la herbivoría es una interacción antagónica y una forma de depredación en la cual el organismo afectado es una planta, cuyos tejidos vegetales son consumidos por un animal. Sin embargo, aunque la planta es depredada y no puede huir de este ataque, las plantas han desarrollado mecanismos de defensa específicos contra sus herbívoros (Rico-

Gray y Oliveira, 2007; González, 2024). Por lo tanto, el consumo de follaje por herbívoros puede afectar la química defensiva de las plantas, sus patrones de crecimiento, abundancia, y supervivencia (Dirzo, 2001).

El tamaño y la abundancia de los insectos herbívoros puede afectar a las plantas de diferentes maneras, ya que, aunque son pequeños, generan un daño que afecta no sólo una parte de la planta, como una hoja o parte de un tallo, sino que, al aumentar su abundancia, llegan a tener impactos negativos en todo el individuo o poblaciones (Gowda *et al.*, 2014). En contraste, los mamíferos herbívoros, que son de mayor tamaño, suelen ser menos abundantes, pero el daño que genera como individuo puede afectar gran parte de la planta, como ramas enteras, o incluso a la planta completa. Otra diferencia entre ambos grupos es su especialización alimentaria; los mamíferos por lo general consumen diferentes tejidos de muchas especies de plantas (polípagos), mientras que los insectos son más especializados (monófagos), concentrando su consumo en una parte de la planta, como hojas, raíces o tallos y además en pocas especies (Lewinsohn *et al.*, 2005; Ali y Agrawal, 2012; Gowda *et al.*, 2014). Ya que muchos insectos herbívoros son especialistas, cualquier cambio en el conjunto de plantas hospedantes puede afectar gravemente tanto su diversidad como su composición (Del Val y Boege, 2012; Perre *et al.*, 2011). Debido a esto, los insectos herbívoros han ganado la capacidad de tolerar las defensas de un grupo específico de plantas y han desarrollado maneras de reducir el parasitismo y la depredación (Krieger *et al.*, 1971; Whittaker y Feeny, 1971), pero con limitaciones, pues, aunque podría esperarse que los insectos toleren niveles bajos de toxinas al ser especialistas, son pocos los que realmente resisten los efectos nocivos de las mismas (Ali y Agrawal, 2012).

En el contexto de la evolución, los insectos han desarrollado diversas adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento que les permiten alimentarse de las distintas partes de una planta (Baldwin, 1994; Ali y Agrawal, 2012), por lo que los insectos herbívoros son considerados como uno de los principales factores presentes en la evolución y ecología de las plantas (Maron y Crone, 2006; Agrawal *et al.*, 2012). En algunos casos, cuando los insectos se encuentran en conjunto, pueden generar mayores afectaciones sobre el crecimiento y reproducción de las plantas que los mamíferos, debido a su gran abundancia, capacidad reproductiva y especificidad de dieta (Gowda *et al.*, 2014).

Por otro lado, los insectos que consumen plantas pueden ser agrupados considerando su modo de alimentación: 1) succionadores, que tienen un aparato bucal especializado para penetrar los tejidos de las plantas y extraer su savia; 2) masticadores, que han desarrollado mandíbulas grandes y fuertes que les permiten cortar y triturar tejidos vegetales (Novotny *et al.*, 2012). Este último grupo a su vez puede subdividirse, por el tipo de alimento que consume en rizófagos (raíces), xilófagos (madera), y frugívoros (frutos) (Gowda *et al.*, 2014). También, están los folívoros, que son aquellos que se alimentan del tejido mesófilo de las hojas, y se dividen en masticadores y chupadores. En el grupo de los masticadores, se encuentran: a) masticadores móviles, que son las larvas hemi metabólicas (de cambios graduales, sin etapa de pupa) que se alimentan externamente y todos los adultos; b) los masticadores expuestos, que son las larvas holometábolos (de metamorfosis completa) que se alimentan externamente y que se encuentran a su vez expuestas a la vista; y c) los masticadores semi ocultos, que son las larvas holometábolos que enrollan y atan las hojas (Novotny *et al.*, 2012). Además, algunos folívoros se alimentan protegidos por las hojas, convirtiéndolas en casa y alimento, entre ellos, los minadores, que viven y se alimentan de la parte tierna central de la hoja, dejando las caras superior e inferior intactas, y los pegadores, que juntan varias hojas para armar un receptáculo dentro del cual viven y se alimentan (Novotny *et al.*, 2012).

Como respuesta al consumo de sus tejidos, las plantas han desarrollado diferentes adaptaciones que pueden ser de: a) resistencia, aquellas que permiten prevenir o reducir la herbivoría, o de b) tolerancia, las que brindan la capacidad para sobreponerse luego de haber sufrido daños (Chen, 2008; Gowda *et al.*, 2014). Las plantas presentan defensas físicas y químicas en sus hojas para contrarrestar los efectos negativos de sus herbívoros, y estos a su vez buscan neutralizar las defensas de las plantas y al mismo tiempo, reproducirse en competencia con otras especies, por lo que las interacciones entre plantas y herbívoros son dinámicas y siempre han sido parte de la selección natural (Schowalter, 1981). Las defensas anti herbívoras pueden ser constitutivas, es decir, están presentes en la planta de manera permanente, independientemente de la presencia de los depredadores (González, 2024), e incluyen barreras físicas y químicas (Chen, 2008); o inducidas, que surgen como una reacción inmediata al ataque de un herbívoro (González, 2024).

A su vez, las defensas inducidas se dividen en directas e indirectas, siendo las primeras cualquier rasgo que disminuya la susceptibilidad de la planta a los ataques de un insecto (Kessler y Baldwin, 2002) al afectar la fisiología y comportamiento del depredador (Aljory y Chen, 2018), mientras que las indirectas, al no tener un impacto significativo sobre los herbívoros, sirven como atrayentes para los enemigos naturales del insecto atacante, tales como parásitos y depredadores, al producir y liberar sustancias volátiles que les resultan atractivas (Chen, 2008; Aljory y Chen, 2018).

Las defensas de una planta también están influenciadas por su herencia genética y por el medio ambiente, por lo que el nivel de herbivoría de una planta se ve relacionado con el número de defensas que tenga (Abrahamson y Weis, 1997) e incluso por la fase de desarrollo de la planta, desde semilla hasta una planta adulta (Boege y Marquis, 2005). Cuando el tejido de una planta sufre alguna clase de daño, ésta desarrolla la habilidad de que cada célula active respuestas de defensa. El daño que sufren las plantas puede ser de tipo abiótico, como ruptura de hojas por granizo o viento, o biótico, como la mordedura de un insecto. En cualquiera de los casos, la planta recurre a la activación de genes que responden a las heridas. Tales genes pueden tener funciones de protección contra los organismos que se alimentan de la planta, mientras que otros tienen la función de sanar las heridas (Bowles, 1990).

Las plantas y herbívoros conforman más de la mitad de diversidad macroscópica de la Tierra (Endara y Coley, 2011), por lo que se han enfrentado durante mucho tiempo, y las plantas han seguido algunas estrategias como desarrollar tejidos con pocas proteínas y sustancias tóxicas que dificultan la digestión de sus atacantes. Lo anterior afecta las estrategias alimenticias de los animales e infiere en sus ciclos de vida (Karban y Baldwin, 2007). La gran diversidad fitoquímica y el largo tiempo de evolución en el metabolismo de las plantas ha resultado en interacciones complejas. En las interacciones entre plantas e insectos, por ejemplo, ciertos compuestos funcionan desde insecticidas hasta repelentes o incluso atrayentes (Vivanco *et al.*, 2005). Las plantas detectan la presencia de insectos herbívoros mediante las secreciones orales de estos. donde actúan distintas moléculas como un mecanismo de alerta y defensa contra los ataques (War *et al.*, 2012). No solo la actividad herbívora de los insectos provoca la liberación de atrayentes para parasitar a los depredadores,

sino que también la oviposición induce liberación de sustancias volátiles que reduce la herbivoría hasta en un 90% (Vivanco *et al.*, 2005).

Los metabolitos secundarios de moléculas volátiles, tóxicos o repelentes son algunas de las defensas vegetales directas inducidas por insectos más relevantes. Las moléculas volátiles a su vez tienen un rol importante en la defensa indirecta de las plantas, y algunos compuestos volátiles son comunes en muchas especies; como aldehídos, alcoholes, ésteres y terpenoides (Endara y Coley, 2011; Aljbory y Chen, 2018). Otros compuestos fitoquímicos tienden a ser específicos de cada especie, por ejemplo, hay algunos que sirven para atraer depredadores y parásitos que destruyan a los herbívoros agresores (Vivanco *et al.*, 2005). Tal es el caso de la aplicación de la secreción oral del gusano cogollero de la remolacha (*Spodoptera exigua*) en heridas del maíz (*Zea mays*), que propicia una emisión de volátiles atrayentes de animales que son enemigos naturales del gusano (Alborn *et al.*, 1997).

Por otro lado, las plantas desarrollan distintos mecanismos que reducen las posibilidades de ser atacadas, como: 1) escape ecológico, en donde pueden hacerse poco llamativas morfológica y espacialmente, teniendo olores no muy atractivos o creciendo entre vegetación que dificulte el acceso a los herbívoros; 2) barreras físicas, relacionadas con la producción de estructuras que limiten el acceso a los depredadores, tales como espinas, púas, tricomas, entre otras; 3) producción de compuestos secundarios, que suelen ser tóxicos y efectivos en bajas concentraciones, aunque algunas especies de herbívoros han desarrollado resistencia a estas defensas; 4) mecánicas, constituyen obstáculos para la inserción de aparatos bucales, la oviposición o para la fijación y permanencia del herbívoro (Coley y Barone, 1996; Chen, 2008). Algunos ejemplos de estructuras para obstrucción de la herbivoría son: rigidez de los tejidos, los tricomas, las espinas, la deposición cuticular y la secreción de resina; siendo el endurecimiento de los tejidos la forma de defensa más efectiva (Aide y Londoño, 1989; Coley, 1983).

Muchas plantas no tienen una superficie lisa, sino que cuentan con un revestimiento de diminutos apéndices epidérmicos, conocidos como tricomas (Edwards y Wratten, 1981; Werker, 2000), que tienen diferente forma, estructura y función, y comúnmente se encuentran en la superficie de hojas, tallos, pétalos e incluso raíces de una planta. Tales características desempeñan un papel en la defensa de las plantas, especialmente frente a los insectos

fitófagos (Levin, 1973) al obstaculizar el establecimiento de herbívoros (Edwards y Wratten, 1981). Algunos tricomas desarrollan paredes secundarias gruesas, en ocasiones impregnadas de sílice y carbonato cálcico, funcionando como espinas. Algunos otros tricomas, además de representar obstáculos físicos, pueden estar asociados a defensas químicas, como los terpenoides y los fenoles (Bernays y Chapman, 1994). Entre sus funciones se encuentra el evitar que los rayos de luz solar lleguen directamente a la hoja (Ehleringer y Björkman, 1978). La cantidad de tricomas en una hoja varía entre especies y entre condiciones ambientales. En *Arabidopsis thaliana*, una mayor exposición a la luz puede incrementar la producción de tricomas, lo cual podría proteger contra el daño por radiación UV y herbivoría en ambientes con alta luminosidad (Wang *et al.*, 2021).

