

00361
5
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

**ESTUDIO SOBRE HERVIBORIA Y DEMOGRAFIA EN
ECHEVERIA GIBBIFLORA (CRASSULACEAE), UNA
PLANTA PERENNE EN EL PEDREGAL
DE SAN ANGEL**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE :
MAESTRIA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P R E S E N T A I

MARLENE DE LA CRUZ MOLINA

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

1990



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE GENERAL

	Páginas
AGRADECIMIENTOS	1
RESUMEN	2
I Introducción General	
Introducción General y Antecedentes	5
Metodología General	10
Sitio de Estudio	10
Especie de Estudio	11
Descripción Taxonómica	12
Historia Natural	13
Selección de los Sitios de Estudio	16
II Patrones de Crecimiento en <u>Echeveria gibbiflora</u>	
Introducción y Antecedentes	18
Objetivos	19
Materiales y Métodos	20
Selección de Sitios e Individuos	20
Registros de Campo	20
Resultados	22
Sobrevivencia y Estatus Reproductivo	22
Reproducción	23
Alturas	23
Dinámica Foliar	24
Discusión	32

III Patrones de Herbivoría y Fitoquímica en Echeveria gibbiflora

Introducción y Antecedentes	36
Objetivos	44
Materiales y Métodos	45
Niveles y Tasas de Herbivoría	45
Observaciones de Campo	45
Niveles y Tasas de Herbivoría	45
Trabajo de Laboratorio	49
Análisis Fitoquímico	53
Productos Naturales	53
Contenido de Nitrógeno	54
Resultados	55
Herbivoría	55
Daño ocasionado por <u>Scaphia xami</u>	57
Selección y Aceptabilidad	61
Daño ocasionado por <u>Myrmeleon rufus</u>	62
Daño ocasionado por <u>Sithonotum</u>	69
DISCUSIONES	69
Análisis químico	71
Productos naturales	71
Contenido de Nitrógeno	73
Discusión	76
APENDICE 1	82
APENDICE 2	87
APENDICE 3	91
REFERENCIAS	92

RESUMEN

El propósito central de esta investigación es la de hacer una descripción de la interacción planta-herbívoro en una planta perenne del pedregal de San Angel, con la idea de ampliar el conocimiento de los elementos que integran una zona que hasta ahora ha sido muy poco estudiada. En este estudio se analizó i) la demografía foliar, ii) la herbivoría y iii) las características fitoquímicas de Echeveria gibbiflora D.C. (Crassulaceae). El estudio se realizó durante un período de 9 meses (febrero-octubre 1988) abarcando dos períodos estacionales (época de sequía y lluvias).

Se marcaron 120 plantas establecidas en forma natural bajo dos condiciones de distribución denominándolas en función del número de vecinos que tenían a su alrededor en a) plantas aisladas y b) plantas agrupadas. Basándose en la presencia o ausencia de las inflorescencias para cada tratamiento de distribución se hizo la distinción entre individuos pre-reproductivos e individuos reproductivos. Mensualmente, a cada planta se le determinó su crecimiento, sobrevivencia, estado reproductivo y daño causado por la acción de los herbívoros.

La dinámica foliar se describió mediante el uso de técnicas demográficas.

El area foliar consumida por herbívoros se determinó mediante dos métodos : i) daño puntual y ii) tasa de consumo foliar.

Las tasas promedio de producción foliar durante la época de sequía y la de lluvias fueron de 0 y 3.2 hojas/planta/mes respectivamente. El número total de hojas por planta se incrementó significativamente desde un promedio de 7.7 hasta 12 hojas por planta.

E. gibbiflora es consumida por los siguientes insectos: Sandia xani (Lepidóptera), Lyriomiza munda (Díptera), Sphenarium pupurensis (Orthoptera) y el áfido Aphis gossypii Glover. Durante la época de sequía se registraron daños ocasionados únicamente por la larvas de la mariposa y de la mosca. En este tiempo el daño causado por ambos herbívoros mostro el siguiente orden decreciente: plantas reproductivas aisladas > plantas prereproductivas aisladas > plantas agrupadas independientemente de su estatus reproductivo. Ambos herbívoros son minadores y existe una tendencia hacia consumir hojas maduras (hojas de mas de seis meses de edad). Durante la época de lluvias el ortóptero causo daño a más del 70% de las hojas y no se presentó durante la época de sequía. En el mes de agosto se detectó la presencia de una alta concentración de áfidos en las inflorescencias y hojas juvenes de la planta. No se encontró una asociación entre herbivoría y parámetros tales como

sobrevivencia, crecimiento y reproducción. Los análisis fitoquímicos revelaron la presencia de compuestos fenólicos, tales como taninos y flavonoides.

INTRODUCCION GENERAL Y ANTECEDENTES

El impacto de los herbívoros en las poblaciones de plantas ha sido estudiado mediante dos perspectivas: i) como un mecanismo regulador de la distribución y abundancia de las especies vegetales (Harper 1977, Dirzo 1984) y ii) como una presión selectiva en la evolución de ciertos atributos de las plantas (Fenny 1976, Rhoades & Cates 1976).

Trabajando independientemente Fenny (1976) y Rhoades & Cates (1976) llegaron a conclusiones similares y desarrollaron una teoría de defensa química de las plantas conocida como teoría de la apariencia. Según estos autores el factor más importante en la interacción herbívoro-planta es el escape de las plantas en tiempo y espacio. Ellos agruparon a las plantas en dos grandes grupos ecológicos: i) aquellas que por su tamaño, abundancia y persistencia en el tiempo son "aparentes" para los herbívoros y ii) aquellas que son pequeñas, escasas e impredecibles como "no aparentes". Dentro de este esquema de apariencia en un extremo se encuentran los árboles (aparentes) y en el extremo opuesto las plantas anuales (no aparentes). Debido a este patrón de escape se esperaría que las estrategias de defensa difirieran entre estos dos grupos ecológicos. Dado que los herbívoros tienen la oportunidad de adaptarse a las defensas de las plantas aparentes se esperaría que estas plantas presentaran defensas que actuarían en altas

concentraciones reduciendo la digestibilidad del material vegetal dando así protección contra herbívoros generalistas. Por otra parte, plantas no aparentes escaparían en tiempo y espacio y sus contactos mas frecuentes serían con herbívoros especialistas. Estas plantas tendrían toxinas con diversas estructuras químicas que impedirían la adaptación de herbívoros generalistas.

La teoría de la apariencia explica patrones generales de defensa sin embargo, ha sido criticada por Gilbert (1979) y Howe & Westley (1988) en los siguientes aspectos: i) se ha cuestionado si las especies de plantas en las que se basó la teoría son representantes del reino vegetal y si éstas presentan el sistema de defensa propuesto, ii) la teoría no considera los patrones de búsqueda y selección de una amplia gama de herbívoros y iii) los autores no han definido con claridad el término de apariencia.

Dirzo (1984) menciona que para entender y conocer las interacciones entre plantas y animales es esencial considerar dos niveles de interpretación: i) un nivel proximal o ecológico y ii) un nivel evolutivo o último. Estos dos niveles describen el desarrollo actual de los organismos.

Dentro del nivel proximal o ecológico se consideran las respuestas de los organismos a corto plazo; la explicación proximal del número y de la distribución espacial y temporal de las poblaciones se atribuye a: i) diversas características fisiológicas de los individuos que integran las poblaciones,

ii) a la disponibilidad de recursos y iii) a los factores físicos y abióticos del medio ambiente. En el nivel último o evolutivo se consideran las respuestas de los organismos a largo plazo. Una explicación última del algún proceso sería que los organismos presentes son producto de un largo proceso evolutivo el cual continúa (Harper 1984, Zagorín 1982). De acuerdo a Dirzo (1984) este nivel se puede agrupar en tres categorías: i) la correlación entre historias de vida de las plantas y estrategias de defensa entre éstas, ii) la correlación entre herbívoros y recurso alimenticio y iii) la interacción entre herbívoros y variantes intraespecíficos de una población de plantas. Dirzo (1984) presenta un modelo esquemático de los elementos que deben ser considerados al evaluar el papel de los herbívoros en la dinámica de las poblaciones vegetales (Fig. 1.1). Este modelo considera tanto características de las plantas (por ejemplo apariencia y aceptabilidad) así como características del herbívoro (forrajeo y comportamiento) y la interacción entre los componentes de cada organismo. No obstante, a pesar de la importancia que representa el conocimiento de esta interacción existen muy pocos trabajos que contemplan ambas partes.

Con el objeto de poder hacer una interpretación adecuada Dirzo (1984) menciona que en el estudio de la interacción planta-animal es fundamental entender detalladamente el papel ecológico de cada uno de los interactuantes considerando las características descritas en

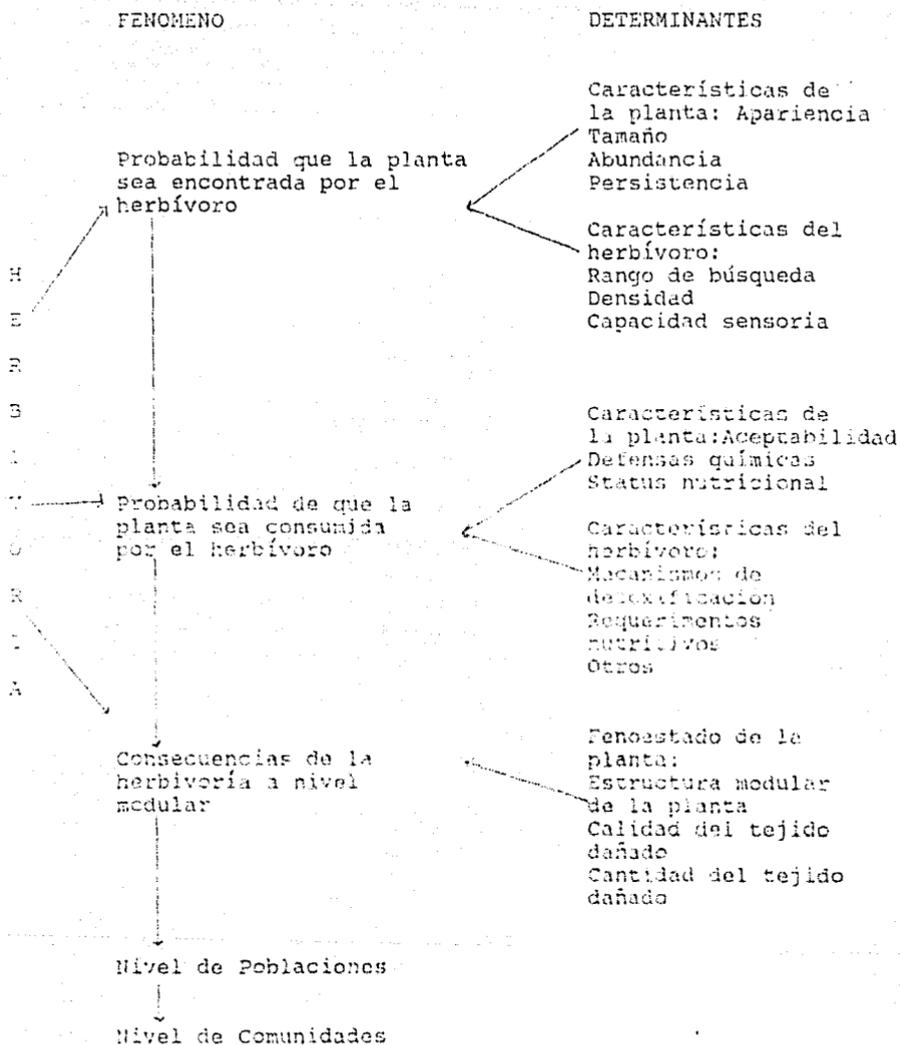


Figura 1.1. Representación esquemática de los elementos involucrados en la interacción planta-animal (Tomado de Dirzo 1984).

la Fig. 1.1. La interacción entre las plantas de Echeveria gibbiflora y sus herbívoros se constituye como un sistema en el que se puede estudiar sistemáticamente la biología de la interacción tomando en cuenta las características ecológicas y morfológicas de las plantas así como los patrones de búsqueda y selección de los herbívoros (Soberón et al. 1988).