En general, los tricomas pueden clasificarse en glandulares y no glandulares (Werker, 2000). En el primer caso, los tricomas defienden a la planta al exudar un fluido pegajoso que inmoviliza a las larvas de ciertos insectos, o pueden contener líquidos con toxinas urticantes (Kreitner y Sorensen, 1983), lo anterior representa un rol crucial en la defensa de las plantas contra los herbívoros (Wagner, 1991). Por otro lado, los tricomas no glandulares brindan protección contra agresiones mecánicas y contra la luz, además de conservar la humedad en la superficie de la epidermis (Ehleringer y Björkman, 1978), aunque algunas especies de insectos han podido contrarrestar los obstáculos que representan los tricomas (Kennedy, 1986). La morfología y densidad de los tricomas influye en varios aspectos de la fisiología y ecología de las plantas al mediar las interacciones que tienen con el entorno (Wagner *et al.*, 2004). La densidad de los tricomas puede variar tanto por las condiciones abióticas de crecimiento como por el daño causado por la herbivoría (Traw y Dawson, 2002).

Como defensa contra distintos tipos de estrés abiótico, algunas plantas también desarrollan tricomas que ayudan a reducir la evaporación y regular la temperatura gracias al engrosamiento de la epidermis, que se ocasiona debido al contenido de ácidos grasos que contienen los tricomas (Hegebarth *et al.*, 2016). A su vez, algunos otros grupos de plantas tales como las bromeliáceas, aprovechan sus tricomas para coleccionar el agua de la neblina para posteriormente absorberla, siendo ésta una pequeña estrategia de captación de agua y minerales (Martin, 1994).



El grosor de la hoja se relaciona con sus propiedades de tenacidad y dureza como mecanismos en contra de la herbivoría, la primera se refiere a la capacidad de la hoja de resistir el crecimiento de grietas, mientras que la segunda se relaciona con la resistencia elástica o plástica de la hoja (Lucas, 2000). En general, a mayor grosor de la hoja, mayor es su resistencia ante los herbívoros (Malishev y Sanson, 2015). Para los insectos, el masticar los tejidos vegetales resistentes requiere de bastante energía y provoca un desgaste severo de las piezas bucales en comparación con llevar una dieta más blanda. El desgaste puede llegar a ser mayor cuando llegan a alimentarse de plantas con un alto contenido de silicio (Epstein, 1999). El silicio ubicado en las paredes celulares funciona como un fuerte abrasivo que puede causar la pérdida total de las piezas bucales, lo que puede llevar al insecto a una muerte por inanición (Moraes *et al.*, 2004).

Continuamente, las plantas se ven expuestas a estímulos ambientales que influyen directa o indirectamente en su desarrollo, productividad y rendimiento, lo que las ha llevado a desarrollar estrategias como la resistencia y la tolerancia para hacerles frente (Martínez-Núñez *et al.*, 2018). La disponibilidad de agua, nutrientes del suelo y radiación solar son factores abióticos importantes para el desarrollo de las plantas, en particular de las hojas (Coley 1983; Coley y Barone, 1996; Hawkes y Sullivan, 2001). De este modo, se ha sugerido que plantas con mayor acceso a estos recursos podrían ser más propensas a los herbívoros debido a que invertirían menos energía en defensas que las plantas con recursos más limitados y que invierten más en defenderse (Coley 1983; Coley y Barone, 1996; Endara y Coley, 2011). No obstante, también se ha sugerido que este patrón no se aplica a todas las especies de plantas, puesto que algunas plantas leñosas podrían responder de manera contraria (Hawkes y Sullivan, 2001). Una de las estrategias desarrolladas por las plantas ante distintas situaciones de estrés, es la detección de cambios ambientales sutiles, hecho que les permite una respuesta rápida para minimizar los posibles daños y conservar recursos imprescindibles para su crecimiento y reproducción (Atkinson y Urwin, 2012).

La radiación solar, como factor ambiental clave, controla el funcionamiento de los ecosistemas tanto a través de procesos fotobiológicos (fotosíntesis, fototropismo, fotoperíodo, etc.), como por medio de su influencia en otros factores ambientales, tales como

temperatura, humedad y ciclos naturales, que terminan incidiendo en la distribución e interacción de los seres vivos (Blumthaler y Ambach, 1990).

La cantidad de radiación (luz solar) es un factor importante que influye en numerosos procesos que afectan la fisiología, morfología, genética y reproducción de plantas y animales (Kohen *et al.*, 1995). La radiación también desencadena diversos procesos evolutivos que van desde la adaptación hasta la coevolución entre animales y plantas o parásitos para aclimatarse a los cambios de la radiación (Valladares, 2001). Con respecto a las plantas, éstas suelen optimizar la captura de luz cuando no se encuentra tan disponible, evitando el sombreado mutuo entre las hojas del follaje. Eso demuestra que las plantas perciben la dirección predominante de la luz y responden a ella orientando el follaje hacia las regiones más luminosas de su entorno, como el caso de los girasoles (Percy *et al.*, 2004).

Por el contrario, la sombra es un tipo de estrés que limita la fotosíntesis y el crecimiento de las plantas, sin embargo, reduce el sobrecalentamiento, la transpiración excesiva y la fotoinhibición (reducción de la fotosíntesis por exceso de radiación) que las plantas exhiben en áreas abiertas (Valladares y Percy, 1997; Flores y Jurado, 2003). En el caso de los insectos, aprovechan la luz para realizar distintas interacciones o comportamientos, tales como la dispersión, orientación, alimentación y elección de pareja o huésped (Barbosa y Wagner, 1989). Es así como la apertura de un claro en el dosel (copa de los árboles) de un bosque implica un brusco cambio lumínico, lo cual altera la dinámica de las poblaciones y comunidades de animales y plantas (Valverde y Silvertown, 1997).

Esta misma radiación que ha sido principal factor de la vida en la Tierra, también puede llegar a ser perjudicial cuando se presenta en intensidad, llegando a alterar procesos vitales de los organismos, y principalmente de las plantas, que, al ser sésiles, no tienen otra opción más que adaptarse (Blumthaler y Ambach, 1990). Por ejemplo, las especies monocotiledóneas, que presentan hojas delgadas en posición vertical, interceptan menos radiación que las dicotiledóneas, que presentan hojas anchas y en posición horizontal, por lo que son más susceptibles al daño (He *et al.*, 1993).

## 1.1. Justificación

Los seres vivos no existen como especies aisladas, sino que fueron moldeadas y su existencia se relaciona con sus interacciones ecológicas (Thompson, 1996). Si bien, la conservación de las especies individuales es una labor fundamental, también deben incrementarse los esfuerzos en conocer y conservar sus interacciones ecológicas, ya que ellas influyen en la dinámica de las poblaciones y los ecosistemas, aunado a los servicios ecosistémicos de los que dependemos los humanos, tal como provisión de alimentos y otros recursos (Memmott *et al.*, 2007; Valiente-Banuet *et al.*, 2015; Jordano, 2016). Debido a lo anterior, el estudio de los orígenes y evolución de las interacciones entre especies desempeña un rol fundamental en el entendimiento de la vida en la Tierra (Judson, 1995).

La herbivoría es la interacción planta-animal más frecuente en la naturaleza (Weis y Berenbaum, 1989; Endara y Coley, 2011), y es considerada un factor regulador de las poblaciones de plantas (Williams, 1990; Maron y Crone, 2006; Agrawal *et al.*, 2012), e incluso los herbívoros pueden intervenir en cómo se estructura la vegetación de un bosque y actuar como ingenieros de los ecosistemas (Harper, 1969; Schmitz, 2008). Por otro lado, aquellas plantas de una misma especie que crecen al sol son visiblemente diferentes a las que crecen a la sombra (Reich *et al.*, 2003), siendo la luz uno de los factores más relevantes para el desarrollo y estructura de los bosques (Hogan y Machado 2002), así como en la incidencia de ataques de herbivoría en plantas (Sagers 1992; Barber y Marquis, 2011). Algunas especies de plantas que crecen en claros de bosque presentan un mayor grado de herbivoría que especies que crecen bajo el dosel (Sagers 1992; Ruiz-Guerra *et al.*, 2017).

En este sentido, este estudio plantea conocer los patrones de herbivoría de *Prunus cercocarpifolia*, una especie de arbusto endémica de las zonas semiáridas del Noreste de México. Esto debido a que es una especie relativamente nueva para ciencia, pero se desconocen aspectos básicos de sus interacciones con otras especies y su importancia ecológica en el ecosistema (Villarreal-Quintanilla, 1989). Adicionalmente, debe destacarse que este tipo de interacciones son poco estudiadas en zonas semiáridas (Ruiz-Guerra *et al.*, 2017), por lo que la relevancia de este estudio recae en incrementar nuestro entendimiento acerca de la herbivoría y su impacto sobre especies de interés de conservación.

## **1.2. Objetivo General**

Evaluar y comparar las características físicas de las hojas y el daño por herbivoría de *Prunus cercocarpifolia* en dos sitios ambientalmente contrastantes (Chapultepec y Cedritos) de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila.

## **1.3. Objetivos Específicos**

1. Cuantificar y comparar el área foliar y el número de tricomas de las hojas en dos sitios (Chapultepec y Cedritos) de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila.
2. Determinar y comparar el porcentaje de herbivoría en dos sitios evaluados.
3. Evaluar la relación entre la herbivoría y el número de tricomas en la especie estudiada.

## **1.4. Hipótesis**

1. Considerando que las plantas pueden adaptarse a distintas condiciones ambientales, se espera que el área foliar y el número de tricomas de las hojas de *Prunus cercocarpifolia* difieran significativamente entre dos sitios con diferente exposición a la luz.
2. Debido a las diferencias en la disponibilidad de luz entre los sitios, se espera que en el sitio de Chapultepec exista un mayor porcentaje de herbivoría de *Prunus* que en el sitio de Cedritos.
3. Se espera que exista una relación negativa significativa entre el número de tricomas y el porcentaje de herbivoría en las hojas de *Prunus cercocarpifolia*, debido a que un mayor número de tricomas se asocia con un menor daño por herbivoría.

## 2. REVISIÓN DE LITERATURA

### 2.1. *Prunus cercocarpifolia* (Duraznillo Silvestre)

La especie *Prunus cercocarpifolia*, también conocido como Duraznillo silvestre, pertenece a la familia Rosaceae y es una planta arbustiva que forma parte del matorral submontano, alcanza una altura de hasta 1.2 m y puede formar poblaciones densas en suelos pedregosos calcáreos, e incluso puede asociarse con otras especies arbustivas y pastizales (Villarreal-Quintanilla, 1989; Villarreal-Quintanilla y Encina-Domínguez, 2005; Castillo-Quiroz *et al.*, 2020). Es una especie endémica ubicada al sureste de Coahuila y se distribuye principalmente en la Sierra de Zapalinamé (Encina-Domínguez *et al.*, 2019). Se ha reportado que esta especie sirve de refugio y alimento para fauna nativa, pero existe poca información acerca de sus principales herbívoros e importancia ecológica, probablemente debido que no tiene un interés económico o medicinal conocido (Villarreal-Quintanilla y Encina-Domínguez, 2005; Encina-Domínguez *et al.*, 2016; Castillo-Quiroz *et al.*, 2020).

### 2.2. Descripción de la Sierra de Zapalinamé

La Sierra de Zapalinamé se ubica en el sureste del estado de Coahuila con una superficie aproximada de 45,000 ha, comprendiendo parte de los municipios de Saltillo y Arteaga entre las coordenadas 25°15'00"-25°25'58.35" N y 100°47'14.5"-101°05'3.8"O (Encina-Domínguez *et al.*, 2016). La elevación varía desde 1,590 m hasta 3,140 m. El clima predominante en la zona de estudio es el tipo seco (BSkw), mientras que en las partes altas de la montaña es de tipo templado (C(w0)). La temperatura media anual es de 16.9 °C y la precipitación media anual es de 498 mm (Encina-Domínguez *et al.*, 2022). Una parte de la Sierra de Zapalinamé es un área natural protegida en donde confluyen el Desierto Chihuahuense y la Sierra Madre Oriental, e incluye distintos tipos de vegetación como el matorral xerófilo, bosque de encino,

matorral submontano y bosque de coníferas (Villarreal-Quintanilla y Encina-Domínguez, 2005; Castillo-Quiroz *et al.*, 2020). No obstante, los incendios y asentamientos humanos han reducido las extensiones de las comunidades vegetales, hasta cerca del 70% para el caso de los bosques de coníferas (Encina-Domínguez *et al.*, 2019).

### **2.3. Herbivoría**

Se estima que cerca del 45 % de las especies de insectos se alimentan de plantas (Wu y Baldwin, 2001); algunos causan daño con sus partes bucales desarrolladas para masticar; los herbívoros que perforan y succionan, utilizan estructuras tubulares para succionar el líquido contenido en células laceradas, mientras que los insectos minadores se desarrollan y alimentan en el tejido suave entre las capas de células de la epidermis; los hemípteros insertan estiletes especializados entre las células para establecer un sitio de alimentación en el floema. En cada una de estas interacciones tanto el insecto como la planta, reciben y envían señales químicas que determinan el éxito de la interacción (Wu y Baldwin, 2001).

La mayoría de los estudios de interacciones planta-herbívoro se han realizado en zonas tropicales, y en general se considera que existe mayor daño foliar en especies tropicales que en especies de zonas templadas (Dirzo y Boege, 2009; Adams *et al.*, 2009; Ruiz-Guerra *et al.*, 2017). Los patrones de herbivoría difieren entre zonas tropicales y áridas. Esto debido a que las zonas tropicales suelen presentar mayor diversidad de plantas y herbívoros, y las plantas han desarrollado muchas defensas químicas, mientras que en zonas áridas existe una menor diversidad de especies, las cuales se encuentran bajo mayor estrés ambiental (menor agua y mayor radiación), por lo que las plantas dependen mayormente de defensas físicas, como espinas y tricomas (Ruiz-Guerra *et al.*, 2017; Cock y Hierro, 2020).

### **2.4. Defensas de las plantas contra los herbívoros**

Las plantas son atacadas por muchas especies, desde microorganismos hasta mamíferos. Los insectos son el grupo de atacantes más diverso, con poco más de un millón de especies descritas, y de las cuales, se estima, la mitad se alimenta de plantas (Gullan y Cranston, 2014).

Las plantas han desarrollado diferentes respuestas evolutivas al consumo de los herbívoros:

a) adaptación, donde permiten el consumo de algunas de sus partes, protegiendo las zonas vitales: 1) adaptaciones morfológicas, como la postración o el rebrote lateral; 2) disponibilidad de yemas axilares y meristemos que permiten la regeneración; 3) mecanismos fisiológicos compensatorios como fotosíntesis y repartición de recursos; 4) mecanismos reproductivos mediante rizomas, cormos, tubérculos, bulbos o estolones.

b) Tolerancia, mediante estrategias que limitan la pérdida por consumo, como: 1) reducción en la calidad nutritiva para hacer poco atractivo su consumo; 2) reducción en la palatabilidad, mediante sabores desagradables, aspereza o dureza.

c) Resistencia, usando estrategias de disuasión o protección en la pérdida de biomasa por consumo, como: 1) protección mecánica mediante estructuras defensivas externas sobre frutos, hojas y tallos, tales como espinas y tricomas; 2) mutualismos defensivos en los que se asocian con animales, bacterias u hongos para defenderse; 3) ubicación y variación espacial y temporal de las defensas (Azorín y Gómez, 2008).

La resistencia morfológica de las plantas al ataque de los herbívoros consiste principalmente en la presencia de ganchos, espinas, tricomas y dureza de las hojas. La resistencia química implica la producción de sustancias (químicas) que pueden resultar tóxicas. El escape en el espacio o tiempo se refiere a plantas poco vistosas, las cuales tienen una gran capacidad de dispersión, germinación y/o crecimiento rápido (Schoonhoven *et al.*, 2005; Agrawal y Fishbein, 2006).

Las plantas también producen sustancias químicas con el propósito de defenderse de dos maneras distintas: 1) como sustancias constitutivas para repeler a los herbívoros a través de la toxicidad directa o reduciendo la digestibilidad de sus tejidos; y 2) como sustancias inducibles que se sintetizan como respuesta al daño por parte de los herbívoros (Ellis, 1996). Estas estrategias generalmente logran prevenir la mayor parte de los ataques de herbívoros, aunque hay algunos insectos que son capaces de adaptarse a especies de plantas específicas. Los metabolitos secundarios de las plantas realizan funciones útiles actuando de manera inducible o constitutiva. Algunos compuestos regulan el crecimiento de las plantas, y otros actúan como señales químicas en el ecosistema (Ellis, 1996). Los compuestos vegetales secundarios se involucran en la defensa de las plantas contra insectos herbívoros, actuando

como repelentes de éstos, y como inhibidores de alimentación o toxinas (Kliebenstein *et al.*, 2001).

La estructura y organización de las hojas también pueden proteger a las plantas de los herbívoros, por ejemplo, los pequeños tricomas en forma de gancho en las hojas y tallos de *Mentzelia pumila* (Loasaceae) atrapan y matan no solo a los pulgones herbívoros que se alimentan de ellas (*Macrosiphum mentzeliae*, Aphididae), sino que también incapacitan a un escarabajo coccinélido que se alimenta de esos pulgones, por lo que se ven beneficiadas y perjudicadas a la vez (Eisner *et al.*, 1998).

## **2.5. Adaptaciones de los insectos a las defensas de las plantas**

Los insectos han desarrollado adaptaciones a lo largo de su evolución para hacer frente a los distintos métodos de resistencia de las plantas. Dichas adaptaciones se clasifican en morfológicas, fisiológicas y de comportamiento. Las adaptaciones morfológicas implican el desarrollo de mandíbulas potentes que les permiten atravesar tejidos endurecidos, y adaptaciones en los tarsos para desplazarse en hojas cerosas o con abundantes tricomas. Las adaptaciones fisiológicas les permiten evitar o tolerar las toxinas, por ejemplo, algunos insectos emplean estas toxinas como defensa contra estructuras externas (Schoonhoven *et al.*, 2005; Schowalter, 2006; Opitz y Müller, 2009), tales como espinas, aguijones, tricomas, glándulas (Azorín y Gómez, 2008).

Los insectos herbívoros se clasifican en generalistas (polífagos, se alimentan de varios huéspedes de diferentes familias de plantas), o especialistas (monófagos, se alimentan de uno o varios tipos de plantas de una misma familia). Los generalistas toleran una amplia gama de defensas presentes en la mayoría de las plantas, aunque no pueden alimentarse de aquellas plantas que han desarrollado mecanismos de defensa más exclusivos. Por otro lado, los especialistas, utilizan una gama específica de plantas huésped que liberan compuestos de defensa, que al mismo tiempo pueden funcionar como estimulantes para su alimentación (Da Costa *et al.*, 1971). Un factor importante en el éxito de los herbívoros es su fuerte sistema olfativo y su rápida evolución en cortos períodos de tiempo (Hansson y Stensmyr, 2011). Partes de su cuerpo como antenas, probóscide y palpos maxilares, son órganos quimio sensoriales con los que son capaces de percibir compuestos vegetales que les indican cuando



una planta es adecuada para consumirse y oviposicionar en ella (Bruce y Pickett, 2011; Hansson y Sntensmyr, 2011).

## **2.6. Influencia de los factores ambientales sobre las plantas**

Las plantas, al ser organismos sésiles se ligan estrechamente a su entorno y son sensibles a una amplia gama de factores externos. Estos factores incluyen la luz solar, la temperatura, la disponibilidad de agua, la calidad del suelo y la presencia de organismos herbívoros y patógenos (Briat, 2019).

### 2.6.1. Luz y temperatura

Howe (1990) realizó una serie de experimentos para comparar la importancia relativa de la herbivoría por mamíferos y la disponibilidad lumínica en la supervivencia de juveniles del árbol tropical *Virola surinamensis* (Myristicaceae), una especie común en la isla de Barro Colorado, Panamá, en donde los individuos juveniles de esta especie crecieron bajo condiciones controladas para luego ser trasladados al campo en tres ambientes lumínicos: a) claros del dosel en el bosque, b) bordes de los claros y c) bosque cerrado. Los individuos plantados en cada uno de los ambientes lumínicos fueron tratados bajo las siguientes condiciones: a) protección de una malla metálica para detener los ataques de mamíferos herbívoros, b) simulación del daño por mamíferos herbívoros (defoliación artificial) y c) acceso libre a los mamíferos herbívoros. Tras dos años de investigación, el éxito de supervivencia de *V. surinamensis* fue 2.3 veces mayor en aquellas plantas que tuvieron protección contra los herbívoros y que crecieron en los claros, al contrario de las plantas igualmente protegidas, pero que crecieron bajo un dosel cerrado. Entre las plantas creciendo en claros, la protección contra los herbívoros aumentó en siete veces la supervivencia de las plantas de *V. surinamensis*.

Wright (2003) analizó tres estudios independientes (incluyendo el antes mencionado) y comparó los resultados, en donde el impacto de las condiciones de disponibilidad de luz (plantas creciendo en claros vs. plantas creciendo bajo dosel cerrado) fue uno de los factores

medidos. Finalmente se encontró que el aumento en la disponibilidad lumínica resultó ser un destacado efecto positivo en la supervivencia de las plantas.

Los ambientes luminosos influyen positivamente en la herbivoría al facilitar la disponibilidad de recursos para los herbívoros (hojas), ya que ambientes más iluminados tienen un follaje más abundante y nutritivo, lo que podría atraer más insectos herbívoros, aumentando las tasas de herbivoría (Piper *et al.*, 2018). Por otro lado, también se ha observado que hojas expuestas a mayor cantidad de luz se vuelven más gruesas y duras, aunque con menor cantidad de agua, en comparación con las hojas que crecen bajo la sombra. No obstante, al trasladar todas las plantas con sus hojas a un sitio bajo la misma sombra, los niveles de herbivoría por insectos fueron mayores en hojas provenientes de sitios más expuestos (Barber y Marquis, 2011).