Actualmente Soberón et al. (1988), Cordero (1986), Benrey (1987) Jimenez-Casas (1988) han aportado valiosa información sobre la biología y ecología de la larva de Sandia xami (Lepidóptera) que es el herbívoro especialista de E. gibbiflora; no obstante hasta ahora, no hay un estudio que describa detalladamente la biología y ecología de la planta hospedera de este Lepidóptero. Desde una perspectiva fitocéntrica el presente estudio representa un esfuerzo hacia integrar los elementos propuestos por Dirzo (1984) con el objetivo de evaluar cual es el impacto de los herbívoros sobre las poblaciones de E. gibbiflora.

Objetivos

El objetivo central de este estudio es el de evaluar las características más importantes del patrón de crecimiento y el patrón de herbivoría de Echeveria gibbiflora (Crassulaceae). La idea del presente estudio es determinar si existe alguna relación entre el consumo foliar por los herbívoros y las características: i) de crecimiento de la planta (tamaño de la planta, tasa de producción y pérdida foliar) ii) ecológicas (distribución espacial y temporal) y iii) composición química de la planta.

Este es un estudio con un énfasis fitocéntrico que pretende aclarar qué factores son importantes en la interacción entre Echeveria gibbiflora y los herbívoros que la consumen.

Materiales y Métodos

Sitio de Estudio

El presente estudio se efectuó en la zona que se ha denominado "Zona de Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel" perteneciente a una zona intertropical situada al S.O. de la Cuenca del Valle de Mexico delimitada al S. por el macizo central del Ajusco y al O. por la Sierra de las Cruces. Se encuentra a una altitud entre los 2250 y los 3100 m s.n.m. La edad geológica del Pedregal es de unos 2500 años originándose como una formación del volcán Xitle. Está conformado por una gruesa capa de lava que originalmente cubría 80 Km. (Alvarez et al. 1982).

El clima se ha definido como Cw1 segun el sistema de Koepen modificado por Garcia-Miranda (1964) y representa un clima templado sub-húmedo con lluvias en verano. Presenta un verano fresco con poca oscilación térmica. La temperatura media anual es de 14.4° C . La precipitación media anual es de 810.5 mm (Fig. 1.2). Durante los meses de enero a febrero se registran las menores temperaturas y durante abril-mayo las máximas. El período de lluvias abarca los meses de junio-septiembre y el período de sequía corresponde a los meses de octubre-mayo.

Rzedowski (1979) describe a la comunidad vegetal existente en el pedregal con el nombre de Senecionetum praecocis (matorral de Senecio praecox). A este tipo de vegetación se le ha clasificado como matorral xerófilo abierto de estructura muy

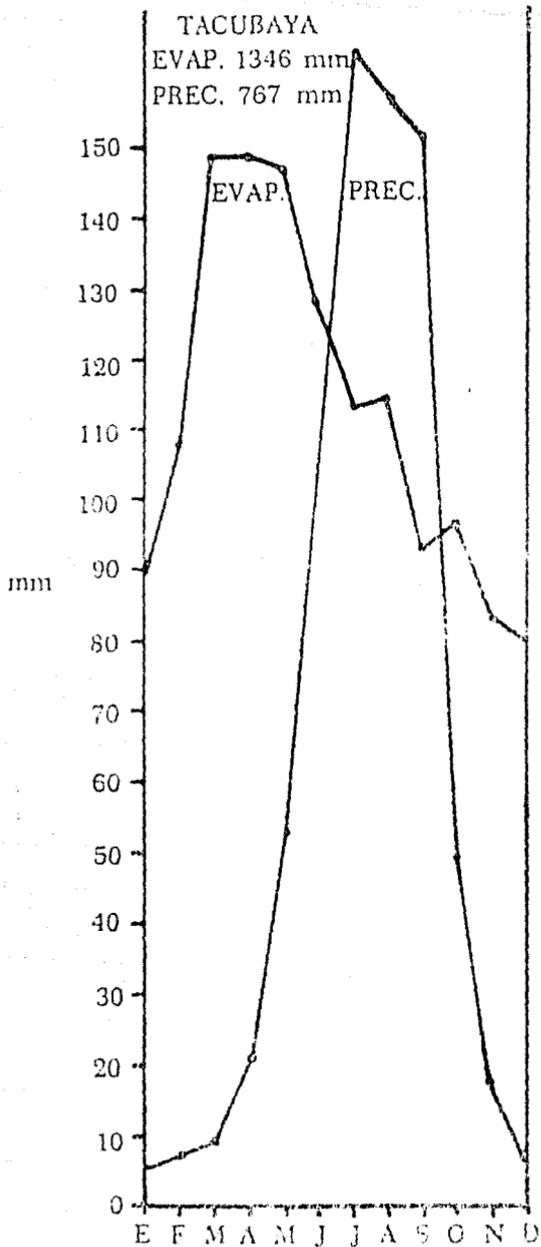


Figura 1.2. March anual de la precipitación y evaporación potencial registrada en 1979. (tomado de Rzedowski & Rzedowski 1979).

heterogénea característico de condiciones de aridez (Rzedowski & Rzedowski 1979).

Valiente & de Luna (1985) mencionan que la flora actual de la reserva del pedregal de San Angel está constituida por un total de 302 especies de fanerógamas agrupadas en 61 familias. Entre las mejor representadas figuran las Compositae con 58 especies, Graminae con 34 especies, Orchidaceae con 21 especies, Cyperaceae con 14 especies y Leguminoseae con 16 especies.

Especie de estudio

E. gibbiflora es una planta suculenta perteneciente a la familia de las Crossulaceae. El género Echeveria abarca - alrededor de 400 especies encontrándose desde el SW de Texas hasta el NW de Argentina; se extiende por toda la cordillera de América desde los 1000 hasta los 4600 m de altitud. Su distribución incluye Argentina, Bolivia, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Estados Unidos, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panamá, Perú y Venezuela (Whalter 1979).

En México se distribuye en los estados de Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Morelos, Michoacán, Nuevo Leon, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Sinaloa, Tamaulipas, Tlaxcala, y Veracruz (Whalter 1979).

La presencia de Echeveria es completamente localizada ya que crece en diferentes clases de sustratos principalmente en rocas, peñascos, pendientes y flujos de lava reciente. Whalter (1979) menciona que este patrón posiblemente se deba a una disminución

en la competencia interespecífica al crecer en sitios poco favorables para el desarrollo de otras especies de plantas. Climáticamente las plantas de este género crecen en regiones templadas y en regiones subtropicales. La variación en la intensidad de luz y calor es un factor muy importante en el establecimiento y desarrollo de estas plantas.

Echeveria se distribuye por diversas zonas pedregosas de la cuenca del Valle de México. En el pedregal de San Angel se encuentra en asociación con otras especies de la misma familia, ubicándose en lugares rocosos planos o en pendientes poco pronunciadas, principalmente en sitios donde la profundidad del suelo oscila de 0-3 cm. llegando a presentar en algunas zonas del pedregal un 50% de cobertura vegetal (Alvarez et al. 1982).

Descripción taxonómica

Arbusto suculento con un tallo simple firme y grueso, de 15 cm de alto y 5 cm de grueso, roseta laxa abierta, con 15 o más hojas, las hojas son obovadas-orbiculares de color amarillo-verde olivo, durante la época de sequía la coloración es roja, en general miden 25 cm de largo y 15 cm de ancho, se estrechan en la base dentro de un corto peciolo de 25 mm de ancho; en las hojas se presentan tricomas verdaderos; ápice redondeado; base cóncava margen frecuentemente ondulado, oscuro; inflorescencia generalmente solitaria paniculada mide alrededor de 100 cm con 19 o más ramas florales, pedúnculo rígido erecto, brácteas ovada cuneadas de 10 cm de longitud y 45 mm de ancho, brácteas superiores lineales debajo del cáliz, sépalos dispersados, corola

cilíndrica (Whalter 1979). La floración se presenta durante los meses de octubre-enero. El número de flores producidas puede llegar hasta 100 por inflorescencia (Sánchez 1984).

Una de las características más importantes de esta planta es su capacidad de retención y almacenamiento de agua. Walter (1979) menciona que la naturaleza suculenta de estas plantas no está determinada única y exclusivamente por la presencia de una cutícula rígida o por alguna adaptación morfológica como anteriormente se había creído si no que es el resultado de una serie de adaptaciones morfofisiológicas y metabólicas.

Historia Natural

Echeveria gibbiflora D.C. (Echeveria grandis Ed. Morren) es una planta perenne de forma arrositada perteneciente a la familia de las Crassulacea y al orden Rosales comúnmente se le conoce como "Oreja de Burro". En México su distribución incluye el estado de Morelos (Sierra de Tepoztlán) y el Estado de México. De acuerdo a Walter (1979) la distribución geográfica de E. gibbiflora no incluye el Distrito Federal sino que su distribución llega hasta el estado de Morelos. Para este autor la especie que se distribuye ampliamente en todo el pedregal de San Angel corresponde a Echeveria grandiflora, no obstante en el análisis de estructura y composición vegetal realizado por Alvarez et al. (1982) se menciona que E. gibbiflora se distribuye ampliamente por todo el pedregal de San Angel.

La altura y el tamaño no está correlacionada con la edad de los individuos. Los mediciones registradas en el presente estudio

muestran que el ámbito de altura para los individuos de esta especie varía de 10-130 cm. Existen plantas que miden 15 cm y son reproductivos e individuos cuyas alturas son de más de 100 cm y no presentan estructuras reproductivas. La forma y tamaño de las hojas varía dependiendo de las condiciones ambientales en las que la planta esté creciendo. Durante el período de lluvias la producción y expansión foliar se incrementan considerablemente, posteriormente a este período se inicia la época de floración. Esta especie se caracteriza por presentar un sola inflorescencia que llega a medir hasta 1m de altura y es visitada por un solo polinizador, el colibrí Cyananthus latirostris. Parra-Tabla (1988) menciona que el patrón de actividad de este polinizador está altamente correlacionado con la producción de néctar de la planta.