## **2.7. Influencia de los factores ambientales en insectos**

La herbivoría no sólo es afectada por los rasgos de las plantas sino también por factores ambientales, tales como la temperatura, la humedad y la luz (Garibaldi *et al.*, 2011). Estos factores pueden influenciar a la herbivoría de manera indirecta, a través de su influencia en la morfología de las plantas, o de manera directa, a través de su influencia en el metabolismo y actividad del insecto. Uno de los efectos ambientales indirectos es la disponibilidad de luz, que puede afectar a la herbivoría por insectos a través de su influencia en las características de las hojas; un aumento en la disponibilidad de la luz puede reducir la palatabilidad y aumentar las defensas químicas, conduciendo a menores tasas de herbivoría (Chacón y Armesto 2006; Niesenbaum 1992; Niesenbaum y Kluger 2006; Salgado-Luarte y Gianoli 2010; Portela *et al.*, 2012). En cambio, la poca disponibilidad de luz induce una mayor área foliar, lo que se ha asociado con mayores niveles de herbivoría (Feeny, 1976; Piper, *et al.*, 2018).

### **2.7.1. Luz y temperatura**

La luz afecta el desarrollo y comportamiento de los insectos en variedad de formas, que se pueden dividir en varias categorías. Una de las respuestas más típicas a la luz es la fototaxis.

Los insectos exhiben los siguientes comportamientos respecto a la luz: 1) atracción, fototaxis positiva, moviéndose hacia una fuente de luz; 2) repulsión, fototaxis negativa, alejándose de la luz; 3) adaptación; cuando los insectos nocturnos se adaptan a la luz después de varios minutos de exposición a esta; 4) ritmo circadiano; comportamiento diario que incluye vuelo, locomoción, alimentación, cortejo y apareamiento. La iluminación artificial, luego de una cierta duración durante la noche, puede cambiar el tiempo del comportamiento diurno/nocturno de los insectos; 5) fotoperiodicidad; la respuesta fisiológica de los insectos al horario de luz; 6) toxicidad de la luz; ocurre cuando las retinas de los ojos de un insecto se dañan y degeneran estructuralmente por exponerse a la luz ultravioleta (Shimoda y Honda, 2013).

La distribución geográfica de un insecto se relaciona con su capacidad para tolerar los distintos factores abióticos. La tolerancia al calor y a la desecación ayudan a predecir la distribución de las especies, por ejemplo, los insectos tienen una temperatura corporal casi igual a la que tiene el aire que se encuentra a su alrededor (MacMillan *et al.*, 2015). Si el ambiente está a 0 °C, el interior del insecto tendrá la misma temperatura. La mayoría de las especies de insectos no pueden tolerar la congelación o soportar temperaturas bajo cero. Muchos insectos a lo largo del tiempo han evolucionado para tolerar diversas variaciones de temperatura, pero otros tantos mueren tras breves exposiciones al frío. De este modo, las oscilaciones de temperatura tienen efectos en el desarrollo, alimentación, movimiento, reproducción y comportamiento de los insectos (MacMillan *et al.*, 2015).

Los insectos son animales ectotermos, es decir, no producen su propio calor y dependen de la temperatura ambiental para regular su temperatura corporal. Esta condición hace que los insectos sean muy vulnerables ante las alteraciones bruscas de temperatura. Debido a que tienen ciclos de vida muy cortos en comparación con otros animales o plantas, los episodios climáticos extremos, aunque sean cortos, tienen efectos en su desarrollo, movimiento, reproducción y comportamiento. La tolerancia al calor varía entre individuos e incluso con la edad, la morfología de las alas, el color o el tamaño del cuerpo. A pesar de ser ectotérmicos, pueden responder al calor a través de mecanismos fisiológicos y bioquímicos, así como de comportamientos de termorregulación, es decir, moverse a sitios más cálidos o fríos, o cambiar su postura en la orientación al sol. Estos comportamientos les permiten mantener su temperatura corporal dentro de ciertos límites óptimos. La temperatura también puede alterar

la interacción entre los insectos herbívoros y sus plantas hospederas a través de un desacople en su fenología, lo que puede obligar a los herbívoros a buscar nuevas plantas hospederas, generando así cambios en su distribución y en cómo interactúan con otras especies. El incremento en la temperatura también altera la distribución geográfica de los insectos, lo cual puede ocasionar que especies cercanas, que antes vivían aisladas geográficamente, entren en contacto y se reproduzcan, aunque para otras especies o poblaciones se puede disminuir (González-Tokman *et al.*, 2020).

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1. Área de Estudio

Este estudio se llevó a cabo en dos sitios ubicados en los ejidos: Chapultepec (25°14'34.818" N y 100°50'9.84" O; 2,135 m), y Cedritos (25°15'38.628" N y 100°49'12.63" O; 2,127 m), ubicados en la Sierra de Zapalinamé, al sureste del estado de Coahuila. El tipo de vegetación de ambos es bosque de coníferas (*Pinus cembroides*), no obstante, el sitio de Chapultepec ha sufrido afectaciones como la pérdida de árboles y vegetación primaria a causa de la conversión de las tierras forestales al uso agrícola (Anexo 1 y 2).

#### 3.2. Muestreo

El muestreo de campo se realizó en agosto de 2020 y septiembre de 2021. Estos sitios difieren en su cobertura vegetal: el sitio Chapultepec es un valle con árboles aislados y plantaciones agrícolas, por lo que la población de *P. cercocarpifolia* se encuentra expuesta a la luz del sol; mientras que el sitio Cedritos corresponde a un bosque de coníferas con la principal presencia de la especie *Pinus cembroides*, la cual proporciona sombra a los individuos de *Prunus*. En cada población se seleccionaron al azar 33 individuos de *Prunus*. En total se colectaron 10 hojas de cada individuo (330 hojas por sitio/año), que fueron almacenadas en frío para posteriormente determinar el área foliar y el porcentaje de herbivoría.

En particular, para estimar el número de tricomas, se seleccionaron 16 individuos de *Prunus* y se colectaron cinco hojas (en total, se colectaron 160 hojas), para cada hoja se obtuvo un círculo de 6 mm de diámetro con una perforadora manual (Smart, 11202; Anexo 3). Se utilizó un microscopio estereoscópico para contar el número de tricomas de cada muestra.

### **3.3. Análisis de datos y pruebas estadísticas**

Se comparó el área y daño foliar (herbivoría por insectos) en ambas poblaciones de *Prunus* mediante la aplicación LeafByte, desarrollada por Zoe Getman-Pickering para dispositivos móviles disponible en <https://zoegp.science/leafbyte> (Anexo 4). La aplicación utiliza una fotografía de cada hoja colectada con un fondo color blanco y cuatro puntos separados por una distancia conocida y que funcionan como escala (Getman-Pickering *et al.*, 2020).

Para comparar el área foliar, el número de tricomas y el porcentaje de herbivoría, entre los sitios, se realizó una prueba T de Welch para muestras independientes, debido a su robustez para comparar muestras de datos grandes ( $N \geq 50$ ) que no cumplen con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza (West, 2021). Adicionalmente, se usó una prueba de correlación de rangos de Kendall (Tau) para evaluar la relación entre el número de tricomas y los porcentajes de herbivoría entre los sitios de muestreo. Estos análisis se realizaron en el software R versión 4.3.2 (R Core Team, 2023), utilizando el paquete ggplot2 (Wickham, 2016) para la elaboración de las figuras.

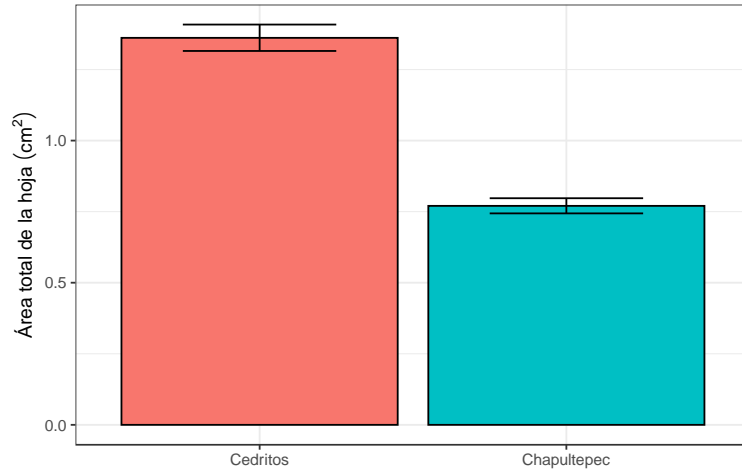
#### 4. RESULTADOS

El área foliar de las plantas de *Prunus* tiene diferencias significativas entre los sitios de muestreo ( $t = 21.56$ ,  $P < 0.001$ ), presentando el sitio Cedritos hojas más grandes (promedio  $\pm$  desviación estándar;  $1.36 \pm 0.61 \text{ cm}^2$ ) que las de Chapultepec ( $0.77 \text{ cm}^2 \pm 0.35 \text{ cm}^2$ ; Figura 1).

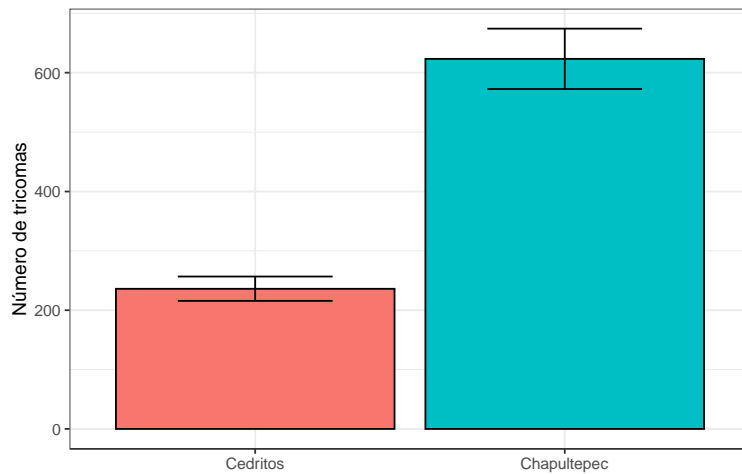
El número de tricomas de las hojas de *Prunus* también difirió significativamente entre los sitios de muestreo ( $t = -13.82$ ,  $P < 0.001$ ), mostrando en el sitio Chapultepec más del doble de número de tricomas ( $623.47 \pm 232.45$ ) que aquellas de Cedritos ( $236.19 \pm 93.75$ ; Figura 2).

Con respecto a la herbivoría, no se encontraron diferencias entre los sitios, ni entre los años evaluados 2020 y 2021. En este sentido, la herbivoría entre los sitios de muestreo mostró valores de  $2.89 \pm 6.89 \%$  en Chapultepec y  $2.73 \pm 6.72 \%$  en Cedritos ( $t = -0.43$ ,  $P = 0.66$ ; Figura 3). Para el año 2020 el porcentaje de herbivoría en Chapultepec fue de  $2.49 \pm 7.32\%$  y de Cedritos de  $1.66 \pm 5.01\%$  ( $t = -1.67$ ,  $P = 0.09$ ), mientras que para el año 2021 para Chapultepec fue de  $3.31 \pm 6.43\%$  y para Cedritos de  $3.81 \pm 7.95\%$  de daño ( $t = 0.88$ ,  $P = 0.37$ ; Figura 4).

El porcentaje de herbivoría de *Prunus* no se relacionó con el número de tricomas de sus hojas, tanto en el sitio Cedritos (Tau =  $-0.04$ ,  $P = 0.63$ ) como en Chapultepec (Tau =  $-0.11$ ,  $P = 0.16$ ; Figura 5).

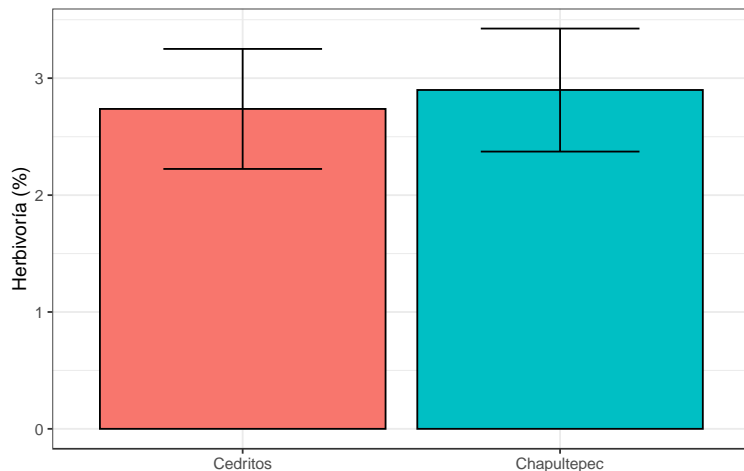


**Figura 1. Comparación del área foliar de hojas (cm<sup>2</sup>) de *Prunus cercocarpifolia* en dos sitios de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. Las barras indican los valores promedio y los bigotes los intervalos de confianza al 95%.**

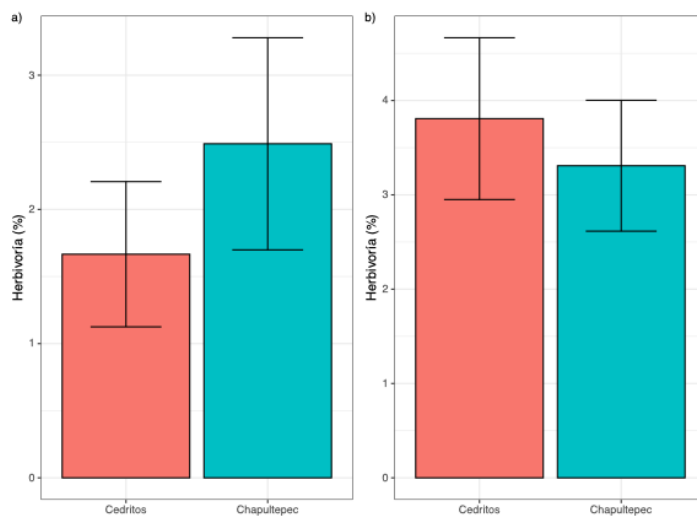


**Figura 2. Comparación del número de tricomas de *Prunus cercocarpifolia* en dos sitios de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. Las barras indican los valores promedio y los bigotes los intervalos de confianza al 95%.**





**Figura 3. Comparación espacial del porcentaje de herbivoría de *Prunus cercocarpifolia* en dos sitios de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. Las barras indican los valores promedio y los bigotes los intervalos de confianza al 95%.**



**Figura 4. Comparación temporal del porcentaje de herbivoría de *Prunus cercocarpifolia* entre los años 2020 (a) y 2021(b) en dos sitios de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. Las barras indican los valores promedio y los bigotes los intervalos de confianza al 95%.**



## 5. DISCUSIÓN

Los hallazgos de esta tesis contribuyen a una mejor comprensión de la morfología y ecología de *Prunus*, lo cual puede tener implicaciones importantes para su conservación y manejo de esta especie endémica de Coahuila. Además, aportan conocimiento acerca de las interacciones de herbivoría en ambientes áridos y semiáridos, los cuales han sido menos estudiados que los ambientes tropicales (Dirzo y Boege, 2009; Adams *et al.*, 2009; Ruiz-Guerra *et al.*, 2017). En general, nuestras hipótesis se cumplieron parcialmente, debido a que sí encontramos diferencias significativas en las características físicas (i.e., tamaño de la hoja y tricomas) de las hojas de *Prunus*, lo que sugiere una variabilidad en la adaptación entre los sitios de muestreo. Sin embargo, con respecto al daño por herbivoría espacio-temporal y su relación con los tricomas, no encontramos patrones definidos.

La disponibilidad de luz afecta directamente el crecimiento de las plantas del sotobosque y el reclutamiento de árboles en el dosel. Por lo tanto, da forma a la estructura y composición del bosque y en este estudio encontramos diferencias físicas con respecto a las hojas del *Prunus*. La mayor exposición a la luz solar en las plantas de Chapultepec puede explicar el resultado de hojas de menor tamaño debido al estrés hídrico y a la necesidad de reducir la superficie foliar para minimizar la pérdida de agua por evapotranspiración (Wang *et al.*, 2019). Se ha mostrado que la pérdida de agua en las hojas está relacionada negativamente con el tamaño de la hoja. Específicamente, las hojas más pequeñas tienden a perder menos agua en condiciones de estrés hídrico, lo que sugiere una adaptación para minimizar la pérdida de agua en ambientes secos y con alta radiación solar (Yang *et al.*, 2021), tal como es en Chapultepec. En contraste, las plantas de *Prunus* en Cedritos presentaron hojas significativamente mayores que las de Chapultepec, lo que pudiera estar en función de la protección del dosel de coníferas y con ello se reduce la intensidad de la radiación solar y hay menores tasas de evapotranspiración. De este modo, las plantas mantienen una mayor área foliar para maximizar la captura de luz y así optimizar la fotosíntesis (Smith *et al.*, 1997).

Estos estudios sugieren que, en Cedritos, la protección del dosel de coníferas permite a las plantas de *Prunus* desarrollar hojas más grandes en comparación con aquellas en Chapultepec, donde la exposición directa al sol es mayor y el estrés hídrico es más pronunciado.

Se ha reportado que en *Encelia farinosa*, un arbusto del desierto de Sonora, la cantidad de radiación solar absorbida por las hojas era menor con la presencia de tricomas, y que, además, mantenía una temperatura menor a la del ambiente, lo que minimiza la pérdida de agua por transpiración y ayuda a la supervivencia de la planta en condiciones extremas de calor y radiación solar (Ehleringer y Björkman, 1978). Por lo tanto, las plantas en Chapultepec podrían presentar un mayor número de tricomas como una adaptación defensiva en contra del estrés abiótico asociado con la exposición a la luz solar, ya que, los tricomas pueden ayudar a reducir la radiación solar sobre la superficie de las hojas y a conservar la humedad (Bickford, 2016).

Otros estudios mencionan que la presencia y cantidad de tricomas foliares también puede influir en la interacción de las plantas con su entorno biótico, es decir, la protección contra herbívoros y patógenos (Levin, 1973; Valkama *et al.*, 2004). Esto sugiere que las plantas en Cedritos, que se encuentran bajo la sombra, pueden tener menos tricomas, pues la cobertura del dosel reduce la necesidad de protección adicional contra la incidencia de herbivoría, además de la radiación solar. Las hojas de *Prunus* en Chapultepec presentaron más del doble de tricomas en comparación con las de Cedritos, lo que podría implicar que las plantas en este sitio pueden tener una mayor defensa física contra la herbivoría y una alta luminosidad (Wang *et al.*, 2021).

A pesar de la presencia de un mayor número de tricomas en las hojas de Chapultepec, no se encontraron diferencias significativas con respecto al porcentaje de herbivoría entre los sitios de estudio, lo que sugiere que los tricomas no son el único factor que determina la tasa de daño foliar. En este sentido, podrían involucrarse algunos factores ambientales que pueden influir en la presencia de especies de herbívoros y en el nivel de daño por herbivoría, tales como la luz (Shimoda y Honda, 2013) y la temperatura (MacMillan *et al.*, 2015).

Un estudio centrado en el ambiente semiárido del Valle de Zapotitlán, México (Ruiz-Guerra *et al.*, 2017), comparó al igual que este estudio, cómo diferentes factores ambientales y

características foliares afectan la herbivoría en plantas en distintas ubicaciones. Una similitud entre ambos estudios fue que en las áreas más expuestas a la aridez hubo mayor densidad de tricomas en las hojas, y aunque en Valle de Zapotitlán la mayor densidad de tricomas parece ser una respuesta adaptativa a una mayor herbivoría, en la Sierra de Zapalinamé no se encontró relación significativa entre el número de tricomas y el porcentaje de herbivoría en los sitios estudiados. En el estudio del Valle de Zapotitlán, las condiciones ambientales (aridez) tienen un notable impacto en la herbivoría y las características foliares, como la densidad de tricomas, mientras que en la Sierra de Zapalinamé, a pesar de las diferencias en el área foliar y el número de tricomas en ambos sitios, estos factores no parecen influir significativamente en la herbivoría. Por lo tanto, ambos estudios proporcionan perspectivas valiosas sobre la ecología de la herbivoría, pero destacan diferentes factores que influyen en este proceso. El primer estudio (Valle de Zapotitlán) enfatiza la importancia de la depredación y las adaptaciones foliares en respuesta a la aridez, mientras que el segundo (Sierra de Zapalinamé) muestra que, a pesar de las diferencias en las características foliares, la herbivoría puede permanecer constante, sugiriendo la existencia de otros mecanismos reguladores.

En lo que respecta a la relación entre la herbivoría y los tricomas, es bien sabido que los tricomas son tan solo uno de los varios métodos de defensa de las plantas (Coley y Barone, 1996; Chen, 2008), y el hecho de que no exista una relación significativa entre el número de tricomas y el nivel de herbivoría, podría implicar que hay otros factores involucrados, tales como la disponibilidad de recursos (nutrientes y agua) o las condiciones ambientales (luz solar), e incluso la presencia escasa o nula de depredadores, que pueden finalmente influir en el grado de herbivoría de una planta (Ruiz-Guerra *et al.*, 2017).

Los valores promedio de herbivoría para ambientes tropicales se han reportado en un rango de 7 al 17% (Dirzo y Domínguez, 1995; Andrew y Hughes, 2005). Mientras que para ambientes áridos suelen ser menores, con rangos desde 3.8 hasta 8.2% (Ruiz-Guerra *et al.*, 2017), tal como lo encontramos en este estudio (~3%). No obstante, no se encontraron diferencias entre los sitios ni entre los años, lo que podría deberse a factores climáticos anuales que podrían influir mayormente en la herbivoría que las características foliares, como lo son los tricomas. Los rasgos fenotípicos en las hojas de Chapultepec (mayor número de

tricomas) podrían estar más influenciados por la aridez a la que se expone el sitio que a la presencia de insectos herbívoros (Ruiz-Guerra *et al.*, 2017). Las diferencias en las características del hábitat, otros mecanismos de defensa de las plantas y/o las condiciones ambientales pueden tener un impacto más significativo en la herbivoría. Cabe mencionar que se observaron algunos grupos de herbívoros durante los muestreos, pertenecientes a los órdenes Lepidoptera, Orthoptera y Coleoptera (obs. pers. Anexo 5), los cuales podrían ser los responsables de los daños por herbivoría de *Prunus*.