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que en esta planta las condiciones ambientales juegan un papel determinante en la arquitectura y tasa de producción foliar.

El principal herbívoro de esta planta es la larva del lepidóptero Sandia xipi (Lydinidae). Las larvas de esta mariposa son minadores que toman túneles en la lámina foliar. Una vez que la hembra deposita sus huevecillos en las hojas, flores o tallos Soberón et al. (1988) las larvas emergen a los $7 \pm (.07)$ días (Jimenez & Soberón en prensa). En el momento en que las larvas emergen se entierran en la hoja de E. gibbiflora y durante $25.7 (\pm .29)$ días desarrollan sus cuatro estadios. Cuando las larvas están listas para pupar abandonan las plantas y buscan sitios disponibles para su pupación. La larva se presenta

durante todo el año, incrementando su población dos veces al año durante los meses de noviembre-enero y de abril-junio G.Jimenez (com. pers.). Benrey (1986) menciona que una alta proporción de los huevecillo de las larvas son atacados por el parasitoide Trichograma pretiosum (Hymenoptera).

Durante los meses de julio-septiembre (período de lluvias) la mayoría de las hojas exceptuando las recién emergidas presentan pequeñas horadaciones en toda la hoja ocasionados por el ortoptero Shpenarium histrio. Otro de los herbívoros que interactúa con esta planta durante los meses de febrero-marzo es la larva del díptero Lyriomiza munda. El daño de este minador se presenta como pequeñas horadaciones que atraviesan la lámina foliar dañando una pequeña porción de la hoja. Al finalizar la época de lluvias las hojas recién emergidas y las inflorescencias de esta planta son invadidas por una gran cantidad de áfidos que succionan los nutrientes de las hojas.

Selección de los Sitios de Estudio

Estudios realizados por Soberón et al. (1987) sugieren que E. gibbiflora es la especie más importante en la alimentación de la larva de S. xami. Las hembras de este lepidóptero ovipositan y se desarrollan en plantas que los autores han denominado "plantas con un alto grado de conspicuidad", término que posteriormente será definido y discutido. Cordero (1987) menciona que los individuos macho de S. xami son altamente territoriales existiendo áreas bien definidas denominadas "rutas de oviposición". Considerando lo expuesto por Soberón et al. (1988) y por Cordero (1986) durante el mes de febrero de 1988 período correspondiente a la época de sequía en el campo se seleccionaron aleatoriamente 120 plantas dividiéndolas en dos grupos: i) plantas agrupadas y ii) plantas aisladas. Estas últimas se distribuyen a lo largo de una barda en la reserva del Pedregal y en dos sitios cercanos a esa barda. El grupo de plantas agrupadas se localizó en la porción SE de la misma reserva. La selección de los grupos de plantas se estableció en principio en función del grado de conspicuidad, además se determinó el número de vecinos que cada planta tenía a su alrededor. Esto se evaluó mediante el uso de una circunferencia de 1m de diámetro tomada a las plantas elegidas como el punto central de la circunferencia. Durante el periodo de sequía las plantas aisladas presentaron un promedio de $3 \pm (0.5)$ vecinos circundantes por planta. Las plantas agrupadas tuvieron un valor promedio de $10 \pm (0.5)$ vecinos circundantes por planta. Las diferencias en el número de plantas por individuo entre ambos grupos fueron significativas ($P < 0.05$, prueba de T-

student). Debido a los cambios estructurales y de composición florística la evaluación del número de vecinos circundantes también se realizó durante el período de lluvias. En este caso el número promedio de vecinos circundantes se incrementó a $8 \pm (0.5)$ en el caso de las plantas aisladas y a $15 \pm (0.4)$ individuos por planta. La diferencia en el número de vecinos circundantes para cada grupo mostró diferencias significativas ($P < 0.001$ Prueba T-student) entre los dos períodos estacionales y entre los dos grupos de plantas.

PATRONES DE CRECIMIENTO EN ECHEVERIA GIBBIFLORA

Introducción

El crecimiento y desarrollo de una población de organismos presenta muchas analogías con el crecimiento y desarrollo de una planta individual (Bazzaz & Harper 1977). Las plantas superiores son el resultado de una construcción reiterada de unidades denominada "módulo" (Harper 1982). Un módulo es una estructura que se desarrolla de un cigoto y se ha considerado como una unidad repetida de estructura multicelular usualmente arreglada en un sistema de ramas (Harper 1982). De esta manera, conforme la planta crece nuevos módulos son adicionados a la estructura reemplazando a los módulos viejos. En las plantas un módulo puede ser una hoja con su yema axilar y entrenudo (Harper 1982). Las hojas o módulos así como el resto de las partes vegetales presentan características análogas a las de una planta entera. Las hojas tiene sus ciclos de vida: nacimiento, fase juvenil, senescencia y muerte. Cada fase presenta un ciclo de desarrollo completo similar al que se presenta en las poblaciones de individuos. La asimilación fotosintética de las hojas es análoga a la reproducción, en que las hojas contribuyen a adicionar recursos al resto de la planta produciendo nuevas estructuras foliares (Harnett & Bazzaz 1984). Esta asimilación solamente se puede observar mediante el crecimiento y expansión foliar. Las poblaciones de hojas presentan una estructura de edades y un patron de sobrevivencia bien definido. Como a un nivel individual las hojas de cada organismo presentan un valor análogo al valor

reproductivo (Vx) de los individuos. Este valor se presenta en términos de su relativa contribución a la asimilación total y crecimiento de la planta.

En este estudio se elaboró un análisis a nivel poblacional (sobrevivencia, crecimiento) y un análisis a nivel modular en el que se consideró durante un intervalo de 200 días las tasas de producción y pérdida foliar, así como la tasa de expansión foliar. El objetivo de este análisis consistió en determinar durante dos estaciones climatológicamente contrastantes, la sobrevivencia y desempeño de la población de los individuos de Fcheveria gibbiflora considerando: i) la distribución espacial de los individuos consideradas como grupo de plantas aisladas y grupo de plantas agregadas y ii) el fenostado de los individuos. El segundo objetivo de este análisis demográfico se centró en la determinación de la dinámica modular de los individuos de F. gibbiflora durante un período de 9 meses considerando: i) la distribución espacial de los individuos y ii) el fenostado de los individuos (pre-reproductivos y reproductivos).

Materiales y Métodos

Selección de Sitios e Individuos

En febrero de 1989 se seleccionaron aleatoriamente 120 individuos de Echeveria gibbiflora, 60 correspondieron al grupo de plantas aisladas y 60 al grupo de plantas agrupadas. Debido a la importancia demográfica del fenostado (estado de crecimiento de la planta) y al papel ecológico que este estado representa en la selección de los individuos se consideraron individuos de dos clases de edades: pre-reproductivos y reproductivos. La definición de estas clases de edades se basó en la presencia o ausencia respectivamente, de las inflorescencias; cuando éstas no existían la determinación se basó en las marcas que inequívocamente deja en el tallo de la planta cuando se pierde por algún efecto fisiológico o mecánico.

Registros de Campo

Mensualmente a cada planta se le determinó: i) la sobrevivencia (evaluada mediante el registro de la presencia de todos los individuos de ambos sitios) y su estatus reproductivo, ii) altura total (medida desde el suelo hasta la punta terminal de las hojas), iii) radios de cobertura (máximo y mínimo), iv) número de hojas totales presentes en el momento del registro. Con el objeto de poder seguir la aparición, desarrollo y destino de cada hoja en el primer

registro se numeró cada hoja. Las hojas externas en la filotaxia de la roseta constituyeron las hojas de mayor edad en la planta (hojas maduras) y las hojas más centrales de la roseta se consideraron como las hojas jóvenes o recién emergidas. A partir de marzo 1988 cada 40 días aprox. se hicieron registros periódicos de a) número de hojas en pie, b) producción foliar y c) mortalidad foliar. Con el objeto de determinar el área foliar de las hojas, mensualmente a cada hoja se le midió el largo y el ancho (parte más ancha de la lámina foliar).

Resultados

Sobrevivencia y Estatus Reproductivo

Durante los 9 meses en que se realizó el estudio el porcentaje de sobrevivencia fué del 98.3% en el sitio de plantas aisladas y del 98.3% en el sitio de plantas agregadas. Adicionalmente en ninguno de los dos sitios hubo registros de nuevo ingreso a la población.

La determinación del estatus reproductivo de los individuos se basó en la presencia o en la marca de las inflorescencias. Durante todo el estudio la proporción de individuos adultos fué mayor a la que se registró para los individuos juvenes. En el Cuadro 2.1 se muestran los cambios numéricos en el estatus reproductivo para los dos grupos de plantas durante dos períodos de observación, a) corresponde al período 1-100 días y b) corresponde al período 100-200 días de observación.

Cuadro 2.1. Estatus Reproductivo en los individuos de *Echeveria gibbiflora*.

a) 1-100 días de observación

	Número de plantas Prereproductivas	Número de plantas Reproductivas
Plantas aisladas	22	37
Plantas agregadas	23	38

b) 100-200 días de observación

	Número de plantas Prereproductivas	Número de plantas Reproductivas
Plantas aisladas	17	41
Plantas agregadas	16	44

Como se muestra en el Cuadro 2.1 durante el período de 100-200 días la población de individuos adultos se incrementó. Mediante la elaboración de un análisis de contingencia se encontró que no hubo diferencias significativas ($\chi^2 = 0.0918$, $gl=1$, n.s.) de los individuos aislados en el número total de individuos reproductivos y su cambio a través del tiempo en relación al de las plantas agregadas.

Reproducción

El número de inflorescencias por planta fué de $1.4 \pm (0.545)$ en el grupo de plantas aisladas y de $1.2 \pm (0.721)$ en el de las plantas agrupadas. Se elaboró un análisis de correlación simple entre el número de hojas por planta y el número total de inflorescencias. En las plantas agregadas se obtuvo una correlación negativa ($r=-4701$, $P > 0.001$); en el caso de las plantas aisladas esta correlación fué de $r=.978$, $P > 0.001$.

Alturas

El cambio en altura a través del tiempo en los dos grupos de plantas se muestran en la Fig 2.1. El ámbito de

alturas en los individuos pertenecientes al grupo de plantas agrupadas fué de 13-26 cm. En el grupo de las plantas aisladas este rango fué de 12 a 30 cm

Como se ilustra en la Fig. 2.1 durante el primer registro se presentó una diferencia significativa ($T = 2.64$, $P < 0.007$) en la altura promedio de los individuos del grupo de plantas aislada en relación al registrado en el de las plantas agrupadas. Durante el tiempo en que se realizó el estudio las diferencias en el rango de alturas entre los dos grupos de plantas se mantuvieron constantes registrándose una diferencia significativa ($T = 4.32$, $P < 0.001$) en ambos grupos de plantas. Dentro de cada grupo de plantas la proporción del incremento en alturas varía temporalmente. Al inicio del estudio los individuos del grupo de plantas agrupadas presentaron una altura promedio de 13 cm durante la época de lluvias la altura promedio se incrementó a 36 cm. En el caso del grupo de las plantas aisladas el valor registrado al inicio del estudio fué de 12 cm incrementándose a 30 cm durante la época de lluvias.