Para futuras investigaciones, se necesita más información sobre los mecanismos de defensa de las especies de plantas en contra de los herbívoros. De igual forma, profundizar en el estudio de las defensas químicas de las plantas e identificar cómo los insectos herbívoros las detectan y responden a ellas, lo que puede proporcionar nuevas y diversas estrategias en el control biológico.

## 6. CONCLUSIÓN

Las características físicas de las hojas, específicamente el área foliar y el número de tricomas, difirieron significativamente entre las dos poblaciones de *Prunus cercocarpifolia*. Las hojas en Chapultepec mostraron un mayor número de tricomas ( $623.47 \pm 232.45$ ) en comparación con Cedritos ( $236.19 \pm 93.75$ ), lo cual respalda la hipótesis de que las diferencias ambientales, como la exposición a la luz, influyen en estas características.

Contrario a lo esperado, el porcentaje de herbivoría en *Prunus* en Chapultepec no fue mayor que en Cedritos. Esto sugiere que otros factores además de la disponibilidad de luz pueden estar influyendo en la herbivoría entre los sitios.

No se encontró una relación negativa significativa entre el número de tricomas y el porcentaje de herbivoría en las hojas de *Prunus cercocarpifolia*. Esta falta de correlación indica que la presencia de tricomas, aunque más abundante en Chapultepec, no necesariamente se asocia con una menor herbivoría, sugiriendo que otros mecanismos de defensa o factores ecológicos pueden estar influyendo en estas interacciones de herbivoría.

Las plantas de *Prunus* muestran adaptaciones específicas a las distintas condiciones de luz y sombra, lo que se refleja en variaciones significativas en el área foliar y el número de tricomas. La cobertura vegetal desempeña un rol crucial en las estrategias defensivas de esta planta, moldeando tanto la morfología de las hojas como la dinámica de las interacciones con los herbívoros. En entornos más expuestos, las plantas tienden a desarrollar defensas físicas más evidentes, como los tricomas, como respuesta adaptativa a la intensa radiación solar y la presión de los herbívoros.

Se resalta la importancia de considerar las condiciones ambientales locales al estudiar las adaptaciones y estrategias defensivas de las plantas, incrementando nuestro conocimiento sobre la ecología y evolución de las interacciones planta-herbívoro de especies endémicas en ambientes áridos y semi-áridos.

El conocimiento de las adaptaciones de las plantas para defenderse de los herbívoros puede ayudar a desarrollar prácticas agrícolas sostenibles e incluso métodos de control biológico, reduciendo así la dependencia de pesticidas.



## 7. LITERATURA CITADA

- Abrahamson, W. G., y Weis, A. E. (1997). Evolutionary ecology across three trophic levels: Goldenrods, gallmakers, and natural enemies. Princeton University Press.  
<https://doi.org/10.12987/9780691209432>
- Adams, J. M., Zhang, Y., Basri, M. y Shukor, N. (2009). Do tropical forest leaves suffer more insect herbivory? A comparison of tropical versus temperate herbivory, estimated from leaf litter. *Ecological Research*, 24, 1381.  
<https://doi.org/10.1007/s11284-009-0623-4>
- Aide, T.M. y Londoño, E.C. (1989). The effects of rapid leaf expansion on the growth and survivorship of a lepidopteran herbivore. *Oikos*, 55, 66-70.  
<https://doi.org/10.2307/3565873>
- Agrawal, A.A y Fishbein, M. (2006). Plant defense syndromes. *Ecology*, 87,132-149.  
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[132:PDS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[132:PDS]2.0.CO;2)
- Agrawal, A. A., Hastings, A. P., Johnson, M. T. J., Maron, J. L., y Salminen, J. P. (2012). Insect herbivores drive real-time ecological and evolutionary change in plant populations. *Science*, 338(6103), 113-116.  
<https://doi.org/10.1126/science.1225977>
- Alborn, T., Turlings, T.C.J., Jones, T.H., Stenhagen, G., Loughrin, J.H. y Tumlinson, J.H. (1997). An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*, 276, 945–949. <https://doi.org/10.1126/science.276.5314.945>

- Ali, J.G. y Agrawal, A.A. (2012). Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science*, 17, 293-302. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.02.006>
- Aljbory, Z. y Chen, M.-S. (2018). Indirect plant defense against insect herbivores: a review. *Insect Science*, 25, 2-23. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12436>
- Andrew, N. R., y Hughes, L. (2005). Herbivore damage along a latitudinal gradient: relative impacts of different feeding guilds. *Oikos*, 108, 176–182. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13457>
- Atkinson, N.J., y Urwin, P.E. (2012). The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *Journal of Experimental Botany*, 63, 3523-3543. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers100>
- Azorín, A.J. y Gómez, G. (2008). Estrategias de las plantas frente al consumo por los herbívoros. En F. Fillat, R. García-González, D. Gómez y R. Reiné (eds.). *Pastos del Pirineo* (pp. 189-203). Consejo Superior de Investigaciones Científicas
- Baldwin, I. T. (1994). Chemical changes rapidly induced by folivory. En E.A. Bernays (Eds.). *Insect Plant Interactions*. (pp. 1-23). CRC Press, Boca Raton.
- Barber, N. A. y Marquis, R.J. (2011). Light environment and the impacts of foliage quality on herbivorous insect attack and bird predation. *Oecologia*, 166, 401-409. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1840-9>
- Barbosa, P. y Wagner, M.R. (1989). Oleoresins in Conifers: Their Nature and Function. En P. Barbosa y M.R. Wagner (Eds.). *Introduction to forest and shade tree insects*. (pp. 150-167). Academic Press.
- Bernays, E.A. y Chapman, R.F. (1994). Host-Plant Selection by Phytophagous Insects. *Bulletin of entomological research*, 84, 591-592.

<https://doi.org/doi:10.1017/S0007485300032855>

- Bickford, C. P. (2016). Ecophysiology of leaf trichomes. *Functional Plant Biology*, 43(9), 807-814. <https://doi.org/https://doi.org/10.1071/FP16095>
- Blumthaler, R. y Ambach, W. (1990). Indication of increasing solar ultraviolet-B radiation flux in alpine regions. *Science*, 248, 206-208. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.2326634>
- Boege, K. y Marquis, R.J. (2005). Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 441-448. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.001>
- Bowles, D. J. (1990). Defense-related proteins in higher-plants. Annual review of biochemistry, 59, 873-907. <https://doi.org/10.1146/annurev.bi.59.070190.004301>
- Briat, J.F. (2019). The fixed life of plants and its constraints, Encyclopedia of the Environment, Accessed June 10, 2024 [online ISSN 2555-0950] <https://www.encyclopedie-environnement.org/en/life/fixed-life-of-plants-and-its-constraints/>.
- Bruce, T.J. y Pickett, J.A. (2011). Perception of plant volatile blends by herbivorous insects—finding the right mix. *Phytochemistry*, 72, 1605–1611. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2011.04.011>
- Castillo-Quiroz, D., Antonio-Bautista, A., Castillo-Reyes, F., Sáenz-Ceja, J. E. y Sáenz-Reyes, J. T. (2020). Tratamientos pregerminativos para semillas de *Prunus cercocarpifolia* Villarreal (Rosales, Rosaceae), especie endémica de la Sierra Zapalinamé, Coahuila, México. *Acta Agrícola y Pecuaria*, 7, 2-6. <https://doi.org/10.2307/3565873>

- Chacón, P., y Armesto, J.J. (2006). Do carbon-based defenses reduce foliar damage? Habitat-related effects on tree seedling performance in a temperate rainforest of Chiloé Island, Chile. *Oecologia*, 146, 555-565. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0244-8>
- Chen, M. S. (2008). Inducible direct plant defense against insect herbivores: A review. *Insect Science* 15, 101-114. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2008.00190.x>
- Cock, M. C. y Hierro, J.L. (2020). Plant interactions balance under biotic and abiotic stressors: the importance of herbivory in semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 194, 685-694. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04789-4>
- Coley, P.D. (1983). Herbivory and Defensive Characteristics of Tree Species in a Lowland Tropical Forest. *Ecological Monographs*, 53, 209-234. <https://doi.org/10.2307/1942495>
- Coley, P. D. y Barone, J.A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 305-335. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13058>
- Da Costa, C.P. y Jones, C.M. (1971). Cucumber beetle resistance controlled by the bitter gene in *Cucumis sativa* L. *Science*, 172, 1145-1146. <https://doi.org/10.1126/science.172.3988.1145>
- Del Val, E., y Boege, K. (2012). Ecología y evolución de las interacciones bióticas. *Revista de Biología Tropical*, 63, 313-317. <https://doi.org/10.15517/rbt.v63i1.16213>
- Dirzo, R. (2001). Plant-mammal interactions: Lessons for our understanding of nature, and implications for biodiversity conservation. En N.J. Huntly y S. Levin (Eds.). *Ecology: Achievement and challenge*, (pp. 319-335).

Blackwell Science, Oxford, UK.

- Dirzo, R., y Domínguez, C. A. (1995). Plant–herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. En S. H. Bullock, H. A. Mooney, y E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests* (pp. 304–325). Cambridge University Press.
- Dirzo, R. y Boege, K. (2009). Patterns of herbivory and defense in tropical dry and rain forests. En W. Carson y S. Schnitzer. (Eds.). *Tropical Forest Community Ecology*. (pp. 63-78). Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Edwards, P.J. y Wratten, S.D. (1981). Ecología das interações entre insetos e plantas. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Ehleringer, J.R. y Björkman, O. (1978). Pubescence and leaf spectral characteristics in a desert shrub, *Encelia farinosa*. *Oecologia*, 36, 151-162. <https://doi.org/10.1007/BF00349805>
- Eisner, T., Eisner, M. y Hoebeke, R. E. (1998). When defense backfires: Detrimental effect of a plant's protective trichomes on an insect beneficial to the plant. *National Academy of Science*, 95, 4410-4414. <https://doi.org/10.1073%2Fpnas.95.8.4410>
- Encina-Domínguez, J.A., Villarreal-Quintanilla, J.A., Estrada-Castillón, E., y Rueda-Moreno, O. (2019). Situación actual de la vegetación de la Sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Botanical Sciences*, 97, 630-648. <https://doi.org/10.17129/botsci.2213>
- Encina-Domínguez, J.A., Estrada-Castillón, E., Mellado, M., González-Montelongo, C. y Arévalo, J.R. (2022). Livestock grazing impact on species composition and richness understory of the *Pinus cembroides* Zucc. forest in Northeastern Mexico. *Forests*, 13, 1113. <https://doi.org/10.3390/f13071113>

- Encina-Domínguez, J.A., Estrada, E., Villarreal-Quintanilla, J.A., Villaseñor, J., Ayala, C. y Arévalo, J.R. (2016). Floristic richness of the Sierra de Zapalinamé, Coahuila, Mexico. *Phytotaxa*, 283, 1. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.283.1.1>
- Endara, M. J. y Coley, P.D. (2011). The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology*, 25, 389-398. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x>
- Ellis, P.R. (1996). Host plant resistance to insects. En N. Panda y G.S. Khush. (Eds.). *Bulletin of entomological research*, 86, 315. <https://doi:10.1017/S0007485300052615>
- Epstein, E. (1999). Silicon. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 50, 641-664. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.641>
- Feeny, P. (1976). Plant apparency and chemical defense. En J.W. Wallace y R.L. Mansell. (Eds.). *Biochemical Interaction Between Plants and Insects*. (pp.1-40). Springer, Boston, MA.
- Flores, J., y Jurado, E. (2003). Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*, 14(6), 911-916. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02225.x>
- García-González, P. (2023). ¿Qué tipos de interacción entre dos especies existen? Restauración de Ecosistemas; <https://www.restauraciondeecosistemas.com/que-beneficios-tienen-las-zonas-verdes-de-las-ciudades/>
- Garibaldi, L. A., Kitzberger, T., y Ruggiero, A. (2011). Latitudinal decrease in folivory within *Nothofagus pumilio* forests: dual effect of climate on insect density and leaf traits? *Global Ecology and Biogeography*, 20, 609-619.