Número de Hojas por Planta

En el grupo de las plantas aisladas el número promedio de hojas por planta fué de $7.1 \pm (0.2)$ permaneciendo constante hasta el día 27 de observación posteriormente durante el período correspondiente a las lluvias el número se fué incrementando paulatinamente a través del tiempo hasta presentar un valor de $11 \pm (0.4)$ hojas por planta. Al

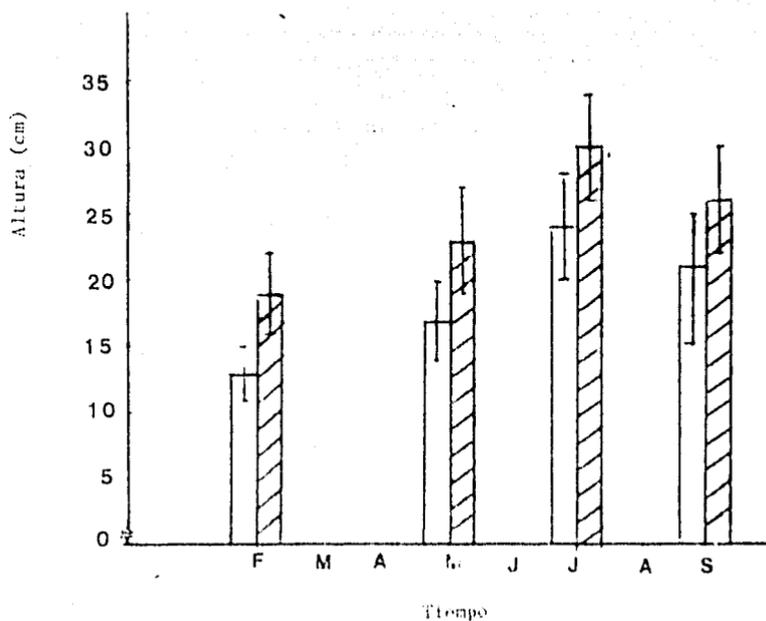


Figura 2.1. Rango de alturas de los individuos de Echeveria gibbiflora ($X \pm EE$) durante un período de 9 meses de observación (febrero-septiembre 1988). Las barras subrayadas corresponden al grupo de plantas agregadas, las blancas al de plantas aisladas.

concluir este período las plantas de los dos grupos empezaron a perder hojas (septiembre) y el número se redujo hasta un promedio de 8 hojas por planta (Fig. 2.2). En el caso de las plantas agrupadas el número inicial de hojas promedio fué de $7.8 \pm (0.2)$ (Fig. 2.3) como en el caso anterior este número permaneció constante hasta el día 27 de observación y se fué incrementando paulatinamente hasta alcanzar en el mes de agosto un valor de $9.8 \pm (0.4)$ hojas por planta. En ambos grupos de plantas el número promedio de hojas por planta se incrementó existiendo una diferencia significativa en el número de hojas iniciales y el número de hojas que las plantas presentaron a través del tiempo en que se realizó el estudio.

Ganacia y Pérdida Foliar

En la figura 2.4 se observa el cambio numérico y la dinámica foliar para ambos grupos de plantas. En las gráficas se muestra que en las plantas de Echeveria gibbiflora existe una sincronía entre la producción y la pérdida foliar. Esta sincronía está determinada por las condiciones climáticas. El promedio mensual de hojas producidas por los individuos del grupo de plantas aisladas fue de $2.58 \pm (0.3)$ el promedio de pérdida mensual fue de $1.56 \pm (0.3)$. En el caso de las plantas agrupadas la producción foliar por individuo fué de $3.04 \pm (0.2)$ y el promedio de pérdida foliar fue de $1.54 \pm (0.3)$. Es

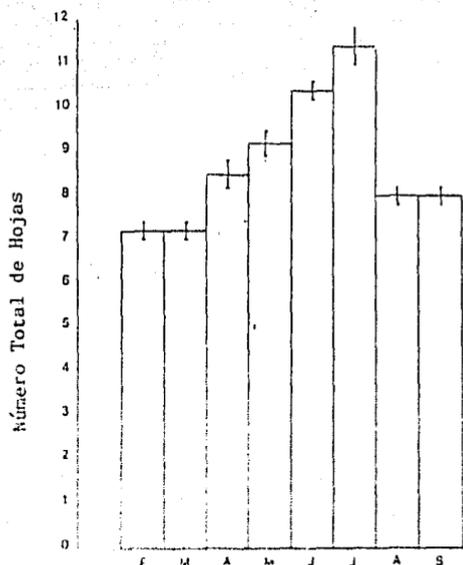


Figura 2.2. Número total de hojas ($X \pm EE$) en el sitio de plantas aisladas de Echeveria gibbiflora durante un período de 8 meses.

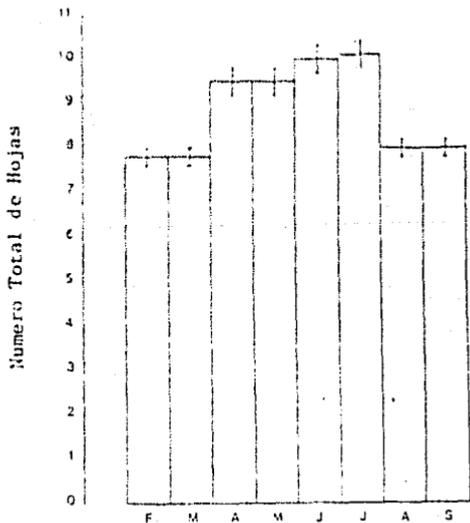


Figura 2.3. Número total de hojas ($X \pm EE$) en el sitio de plantas agregadas de Echeveria gibbiflora durante un período de 8 meses.

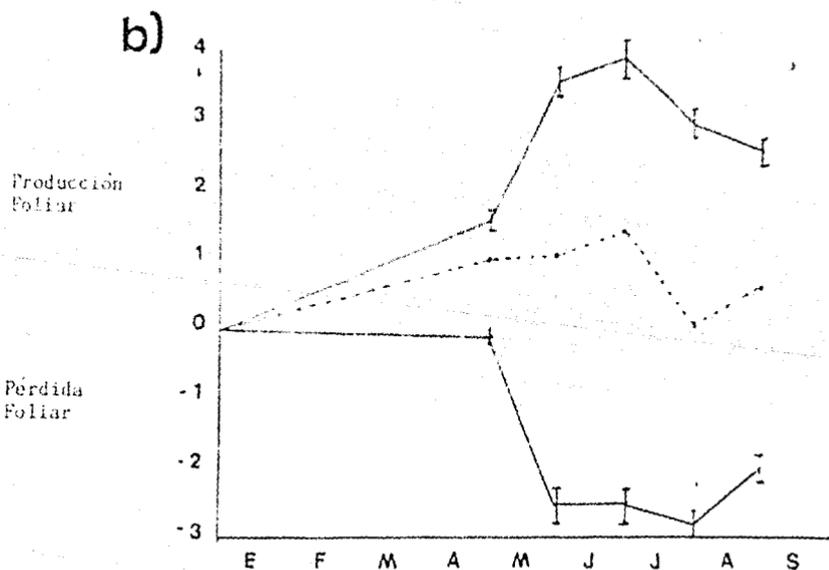
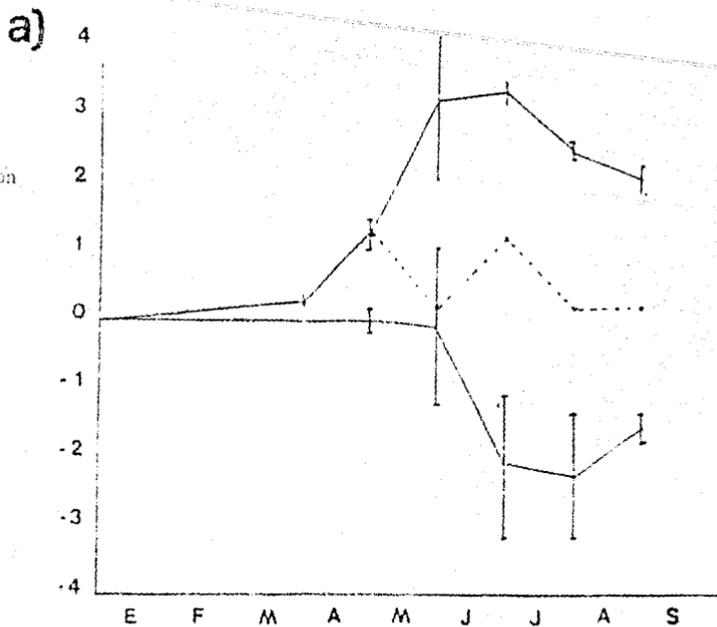


Figura 2.4. Cambio neto foliar en plantas de *Echeveria gibbiflora* (X: EE). Las líneas punteadas representan el cambio neto foliar, las líneas continuas la producción y pérdida foliar. La letra a) corresponde al sitio de plantas agregadas, la letra b) al sitio de plantas aisladas.

importante hacer notar que durante el período junio-julio las plantas de E. gibbiflora presentaron un pico en la producción foliar; en las plantas aisladas el promedio de hojas producidas fué de $4.34 \pm (0.20)$ siendo significativamente mayor ($T= 3.15, P < 0.0001$) a la producción registrada en el sitio de plantas agregadas $3.62 \pm (0.32)$. Durante el resto de los registros no hubo diferencias en la producción y en la pérdida foliar entre los dos grupos de plantas. El promedio de vida foliar varía dependiendo de la estacionalidad. Durante el período de sequía (febrero-abril) los datos de demografía foliar registrados en este estudio muestran que las hojas viven de 120-200 días.

Durante la época de lluvias (mayo-septiembre) este promedio se redujo a 30-35 días. Estos datos indican que durante el período de lluvias la dinámica foliar se intensificó considerablemente.

Una manera sintética de describir el flujo poblacional es mediante la elaboración de una Tabla de flujo numérico (Harper 1982, Zagorin 1982). Los Cuadros 2.2 y 2.3 muestran el flujo poblacional durante dos períodos estacionales. Durante la época de sequía Cuadro 2.1, el tiempo de recambio foliar es muy largo extendiéndose hasta 6 meses. Como se observa durante este tiempo las plantas aisladas presentaron mayor tasa de incremento foliar. Así mismo el porcentaje de sobrevivencia foliar fué mayor. Esto contrasta con los resultados obtenidos durante la época de lluvias; en este

período el tiempo de recambio foliar duro entre 30-35 días, así mismo las hojas de los individuos agrupados presentaron mayor porcentaje de sobrevivencia foliar y de incremento foliar en relación al registrado para las plantas aisladas.