<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00623.x>

Getman-Pickering, Z. L., Campbell, A., Aflitto, N., Grele, A., Davis, J. K., y Ugine, T. A. (2020). LeafByte: A mobile application that measures leaf area and herbivory quickly and accurately. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(2), 215-221. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/2041-210X.13340>

González, V. (2024). Mecanismos de evitación de la herbivoría. La guía de Biología; <https://biologia.laguia2000.com/ecologia/mecanismos-de-evitacion-de-la-herbivoria>

González-Tokman D., Córdoba-Aguilar A., Dáttilo W., Lira-Noriega A., Sánchez-Guillén R.A. y Villalobos F. (2020). Insect responses to heat: physiological mechanisms, evolution and ecological implications in a warming world. *Biological Reviews*, 95, 802-821. <https://doi/10.1111/brv.12588>

Gowda, J., Garibaldi, L., Pirk, G., Blackhall, M., Chaneton, E., de Paz, M., Diaz, S., Galende, G., Mazía, N., Paritsis, J., Raffaele, E., Relva, M.A. y Sasal, Y. (2014). Herbívoros: Actores Clave. En Raffaele, E., de Torres, M., Morales, C.L. y Kitzberger, T. (Eds.). *Ecología e Historia Natural de la Patagonia Andina* (pp. 91-112). Fundación de Historia Natural Félix de Azara.

Gullan, P.J. y Cranston, P.S. (2014). *The Insects. An outline of Entomology*. Willey-Blackwell.

Hansson, B.S. y Stensmyr, M.C. (2011). Evolution of insect olfaction. *Neuron*, 72, 698–711. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.11.003>

Harper, J.L. (1969). The role of depredation in vegetational diversity. *Brookhaven Symposia in Biology*, 22, 48-62.

- Hawkes, C. V. y Sullivan, J.J. (2001). The impact of herbivory on plants in different resource conditions: A meta-analysis. *Ecology*, 82, 2045-2058. [10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2045:TIOHOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2045:TIOHOP]2.0.CO;2)
- He, J., Huang, L.K., Chow, W.S., Whitecross, M.I. y Anderson, J.M. (1993). Effects of Supplementary Ultraviolet-B Radiation on Rice and Pea Plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 20, 129-142. <https://doi.org/10.1071/PP9930129>
- Hegebarth, D., Buschhaus, C., Wu, M., Bird, D. y Jetter, R. (2016). The composition of surface wax on trichomes of *Arabidopsis thaliana* differs from wax on other epidermal cells. *The plant journal*, 88, 762-774. <https://doi.org/10.1111/tpj.13294>
- Hogan, K. y J. L. Machado. (2002). The light environment in tropical forests: biological implications and measurements. En: M. R. Guariguata y G. H. Kattan. (Eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. (pp. 119-144). Agroamerica Press.
- Howe, H.F. (1990). Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 259-280. <https://doi.org/10.1017/S0266467400004508>
- Jordano, P. (2016). Chasing Ecological Interactions. *PLoS Biology*, 14, 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002559>
- Judson, O.P. (1995). The coevolutionary process. En J.N. Thompson. (Eds.). *Journal of tropical ecology*. (pp. 496). <https://doi.org/10.1017/S0266467400009032>
- Karban, R., y Baldwin, I. T. (2007). *Induced responses to herbivory*. University of Chicago Press.



- Kennedy, C.E.J. (1986). Attachment may be a basis for specialization in oak aphids. *Ecological Entomology*, 11, 291-300. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1986.tb00305.x>
- Kessler, A. y Baldwin, I.T. (2002). Plant responses to insect herbivory: the emerging molecular analysis. *Annual Review of Plant Biology*, 53, 299-328. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.53.100301.135207>
- Kliebenstein, D.J., Kroymann, J., Brown, P., Figuth, A., Pedersen, D., Gershenzon, J. y Mitchell-Olds, T. (2001). Genetic control of natural variation in *Arabidopsis* glucosinolate accumulation. *Plant Physiology*, 126, 811-825. <https://doi.org/10.1104/pp.126.2.811>
- Kohen, E., Santus, R., y Hirschberg, J. G. (1995). Photobiology. Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417755-0.X5000-2>
- Kreitner, G.L. y Sorensen, E.L. (1983). Erect glandular trichomes of *Medicago scutellata* (L.) Mill.: Gland development and early secretion. *Botanical Gazette*, 144, 165-174. <https://doi.org/10.1086/337357>
- Krieger, R.I., Feeny, P.P. y Wilkinson, C.F. (1971). Detoxication enzymes in the guts of caterpillars: an evolutionary answer to plant defenses?. *Science*, 172, 579-580. [10.1126/science.172.3983.579](https://doi.org/10.1126/science.172.3983.579)
- Levin, D.A. (1973). The role of trichomes in plant defense. *The quarterly review of biology*, 48, 1. <https://doi.org/10.1086/407484>
- Lewinsohn, T. M., Novotny, V., y Basset, Y. (2005). Insects on plants: Diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 597-620. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175520>

- Lucas, P. W., Turner I.M., Dominy, N.J. y Yamashita, N. (2000). Mechanical defenses to herbivory. *Annals of Botany* 86, 913-920. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1261>
- MacMillan, H., Andersen, J., Davies, S., y Overgaard, J. (2015). The capacity to maintain ion and water homeostasis underlies interspecific variation in *Drosophila* cold tolerance. *Nature*, 5, 1-9. <https://doi.org/10.1038/srep18607>
- Malishev, M. y Sanson, G. D. (2015). Leaf mechanics and herbivory defense: How tough tissue along the leaf body deters growing insect herbivores. *Austral Ecology*, 40, 300-308. <https://doi.org/10.1111/aec.12214>
- Maron, J. L. y Coren, E. (2006). Herbivory: Effects on plant abundance, distribution, and population growth. *Proceedings: Biological Sciences*, 273, 2575-2584. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3587>
- Martin, C.E. (1994). Physiological ecology of the Bromeliaceae. *Botanical Review*, 60, 1-82. <https://doi.org/10.1007/BF02856593>
- Martínez-Núñez, M., Vera-Hernández, P.F., Ruiz-Rivas, M., Villalobos-López, M.A., Arroyo-Becerra, A., Luna-Suárez, S. y Rosas-Cárdenas, F. (2018). Resistencia y tolerancia a estrés abiótico: Mecanismos sofisticados de adaptación de las plantas ante distintas condiciones de estrés. *Frontera Biotecnológica*, 5.
- Memmott, J., Gibson, R., Carvalheiro, L., Henson, K., Heleno, R., Mikel, M. y Pearce, S. (2007). The conservation of ecological interactions. En A.J.A. Stewart, O.T. Lewis, y T.R. New. (Eds.). *Insect Conservation Biology* (p.p. 226-244). CABI Publishing.
- Moraes, J.C., Goussain, M.M., Basagli, M.A.B., Carvalho, G.A., Ecole, C.C., y Sampaio, M.V. (2004). Silicon influence on the tritrophic interaction: wheat plants, the greenbug *Schizaphis graminum* (Rondani) (Hemiptera: Aphididae), and its

natural enemies, *Chrysoperla externa* (Hagen) (Neuroptera: Chrysopidae) and *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae). *Neotropical Entomology*, 33, 619–24. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2004000500012>

Niesenbaum, R.A. (1992). The effects of light environment on herbivory and growth in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *American Midland Naturalist*, 128, 270-275. <https://doi.org/10.2307/2426460>

Niesenbaum, R.A., y Kluger, E.C. (2006). When studying the effects of light on herbivory, should one consider temperature? The case of *Epimecis hortaria* F. (Lepidoptera: Geometridae) feeding on *Lindera benzoin* L. (Lauraceae). *Environmental Entomology*, 35, 600-606. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-35.3.600>

Novotny, V., Miller S.E., Hrcek, J., Baje, L., Basset, Y., Lewis, O.T., Stewart, A.J.A. y Weiblen, G.D. (2012). Insects on plants: Explaining the paradox of low diversity within specialist herbivore guilds. *The American Naturalist*, 179, 351-362. <https://doi.org/10.1086/664082>

Opitz, S.E.W. y Müller, C. (2009). Plant chemistry and insect sequestration. *Chemoecology* 19, 117–154. <https://doi.org/10.1007/s00049-009-0018-6>

Pearcy, R. W., Valladares, F., Wright, S.J. y Lasso de Paulis, E. (2004). A functional analysis of the crown architecture of tropical forest *Psychotria* species: do species vary in light capture efficiency and consequently in carbon gain and growth? *Oecologia*, 139, 163–177. <https://10.1007/s00442-004-1496-4>

Perre, P., Loyola, R.D., Lewinsohn, T.M. y Almeida-Neto, M. (2011). Insects on urban plants: contrasting the flower headfeeding assemblages on native and exotic hosts. *Urban Ecosystem*, 14, 711-722. <https://doi.org/10.1007/s11252-011-0179-2>

- Piper, F. I., Altmann, S.H. y Lusk, C.H. (2018). Global patterns of insect herbivory in gap and understorey environments, and their implications for woody plant carbon storage. *Oikos*, 127, 483-496. <https://doi.org/10.1111/oik.04686>
- Portela, C., Vasconcelos, A., Sinimbú, A., Silva, E., Ronny, M., Lira, W., y Oliveira, S. (2012). A comparative analysis between BPMN and SPEM modeling standards in the software processes context. *Journal of Software Engineering and Applications*, 5, 330-339. <https://doi.org/10.4236/jsea.2012.55039>
- R Core Team. (2023). R: a language and environment for statistical computing. In (Version 4.3.2) R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>
- Reich, P. B., I. J. Wright, J. Cavender-Bares, J. M. Craine, J. Oleksyn, M. Westoby y M. B. Walters. (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Science*, 164, 143-164. <http://dx.doi.org/10.1086/374368>
- Rico-Gray, V. y Oliveira, P.S. (2007). The ecology and evolution of ant-plant interactions. University of Chicago Press
- Ruiz-Guerra, B., Nieves-Silva, E. y Guevara, R. (2017). The role of leaf traits and bird-mediated insect predation on patterns of herbivory in a semiarid environment in central Mexico. *Botanical Sciences*, 95, <https://doi.org/10.17129/botsci.812>
- Sagers, C.L. (1992). Plasticity of plant defenses in a neotropical shrub: effects of light and genotype. *Bulletin of the Ecological Society of America* 73, 332.
- Salgado-Luarte, C., y Gianoli, E. (2010). Herbivory on temperate rainforest seedlings in sun and shade: resistance, tolerance and habitat distribution. *PloS one*, 5, 7, e11460. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011460>