Cuadro 2.1. Flujo Numérico de los 0-100 días de observación para módulos (hojas) de Echeveria gibbiflora en dos condiciones de distribución

	Plantas aisladas	Plantas agrupadas
a) No. inicial de hojas	407	468
b) No. final de hojas	609	553
c) Cambio neto (b-a)	202	+85
d) Tasa de incremento (b/a)	1.49	1.18
e) Hojas nacidas	82	247
f) Hojas perdidas	73	170
g) Hojas que sobreviven (f-b)	325	298
h) % Sobrevivencia (g/a*100)	79.8	63.3
i) Hojas producidas (a+e)	489	715
j) % Mortalidad (f/i*100)	14.9	23.7
k) % Natalidad (e/i*100)	16.7	34.5

Cuadro 2.2 Flujo Numérico de los 100 a 200 días de observación para módulos hojas de Echeveria gibbiflora en dos condiciones de distribución.

	Plantas aisladas	Plantas agrupadas
a) No. inicial de hojas	609	553
b) No. final de hojas	686	667
c) Cambio neto (b-a)	77	114
d) Tasa de incremento (b/a)	1.12	1.20
e) Hojas nacidas	531	450
f) Hojas perdidas	434	409
g) Hojas que sobreviven (T3-T7)	147	182
h) % Supervivencia (g/a*100)	24.1	32.9
i) Hojas producidas (a+e)	1140	1003
j) % Mortalidad (f/i*100)	38.0	40.7
k) % Natalidad (e/i*100)	46.5	44.8

Discusión

Las especies que crecen en ambientes con climas completamente estacionales como es el del pedregal de San Angel se caracterizan por presentar picos en sus patrones de crecimiento. Aparentemente las plantas de Echeveria gibbiflora no presentan ninguna actividad de crecimiento durante la época de sequía sin embargo, durante la época de lluvias las plantas de ambos grupos mostraron incremento en su: i) altura, ii) producción foliar, iii) tasa de recambio foliar y iv) cobertura foliar.

Generalmente la altura de los individuos es un buen indicador del estatus reproductivo. Sin embargo los resultados de este estudio no muestran este patrón. Como se observó el estatus reproductivo de los individuos de Echeveria gibbiflora no está determinada por la altura de los individuos. Además de la genética, el desempeño de esta planta está relacionado al microambiente en el que está creciendo. Es decir, las plantas que crecen en suelos profundos presentan mayor disponibilidad de recursos y esto se manifiesta en su altura y en su habilidad para crecer y desarrollarse. Observaciones preeliminares de este estudio indican que las plantas que se consideraron como agregadas crecieron en un sustrato mucho más profundo que el que se presentó en las plantas aisladas. Generalmente las plantas aisladas se encuentran en los intersticios de diferentes formaciones rocosas. Por esta razón el rango de altura de las plantas agregadas es mucho más alto, y a pesar de esto son menos

dañadas. En el capítulo de herbivoría se discutirá ampliamente este aspecto.

Sobrevivencia

Una vez que las plantas logran establecerse y crecer hay muy pocas probabilidades de que bajo condiciones naturales los individuos desaparezcan de la población. Esto se confirma con los resultados obtenidos en los que se encontró que en ambos grupos de plantas el porcentaje de sobrevivencia fue del 98%. ¿Qué factor está limitando el crecimiento de la población de E. gibbiflora? Existen tres o más explicaciones a este punto: i) la acción de factores abióticos limitantes, ii) la acción de los herbívoros, iii) daño físico o iv) la interacción de estos factores.

Es importante considerar que la época de reclutamiento se presenta durante la estación húmeda (Whalter 1979). Debido a que este estudio se inició en la época de sequía probablemente la población de los individuos infantiles o juveniles no estuvo bien representada. No obstante, durante el período de lluvias no hubo registros de nuevo ingreso a la población. Esto nos lleva a pensar que durante los estadios iniciales de crecimiento y desarrollo las plántulas se enfrentan a una serie de factores bióticos (competencia intra e interespecífica) y abióticos (disponibilidad de agua y sitios para su establecimiento) así como la acción del daño físico que están limitando el crecimiento de la población. Más adelante se discutirá el efecto de la herbivoría en la sobrevivencia de las plantas y hojas de E. gibbiflora. Como se mencionó anteriormente durante la época de

seguía el porcentaje de sobrevivencia foliar fué más alto en las plantas aisladas que en el de las plantas agregadas en donde el efecto de competencia interespecífica se incrementa. No obstante, durante todo su crecimiento las hojas de las plantas aisladas están mas expuestas y susceptibles a ser dañadas por algún efecto físico o por la acción de los herbívoros, por esta razón podría pensarse que durante la época de lluvias el porcentaje de sobrevivencia foliar sea mayor en el grupo de las plantas agregadas y se reduzca en el de las plantas aisladas.

De acuerdo a Farra-Tabla (1988) en el pedregal de San Angel el patrón de floración de *H. gibbiflora* se inicia a finales del mes de octubre alcanzando su máximo entre los meses de noviembre-diciembre. Los resultados de este estudio indican que el período de floración se inicio en el mes de agosto ,llegando a desarrollarse completamente en los meses de septiembre-octubre. El desfase en el tiempo de reproducción reportado por Farra-Tabla (1988) y los resultados obtenidos en este estudio probablemente se deban a el efecto de la distribución espacial o a las características biológicas de las plantas. Es decir, las plantas que se encontraron con mayor disponibilidad de recursos en general, fueron las plantas que crecieron en un sustrato profundo. En el presente estudio las plantas que presentaron estas características fueron las plantas agregadas. La correlación entre el número de hojas por planta y el número de inflorescencias totales sugieren que en estas plantas hay un conflicto entre reproducirse y crecer, es decir hay una disyunt

va entre crecer en número o aumentar en tamaño; este patrón se hizo más evidente en las plantas aisladas.

PATRONES DE HERBIVORIA Y FITOQUIMICA DE ECHEVERIA GIBBIFLORA

Introducción

La herbivoría es el consumo de tejido vegetal por animales. Este consumo puede ser en cualquier estructura vegetal, hojas, semillas, yemas y flores (Crawley 1983). Las interacciones de los organismos en general y la herbivoría en particular es considerada como uno de los principales organizadores de las comunidades y ecosistemas terrestres. Los animales herbívoros incluyen numerosos grupos de organismos desde patógenos hasta vertebrados (Dirzo 1984). Del total de especies de plantas y animales vivientes un 21% corresponden a plantas terrestres y un 26% a insectos herbívoros. El grado de especialización por herbívoros varía entre los órdenes de insectos. La especificidad hacia uno o varios tipos de plantas es característico de muchas especies de insectos. Insectos con preferencias restringidas hacia un tipo de planta se denominan monófagos. Otros insectos cuyos hábitos alimenticios son mucho más amplios son denominados insectos polífagos (Weir & Berenbaum 1983).

Efecto de la Interacción

El efecto de los herbívoros sobre las plantas varía dependiendo de: i) la intensidad del consumo en el tejido vegetal, ii) del efecto aditivo de herbivoría y competencia, iii) del estado fenológico de la planta y iv) del ambiente en el que la planta se desarrolla. Las plantas son

susceptibles al ataque de los insectos durante todos sus estadios de vida. En los sistemas naturales la cantidad de biomasa removida por los herbívoros varía dependiendo de las comunidades. Basado en una revisión general Coley et al. (1985) llegaron a la conclusión que en promedio, más del 10% de la producción vegetal en las comunidades naturales es consumida por los herbívoros y que esta pérdida es más grande que el promedio de asignación a la reproducción de la planta (Mota-Bravo 1990).

La interacción entre herbívoros y plantas y su consecuente efecto está determinado por diversos componentes ecológicos, fisiológicos y genéticos de cada uno de los interactuantes (Crawley 1988). ¿Qué mecanismos han empleado las plantas para escapar espacial y temporalmente al consumo de los herbívoros? ¿Cuáles son los mecanismos de defensa empleados por las plantas? ¿Por qué algunas especies vegetales son consumidas y otras no? ¿Por qué existe variación intraespecífica en el consumo foliar? ¿Qué factores ecológicos fisiológicos determinan el consumo foliar? ¿Cómo y cuáles son las consecuencias ecológicas y evolutivas de esta compleja interacción?. Estos cuestionamientos han sido planteados por numerosos ecólogos tratando de entender que mecanismos presentan las plantas, como han evolucionado y como y cual ha sido la respuesta de los herbívoros ante las características defensivas de las plantas.

Howe & Westley (1988) mencionan que un tiempo geológico prolongado ha determinado la dinámica de la interacción

dando a las plantas suficiente tiempo para adaptarse a las presiones ejercidas por los herbívoros. Por su parte los herbívoros han sido capaces de evolucionar y presentar una serie de adaptaciones que disminuyen o inhiben el efecto nocivo de las plantas. Existen varios mecanismos mediante los cuales las plantas compensan los efectos originados por la defoliación de los herbívoros (Nielsen & Esterson 1977, Kriegel 1980, Smith & Bass 1972).

Teoría de la Defensa

Las propiedades defensivas de las plantas interpretadas como propiedades insecticidas se han conocido durante varias décadas (Denno & McClure 1983), sin embargo la asociación entre la presencia de estos compuestos químicos denominados metabolitos secundarios y su relación con insectos fitófagos y animales vertebrados se inició formalmente con los estudios de Fraenkel (1959). Posteriormente en esta línea de asociación entre plantas y animales, Ehrlich & Raven (1964) utilizaron el término coevolución para describir los patrones de interacción entre dos grandes grupos de organismos plantas y animales con una estrecha y evidente relación. La idea central de la teoría de coevolución se basa en los siguientes aspectos: i) a través de mutaciones y recombinaciones las plantas producen una serie de compuestos químicos protegiéndose contra el ataque de los insectos y ii) los insectos han generado mecanismos de defensa o resistencia a los compuestos secundarios entrando a una

nueva zona adaptativa. La teoría de la coevolución bioquímica marcó el inicio de una serie de investigaciones que permitieron la apertura de nuevas tendencias en el estudio de la interacción entre plantas y animales.

Teoría de la Apariencia

La teoría de la apariencia establece que las plantas que son localizadas rápidamente por los herbívoros presentan diferentes clases de defensas químicas con respecto a aquellas que son muy difíciles de encontrar. Desarrollada independientemente por Fenny (1975) y por Rhoades & Cates (1976) esta teoría propone que el grado de defensa empleado por las plantas está determinado básicamente por el grado de apariencia o predecibilidad. Las plantas rápidamente localizadas por los herbívoros (e.g. plantas perennes) raramente escapan en tiempo y espacio e invierten grandes cantidades de energía en la elaboración de sustancias químicas de carácter cuantitativo o reductores de la digestibilidad (taninos, resinas y sílica) proporcionando así, protección contra el ataque de herbívoros generalistas. Las plantas no aparentes (e.g. anuales) producen toxinas con estructura química variable, estas plantas escapan en tiempo y espacio y sus defensas están dirigidas hacia la protección contra los herbívoros generalistas que se adaptan a determinado tipo de tóxicos. El Cuadro 3.1 muestra la teoría de la apariencia (Fenny, 1976 y Cates & Rhoades 1976)

Cuadro 3.1 Correlación entre las características ecológicas y el tipo de defensa de las plantas de acuerdo a la Teoría de la Apariencia propuesta por Fenny (1976) y por Rhoades & Cates (1976).

Características Vegetales	Plantas No aparentes	Plantas Aparentes
Estado sucesional	Pioneros	Primarios
Historias de vida	Corta vida	Larga vida
Tamaño	Pequeños	Grandes
Abundancia	Baja	Alta
Persistencia	Baja	Alta
Oportunidad de encuentro	Baja	Alta
		Reductores de la digestibilidad
Características defensivas	Toxinas	
Concentración y costo	Bajo	Alto
Tamaño molecular	Pequeño	Pequeño Grande
Polaridad molecular	Lipofílicas	Lipofílicas/ Hidrofílicas

de acuerdo a la relación que existe entre las características ecológicas y el tipo de defensa.

La teoría de la apariencia se basó en la comparación de diferentes clases de plantas y herbívoros. Esta teoría se ha utilizado para explicar patrones generales de los tipos de defensa encontrados en las plantas que presentan diferentes historias de vida. No obstante, debido a su generalidad esta teoría ha tenido serias críticas y objeciones, los argumentos más fuertes que se han utilizado en oposición a esta teoría se basan en lo siguiente: i) la suposición en relación al costo metabólico de las defensas, ii) la definición de apariencia con respecto a diferentes tipo de herbívoros (Howe & Westley, 1988) y iii) la característica de que las preferencias alimenticias de los herbívoros generalistas y especialistas no siempre sigue lo enunciado por la teoría.

Teoría de la Disponibilidad de Recursos

Complementando la teoría de la apariencia Coley et al. (1985) propusieron que la disponibilidad de recursos en el ambiente se presentaba como el principal factor que determinaba la evolución de la cantidad y tipo de defensa en las plantas. Coley et al. (1985) sugirieron que la selección natural ha favorecido a las plantas que presentan bajas tasas de crecimiento y altos niveles de defensa en ambientes donde hay poca disponibilidad de recursos. Por otra parte, las plantas que presentan bajos niveles de

defensa crecen preferencialmente bajo condiciones de alta disponibilidad de recursos, explicando que las defensas pueden ser de dos tipos: i) aquellas que se derivan del Carbón (i.e. taninos y glucósidos fenólicos) y las que se derivan del Nitrógeno como los aminoácidos no proteícos o los alcaloides. Esta teoría propone que existen tres variables que determinan el tipo de defensa y el costo energético: i) la tasa de crecimiento, ii) la disponibilidad de recursos y iii) el balance entre el Carbón/Nitrógeno. Para estos autores en función de su estructura las defensas de las plantas pueden ser inmóviles (i.e. taninos) y móviles (i.e. terpenoides). La teoría de la asignación de recursos predice que las especies que viven en ambientes con alta disponibilidad de recursos, (i.e. especies que crecen rápidamente) probablemente invierten bajas cantidades de energía en la producción de sustancias defensivas y el tipo de defensas corresponderá a defensas móviles. En el extremo opuesto se presentan las especies que viven en ambientes con baja disponibilidad de recursos estas plantas presentarán bajas tasas de crecimiento e invertirán más en la producción de defensas inmóviles como los taninos.

La teoría de la apariencia y la teoría de la disponibilidad de recursos explican los patrones observados en las defensas de las plantas (Mota-Bravo 1990). No obstante estas teorías difieren en la evaluación de los costos energéticos de las defensas inmóviles (cuantitativas) o móviles (cualitativas). La teoría de la disponibilidad de

recursos enfatiza la perspectiva de las plantas, mientras que la teoría de la apariencia enfatiza la perspectiva del herbívoro.

Resistencia de las Plantas Hacia los Herbívoros

La resistencia involucra mecanismos que reducen la herbivoría o los efectos de la herbivoría (Weis & Berenbaum 1989). Para los insectos fitófagos las plantas hospederas son recursos espacial y temporalmente heterogéneos (Coley 1983). La distribución espacial, temporal y las sustancias defensivas de las plantas se presentan como los principales recursos de variación que crean recursos en parches y barreras contra la utilización de los insectos hacia las plantas. Las defensas de las plantas incluyen dos mecanismos: i) protección mecánica y ii) protección química (Harbone 1977, Crawley 1983, Howe & Westley 1989, Weis & Berenbaum 1989). El tipo de protección química puede ser de dos tipos: i) la producción de complejos polímeros que reducen la digestibilidad en el herbívoro y ii) presencia de toxinas en las plantas que matan o repelen a los insectos (Una descripción más detallada sobre el tipo de defensas se presenta en el Apéndice No. 2). La protección mecánica incluye la presencia de estructuras como espinas, tricomas, pelos glandulares y ceras. Existen numerosos trabajos que describen y muestran la importancia y el papel de los metabolitos secundarios como sustancias defensivas de las plantas.

Objetivos

El objetivo central del presente estudio es evaluar si existe alguna relación entre el consumo de los insectos herbívoros y las características ecológicas de las plantas de Echeveria gibbiflora.

Los objetivos específicos del presente estudio son los siguientes:

i) Conocer y determinar los principales herbívoros causantes del consumo foliar en E. gibbiflora.

ii) Describir los niveles puntuales y las tasas de herbivoría en las hojas de esta especie durante dos periodos estacionales.

iii) Determinar si existe variación en los niveles de herbivoría considerando la distribución espacial y temporal de las plantas de E. gibbiflora y el fenestado de la planta (individuos prereproductivos e individuos reproductivos).

iv) Evaluar si existe alguna relación entre el patrón de crecimiento de E. gibbiflora y los niveles de herbivoría de esta planta.

v) Determinar cualitativamente los principales compuestos secundarios de E. gibbiflora.

vi) Evaluar si existe alguna relación entre la composición química (Metabolitos secundarios y contenido de Nitrógeno) de la planta y el consumo de los herbívoros.

Materiales y Métodos

Observaciones de Campo

La evaluación del daño en las hojas de las plantas de Echeveria gibbiflora se registró mensualmente en los sitios descritos anteriormente. Inicialmente en esta evaluación solamente se consideró el daño originado por las larvas de Sandia xami y por la de Lyriomiza munda. Durante los meses de julio-octubre observaciones de campo mostraron la presencia de otros dos herbívoros: áfidos y grillos.

En este estudio la evaluación de área foliar consumida se determinó utilizando dos métodos. Para evaluar el daño ocasionado por el ortóptero se utilizó la metodología propuesta por de la Cruz & Dirzo (1987) que consistió en la evaluación del daño mediante un muestreo puntual. El segundo método consistió en estimar el daño ocasionado por los insectos mediante mediciones sistemáticas (tasas y niveles) evaluando así el daño acumulado en la hoja a través del tiempo.

Evaluación del Daño de Lyriomiza munda

El daño originado por este minador se puede cuantificar fácilmente ya que deja pequeñas horadaciones o cicatrices en la lámina foliar. La evaluación del daño se realizó mensualmente. De febrero a septiembre de 1988 en cada planta se registraron el número total de hojas con daño y el número total de hojas sin daño. A cada hoja se le determinó el nivel de daño cuantificando el número de horadaciones realizadas por esta larva. En función

del número de horadaciones en esta evaluación se consideraron las siguientes categorías de consumo:

No. de Horadaciones por Hoja	Categoría (Área Foliar Consumida)
0	1
1	2
2	3
3	4
4	5
5	6
6	7
7	8
8	9
9	10 -

Durante todo el estudio, la evaluación del área foliar consumida se realizó considerando a las hojas de nuevo ingreso. La determinación de una hoja de nuevo ingreso se basó en un mínimo de largo por ancho (2cm x 3cm). A estos nuevos ingresos se les consideró como cohortes de hojas teniendo un total de 6 cohortes al final del estudio.

En febrero de 1988 (lo que se consideró como un tiempo inicial T_0), en cada planta se marcaron hojas sin daño; 54 días después en mayo del mismo año, se determinó el daño con una plantilla de acetato de área conocida. La plantilla de acetato consta de una cuadrícula de 30x35 cm con una retícula de 1260 puntos (marcados con plumón) cuya separación fue de 0.2 cm (ver Oyama 1984). La plantilla se colocó sobre la lámina foliar de cada hoja dañada contándose el número total de puntos que abarcaban la hoja y el número de puntos que coincidía con el daño foliar. El cociente Número de puntos con daño/Número total de

puntos de la hoja, es un estimador del porcentaje de area foliar dañada. Con este cociente se determinó la tasa de herbivoría por día de la siguiente manera:

$$TH = \frac{\text{Daño T1} - \text{Daño To}}{\text{No. de días entre T1 y To}}$$

Evaluación del Dano de Sandia xami

La evaluación mensual del área foliar consumida por esta especie se realizó de dos formas. Niveles de herbivoría: con todas las hojas marcadas en el campo el área foliar consumida se estimó utilizando categorías de daño. Dependiendo del porcentaje de área foliar consumida a cada categoría se le asignó un valor. Subsecuentemente, mediante el uso de un Índice de Herbivoría (IH) se determinaron los niveles de herbivoría considerando el número total de hojas por planta presentes en cada categoría. Las categorías utilizadas para la evaluación de este daño fueron las siguientes:

% Area Foliar Consumida	Categoría
0	1
1-5	2
6-12	3
12-25	4
25-50	5
50-100	6

La determinación del consumo por categoría por planta se determinó utilizando la siguiente sumatoria:

$$IH = \sum (Hi) (i)/n$$

Hi = Número de Hojas por Categoría

i = Categoría

n = Número Total de Hojas por Planta

El segundo método consistió en la evaluación de tasas de herbivoría. El método fue similar al empleado en el caso de la larva L. munda, se utilizaron plantillas de acetato cuadrículadas. En febrero de 1988 se marcaron todas las hojas que no presentaban daño. Como en el caso anterior 64 días después, utilizando la misma plantilla de 32 x 32cm, el acetato se colocó sobre la lámina foliar obteniéndose el área foliar total y el área foliar consumida por este herbívoro. La tasa de consumo se calculó usando la sumatoria $IH = \sum (Hi) (i)/n$.

Evaluación del Daño de Sphenarium purpurensis

Durante el período correspondiente a las lluvias observaciones no sistemáticas realizadas en el sitio de estudio mostraron que las hojas presentaban diferentes horadaciones a las registradas por las larvas. De acuerdo a G. Jiménez (com. Pers.) este herbívoro es el ortóptero Sphenarium purpurensis considerado como un herbívoro generalista Z. Cano & J. Soberón (com. pers.). Con el objeto de ampliar la información sobre el daño que este herbívoro ocasionaba en las hojas de esta planta en el mes de agosto y septiembre se colectaron y pusieron en charolas de plástico individuales 15 grillos. Durante 10 días a cada grillo se le dió una dieta de hojas de E. gibbiflora seleccionadas

aleatoriamente. Después de 30 días se observó que el daño provocado por este herbívoro era el mismo al observado en condiciones naturales. En el campo el daño ocasionado por este herbívoro se determinó mediante mediciones puntuales. En este caso no se evaluaron tasas de consumo foliar debido a que en esta planta no se registraron remociones foliares completas por lo que la medición puntual en este caso fue un buen indicador de la proporción de área consumida por este herbívoro. En septiembre de 1988 aleatoriamente se colectaron 120 hojas. A cada hoja se le determinó el nivel de área foliar consumida utilizando una plantilla de acetato. En este caso la cuadrícula consistió de 546 puntos (30 x 30 cm). La plantilla se colocó en la parte adaxial de la hoja y se cuantificó el número de puntos sin daño. Este método se utilizó debido a que las características morfológicas de la hoja (largo x ancho x grosor) no permiten el uso del medidor de áreas foliares.