- Schmitz, O. J. (2008). Herbivory from Individuals to Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 133-152. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173418>
- Schoonhoven, L.M., Van-Loon, J.J.A. y Dicke, M. (2005). *Insect-Plant Biology*. Oxford University Press.
- Schowalter, T.D. (1981). Insect Herbivore Relationship to the State of the Host Plant: Biotic Regulation of Ecosystem Nutrient Cycling through Ecological Succession. *Oikos*, 37, 126-130. <https://doi.org/10.2307/3544083>
- Schowalter, T.D. (2006) *Insect Ecology: An Ecosystem Approach*. Academic Press.
- Shimoda, M. y Honda, K. (2013). Insects Reactions to Light and its Applications to Pest Management. *Applied Entomology and Zoology*, 48, 143-421. <https://doi.org/10.1007/s13355-013-0219-x>
- Smith, W.K., Vogelmann, T.C., DeLucia, E.H., Bell, D.T y Shepherd, K.A. (1997). Leaf form and photosynthesis, *BioScience*, 47, 785-793. <https://doi.org/10.2307/1313100>
- Thompson, J.N. (1996). Evolutionary ecology and the conservation of Biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 300-303. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)20048-5](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)20048-5)
- Traw, M.B. y Dawson, T.E. (2002). Differential induction of thricomes by three herbivores of black mustard. *Oecologia*, 131, 526-532. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-002-0924-6>
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García M.B., García, D., Gómez, J.M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J.R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P.J., Traveset, A., Verdú, M. y

- Zamora, R. (2015). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29, 299-307. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356>
- Valkama, E., Salminen, J.-P., Koricheva, J. y Pihlaja, K. (2004). Changes in leaf trichomes and epicuticular flavonoids during leaf development in three birch taxa. *Annals of Botany*, 94, 233–242. <https://doi.org/10.1093/aob/mch131>
- Valladares, F. (2001). Luz y evolución vegetal. *Investigación y Ciencia* 303, 73-79.
- Valladares, F. y Pearcy. (1997). Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment*, 20, 25-36. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-8.x>
- Valverde, T. y Silvertown, J. (1997). Canopy closure rate and forest structure. *Ecology*, 78, 1555-1562. <https://doi.org/10.2307/2266148>
- Villarreal-Quintanilla, J. A. (1989). A new species of *Prunus* subgenus *amygdalus* (Rosaceae) from Coahuila, México. *SIDA, Contributions to Botany*, 13(3), 273-275.
- Villarreal-Quintanilla, J. Á., y Encina-Domínguez, J. A. (2005). Plantas vasculares endémicas de Coahuila y algunas áreas adyacentes, México. *Acta Botánica Mexicana*, 70, 1-46. <https://doi.org/10.21829/abm70.2005.986>
- Vivanco, J.M., Cosío, E., Loyola-Vargas, V.M. y Flores, H.E. (2005). Mecanismos químicos de defensa en las plantas. *Investigación y Ciencia*, 341, 1-8.
- Wagner, G.J. (1991). Secreting glandular trichomes: more than just hairs. *Plant Physiology*, 96, 675–679. <https://doi.org/10.1104/pp.96.3.675>

- Wagner, G.J., Wang, E. y Shepherd, R.W. (2004). New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome. *Annals of Botany*, 93, 3-11. <https://doi.org/10.1093/aob/mch011>
- Wang, C., He, J., Zhao, T.-H., Cao, Y., Wang, G., Sun, B., Yan, X., Guo, W. y Li, M.-H. (2019). The Smaller the Leaf Is, the Faster the Leaf Water Loses in a Temperate Forest. *Frontiers in Plant Science*, 10, 58. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00058>
- Wang, X., Shen, C., Meng, P., Tan, G., y Lv, L. (2021). Analysis and review of trichomes in plants. *BMC plant biology*, 21, 1-11. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-02840-x>
- War, A.R., Paulraj, M.G., Ahmad, T., Buhroo, A.A., Hussain, B., Ignacimuthu, S. y Sharma, H.C. (2012). Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior*, 7, 1306–1320. <https://doi.org/10.4161/psb.21663>
- Weis, A. E. y Berenbaum, M. R. (1989). Herbivorous insects and green plants. En W.G. Abrahamson (Eds.), *Plant-animal interactions*. (pp. 123-162). McGraw-Hill, New York.
- Werker, E. (2000). Trichome diversity and development. *Advances in Botanical Research*, 31, 1-35. [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(00\)31005-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(00)31005-9)
- West, R. M. (2021). Best practice in statistics: Use the Welch t-test when testing the difference between two groups. *Annals of Clinical Biochemistry*, 58(4), 267-269. <https://doi.org/10.1177/0004563221992088>
- Whittaker, R.H.y Feeny, P. P. (1971). Allelochemicals: chemical interactions between species. *Science*, 171, 757-770. [10.1126/science.171.3973.757](https://doi.org/10.1126/science.171.3973.757)

- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer Nature.  
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- Williams, J. E. (1990). The importance of herbivory in the population dynamics of three sub-Alpine eucalypts in Brindabella range South-East Australia. *Australian Journal of Ecology*, 15, 51-56. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1990.tb01020.x>
- Wright, S.J. (2003). The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 6, 73-86. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00043>
- Wu, J., y Baldwin, I. T. (2009). Herbivory-induced signalling in plants: perception and action. *Plant, Cell & Environment*, 32(9), 1161-1174.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01943.x>
- Yang, X., Lu, M., Wang, Y., Wang, Y., Liu, Z. y Chen, S. (2021). Response Mechanism of Plants to Drought Stress. *Horticulturae*, 7, 50.  
<https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>



## 8. ANEXOS

### Anexo 1. Sitio de Estudio Ejido Chapultepec (sin cobertura).

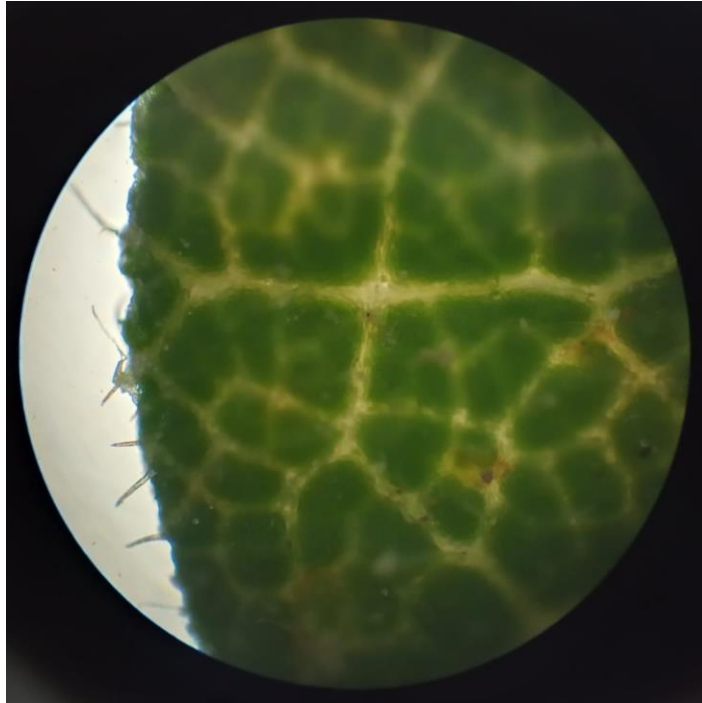
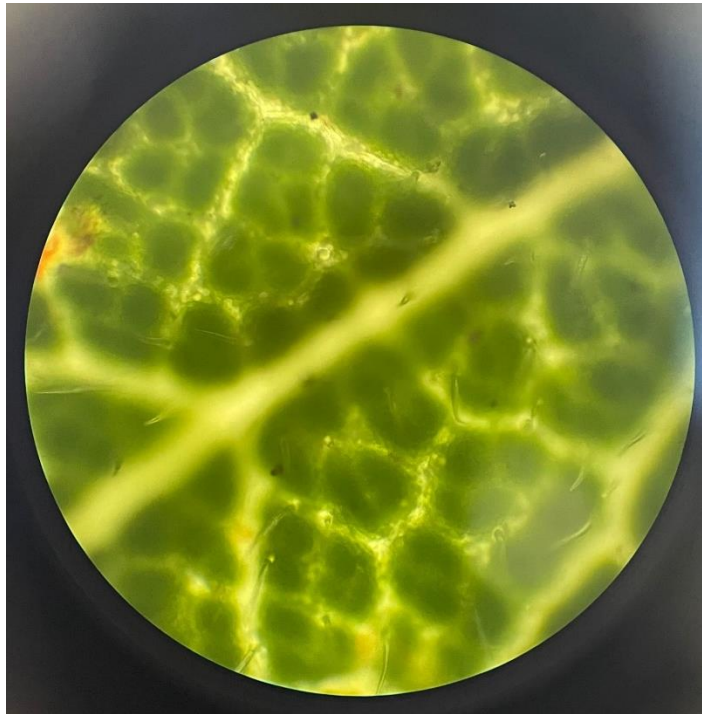




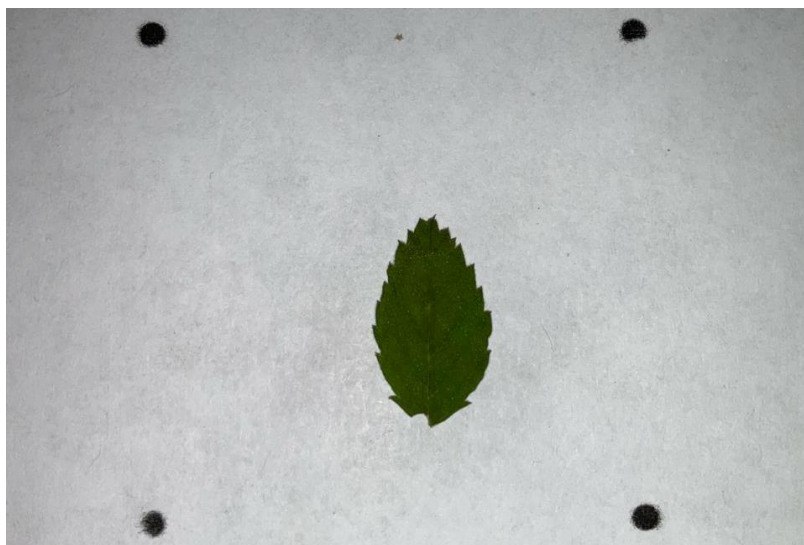
**Anexo 2. Sitio de Estudio Ejido Cedritos (con cobertura Pino Alepo).**



### Anexo 3. Conteo de Tricomas Bajo Microscopio



**Anexo 4. Medición de Herbivoría con Aplicación *LeafByte***





Anexo 5. Insecto Herbívoro del Género Orthoptera de *Prunus cercocarpifolia*