Pruebas de Laboratorio

Con el objeto de evaluar por parte de las larvas si existe alguna preferencia hacia consumir las hojas jóvenes o maduras de su planta hospedera E. gibbiflora (Soberon et al. 1988) se realizaron dos tipos de experimentos: i) experimentos de aceptabilidad y selección de las hojas y, ii) pruebas de crecimiento de las larvas bajo condiciones de dietas forzadas (Westoby 1974).

Experimentos de selección y aceptabilidad. Estos experimentos se realizaron durante el mes de julio de 1988 con

12 larvas de S. xami cultivadas en laboratorio y de 48 hrs de nacidas. El follaje que se utilizó se seleccionó aleatoriamente teniendo una muestra de 60 hojas (30 hojas maduras y 30 hojas jóvenes) colectadas en los sitios de estudio. Posteriormente, se aleatorizaron 16 hojas maduras y 16 hojas juvenes, 12 hojas de cada grupo se utilizaon para hacer las pruebas de selección, las otras 4 hojas se usaron como control para cuantificar el proceso de desecación natural de las hojas. Al inicio del experimento a todas las hojas se les tomó el peso fresco. Individualmente en cajas de petri se colocaron: una hoja madura, una hoja joven y una larva de S. xami. El registro que consistia en evaluar i) la sobrevivencia de la larva, ii) la selección de la larva hacia hojas juvenes o maduras, iii) consumo follaje de la hoja seleccionada determinado por el peso de la hoja y iv) peso de las hojas que sirvieron como control se realizó durante 10 días en un período de 24 hrs. A las 129 hrs (5 días) se hizo un cambio en las hojas dieta. Nuevamente se colectaron aleatoriamente hojas juvenes y maduras de E. gibbiflora. Durante un período de 96 hrs. (4 días) se tomaron los mismos registros, teniendo un total de 9 días de observación. Este experimento concluyó cuando las larvas alcanzaron el estadio de pupa. La cantidad de agua perdida se evaluó con las hojas control puestas en las mismas condiciones ambientales de las hojas dietas.

Pruebas de crecimiento de las larvas bajo dietas forzadas. Este experimento se realizó en septiembre de 1933 con 16 larvas de la mariposa S. xami cultivadas en laboratorio, y de un rango de edad de 24-58 hrs.

Aletoriamente se colectaron 30 hojas jóvenes y maduras. De estas hojas se elaboraron las dietas para la larvas teniendo dos tratamientos, dietas de hojas jóvenes y dietas de hojas maduras. Para evitar el efecto de mayor proporción de material vegetal disponible para algunas de las larvas se aletorizaron 8 hojas jóvenes y 8 hojas maduras de las que se elaboraron "cuadros-dieta". Cada cuadro consistió de una porción de una hoja de E. gibbiflora de 4 x 4cm. Adicionalmente se elaboraron 4 cuadros control para cuantificar el proceso de desecación natural de la hoja y considerarlo en las mediciones de los cuadros-dieta. En caja de petri de plástico individuales se colocó una larva de la mariposa y de acuerdo al tratamiento correspondiente un cuadro de hoja joven o un cuadro de hoja madura, teniendo un total de 16 caja de experimentación, 8 cajas de larvas con hojas jóvenes y 8 cajas con hojas maduras. Al inicio del experimento a cada larva y a cada cuadro se le determinó su peso inicial (0 hrs.) y durante 15 días cada 24 hrs. se tomaron los siguientes registros: i) la sobrevivencia de las larvas, ii) el peso de las larvas, iii) el área foliar consumida por las larvas, evaluada mediante el peso de los cuadros y iv) el tiempo en el que cada larva alcanzó el estadio de pupa.

En los dos tratamientos los cuadros dieta se reemplazaron cada 48 hrs. con material fresco. Este cambio se realizó debido a la rápida desecación de los cuadros y al intenso consumo de las larvas durante su último estadio de desarrollo. El proceso de desecación foliar se determinó con cuadros de las mismas dimensiones, puestos en idénticas condiciones a los tratamientos.

Nuevamente a cada cuadro se le determinó su peso inicial y subsecuente, cada 24 hrs.

Análisis Fitoquímicos

Colecta de material: Durante el mes de abril de 1988 aleatoriamente, se colectaron hojas jóvenes y maduras pertenecientes a individuos pre y reproductivos de Echeveria gibbiflora. El material colectado se utilizó para la elaboración del análisis fitoquímico, contenido de agua y la determinación del contenido de Nitrógeno. Las hojas colectadas se pusieron en bolsas de plástico negro a 10°C posteriormente el material fue transportado a el laboratorio en donde todas las hojas se lavaron con agua destilada evitando una manipulación excesiva. De acuerdo a la metodología descrita por Harbone (1977), este material fue puesto a secar a 65°C. Posteriormente este material fue molido y empacuetado separando el material destinado a la determinación del contenido de Nitrógeno y el destinado a la elaboración del análisis fitoquímico.

En los análisis fitoquímicos se siguió la metodología descrita por Harbone (1983) y por R.Mata (com. pers.) en la que se propone la elaboración de una serie de pruebas (evaluación cualitativa). La metodología que se siguió fué la siguiente. Con el molido de hojas de las hojas jóvenes y maduras de E. gibbiflora se realizaron dos extractos: extracto de metanol y un extracto de hexaño. Con estos extractos se elaboraron dos tipos de cromatoplasmas de sílica gel utilizando diferentes sistemas de polaridad química.

Adicionalmente se elaboraron las siguientes pruebas:

- 1.- Prueba de Alcaloides
- 2.- Prueba de flavonoides
- 3.- Prueba de Taninos
- 4.- Prueba de Triterpenos y Esteroides
- 5.- Prueba de Glucósidos
- 6.- Prueba de Saponinas

Una descripción detallada de la metodología empleada se presenta en el Apéndice No. 1.

En la determinación del Nitrógeno se consideraron hojas jóvenes y hojas maduras. Este análisis se realizó utilizando una metodología estandar en un autoanalizador .

El contenido de agua se determinó de la siguiente manera: a cada hoja se le tomó el peso fresco (gr) posteriormente las hojas fueron saturadas en agua registrándose el peso al final de la saturación. Por último las hojas se pusieron a deshidratar a una temperatura de 60°C. El contenido de agua se determinó utilizando el siguiente cociente:

Contenido de Agua= $\frac{\text{Peso saturado}}{\text{Peso fresco}}$

Resultados

Durante los 230 días de observación se registró la presencia de cuatro herbívoros. La Fig. 3.1 muestra el rango de distribución temporal de cada uno de los herbívoros. El primero fue la larva de la mariposa Sandia xami presentándose durante todos los registros (febrero-septiembre 1989). Esta larva es un herbívoro minador que inmediatamente después de haber emergido se entierra en la lámina foliar y consume el tejido vegetal secando a la noja. Estas larvas son altamente móviles y se ha observado que durante todo su estadio larvario y hasta completar su ciclo una sola larva consume varias hojas de la misma planta (G. Jimenez, com. pers.). El segundo de los herbívoros predominantes durante la época de sequía fue el de la larva del díptero Lyriomiza nunda los meses en que esta larva se presentó con mayor frecuencia fueron de febrero-marzo 1989. El daño ocasionado por este minador se presenta como pequeñas horadaciones secando solamente la porción en la que se encuentra dejando intacta el resto de la hoja.

Durante el periodo de lluvias (junio-agosto) se observó la presencia de un tercer herbívoro, el grillo Sphenarium purpurensis que, de acuerdo a observaciones realizadas por J. Soberón, G. Jimenez (com. pers.) es un herbívoro generalista cuya población se incrementa notablemente durante el periodo de lluvias. El tipo de daño ocasionado por este grillo consta de pequeñas horadaciones que no perforan la lámina foliar, sin embargo son tan abundantes que provocan una desecación prematura

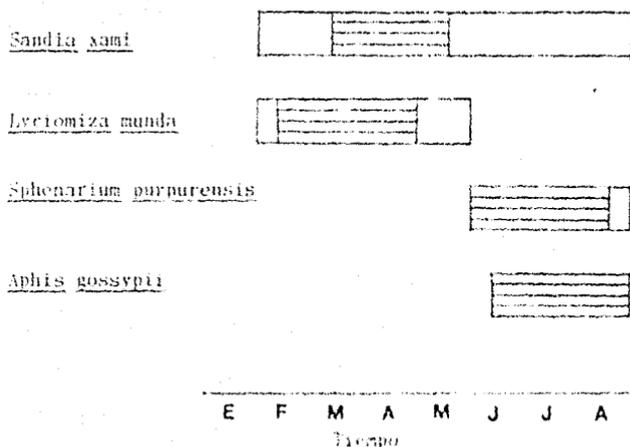


Figura 3.1. Distribución temporal de los herbívoros que consumen las hojas de *Echeveria gibbiflora* durante un período de 9 meses (febrero-septiembre 1988). La parte subrayada indica abundancia del herbívoro.

de las hojas. Al inicio y durante la época de floración de las plantas (septiembre-noviembre) las inflorescencias y las hojas recién nacidas presentaron altas densidades del áfido Aphis gosypii Glover. Este grupo se caracteriza por succionar el tejido vegetal de las hojas de E. gibbiflora (A. Teapa com pers.) Debido a que la evaluación y cuantificación del área foliar consumida se efectuó utilizando dos metodologías, los resultados son descritos en dos secciones.

Daño ocasionado por Sandia xamii

Los resultados obtenidos en la evaluación de las tasas de consumo se muestran en el Cuadro 3.2.

Cuadro 3.2 Tasas de Área Foliar consumida en las hojas de Echeveria gibbiflora en un período de 74 días ($\bar{X} \pm E.E.$)

	Plantas Aisladas	Plantas Agrupadas
Individuos reproductivos	0.00081 \pm 0.003	0.0004 \pm 0.001
Individuos prereproductivos	0.001 \pm 0.003	0
Total	0.001 \pm 0.003	0.0004 \pm 0.001

La cantidad de área foliar consumida fue significativamente mayor en el grupo de plantas aisladas en relación al grupo de plantas agregadas ($Z = 46.811$ $P > 0.0001$ Man Whitney Test).

Daño puntual.- La distribución de frecuencias del número de hojas totales en cada categoría de Área Foliar Consumida (AFC) muestran un sesgo (Fig. 3.2). En el caso de las plantas aisladas del total de hojas analizadas el 94% no presentaron daño, el 6% restante presentaron daño que osciló entre 1-75% de Área Foliar Consumida. En el caso de las plantas agrupadas el 99% de las hojas no presentó daño el 1% restante de las hojas presentó un daño foliar que osciló de 1-40% de daño. En la evaluación de los niveles de herbivoría Fig. (3.3) se encontró que durante los 9 meses de observación en el grupo de plantas aisladas los niveles de herbivoría más altos se registraron en la época de sequía (abril) $IH = 0.390 \pm 0.49$ existiendo una diferencia significativa ($G = 138.1$ $P < 0.001$) del consumo foliar durante los meses en que se efectuó el estudio. En el caso de las plantas agrupadas no se detectaron diferencias significativas en el Área foliar consumida durante el tiempo en que se efectuó el presente estudio ($G = 24.0$ $P > 0.05$) (Fig. 3.3).

Como se observa en el Cuadro 3.3 el grupo de plantas aisladas consistentemente presentó índices de herbivoría significativamente más altos que los registrados en las plantas agrupadas ($G = 123$, $P < 0.001$).

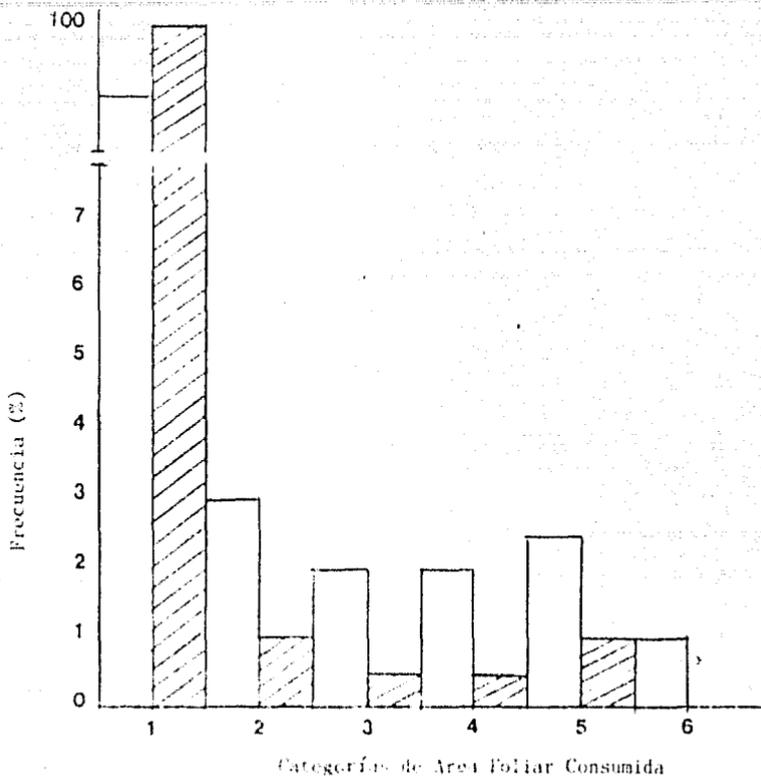


Figura 3.2. Distribución de Frecuencias de los niveles de herbivoría en las hojas de Echeveria vibbiflora ocasionados por la larva de Sandia xani durante un período de 9 meses (febrero-septiembre 1988). Las barras subrayadas corresponden al grupo de plantas agregadas, las barras blancas al grupo de plantas aisladas.

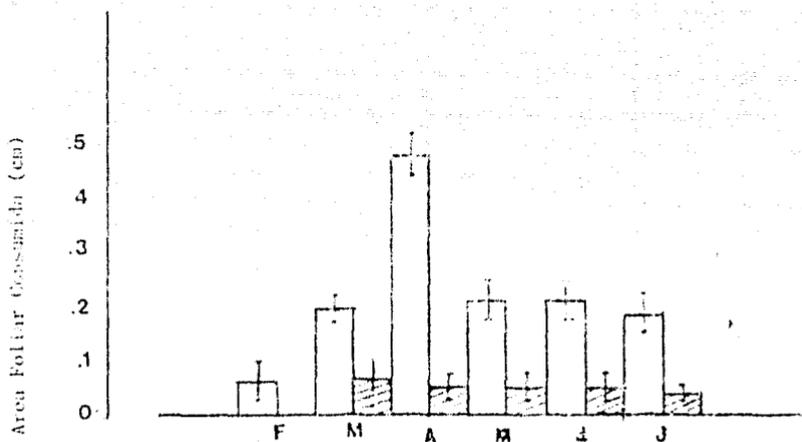


Figura 2.3. Indices de herbivoría de Sandia xami en las hojas de Echeveria gibbiflora ($\bar{X} \pm EE$) durante un período de 7 meses (febrero-julio 1988). Las barras subrayadas corresponden al grupo de plantas agregadas, las barras blancas al grupo de plantas aisladas.

Cuadro 3.3 Indices de Herbivoría en hojas de Echeveria gibbiflora ocasionados por la larva de la mariposa Sandia xami (X: EE).

Tiempo	Plantas aisladas	Plantas agrupadas
27 febrero	0.0490 ± 0.1933	0
25 marzo	0.1626 ± 0.3978	0.0490 ± 0.1933
21 abril	0.3960 ± 0.0498	0.0400 ± 0.1539
18 mayo	0.1780 ± 0.0328	0.0415 ± 0.0150
3 julio	0.1567 ± 0.0283	0.0389 ± 0.1456
7 agosto	0.0000 ± 0.0060	0
6 septiembre	0	0

Selección y Aceptabilidad

Selección de las hojas. Las larvas recién nacidas de la mariposa mostraron cierta preferencia hacia seleccionar y consumir hojas maduras bajo condiciones experimentales. Los resultados de esta prueba se presentan en la Fig. 3.4.

Consumo foliar. Los máximos valores de área foliar consumida se registraron en las hojas maduras provenientes de individuos reproductivos. Al comparar estadísticamente ésta se obtuvo una diferencia significativa $T = P < 0.001$. En el caso de las hojas que provenían de individuos pre-reproductivos durante el mismo periodo de observación no se registraron diferencias significativas ($T = P > 0.001$) en el consumo foliar entre hojas maduras y hojas jóvenes durante el mismo periodo de observación.

Experimentos de Selección y Calidad Nutricional

Como se mencionó anteriormente el objetivo de este experimento era el de valorar si existía alguna diferencia entre el contenido nutritivo de las hojas maduras y las hojas jóvenes de los individuos de E. gibbiflora mediante la evaluación sistemática de sobrevivencia, crecimiento y desarrollo de S. xami. El experimento se realizó con dos grupos de plantas: el grupo de plantas denominadas Grupo A fue colectado de individuos reproductivos; el grupo de plantas B correspondió a plantas colectadas de individuos reproductivos. Al inicio de las observaciones cuando las larvas tenían de 72-96 hrs. de haber eclosionado las larvas que seleccionaron las hojas maduras del grupo A presentaron un 50% de sobrevivencia. Las larvas que seleccionaron hojas jóvenes del mismo grupo de plantas presentaron un 75% de sobrevivencia (Fig. 3.5). En el caso de las larvas que consumieron las hojas maduras del grupo B, el porcentaje de sobrevivencia fue del 88% en contraste con el obtenido en el caso de las larvas que consumieron hojas jóvenes del mismo grupo el cual fue del 100% de sobrevivencia .

Daño causado por Lyrioniza munda

Tasas de daño. Las tasas de consumo se consideraron como el porcentaje de área foliar removida por día en un período de 74 días (febrero-mayo 1988). Los resultados muestran que existe un patrón de variación espacial y temporal en las tasas de consumo entre el grupo de plantas aisladas y el de plantas agrupadas. Consistentemente el grupo de plantas aisladas presentó tasas de

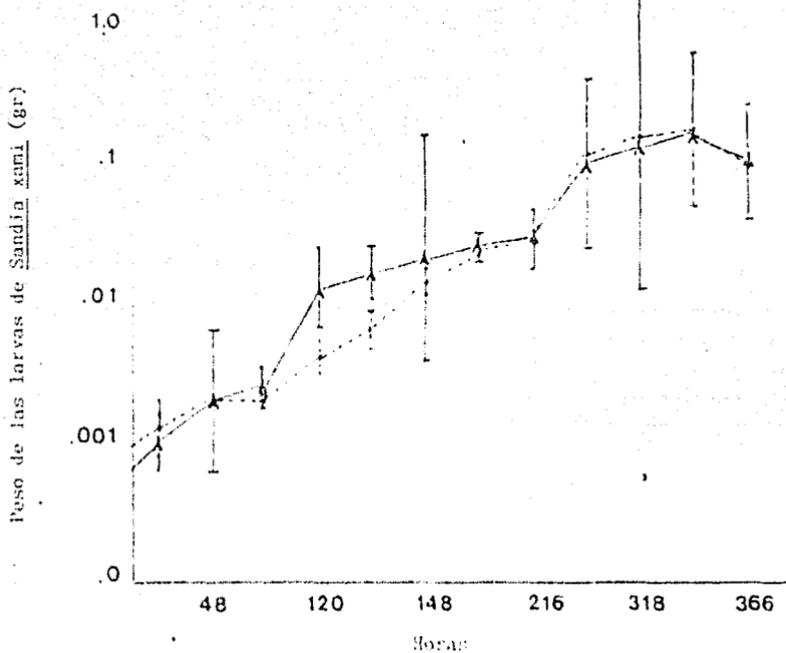
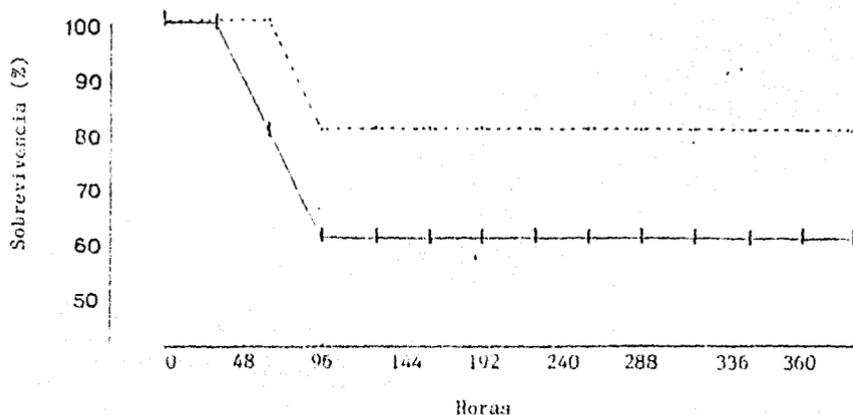


Figura 3.4. Selección y consumo foliar en las hojas de *Echeveria gibbiflora* (A: EE) por la larva *Sandia xini* durante 366 horas de observación. Las líneas continuas representan el consumo en hojas maduras, las discontinuas representan a las hojas jóvenes.

Individuos Reproductivos



Individuos Pre-reproductivos

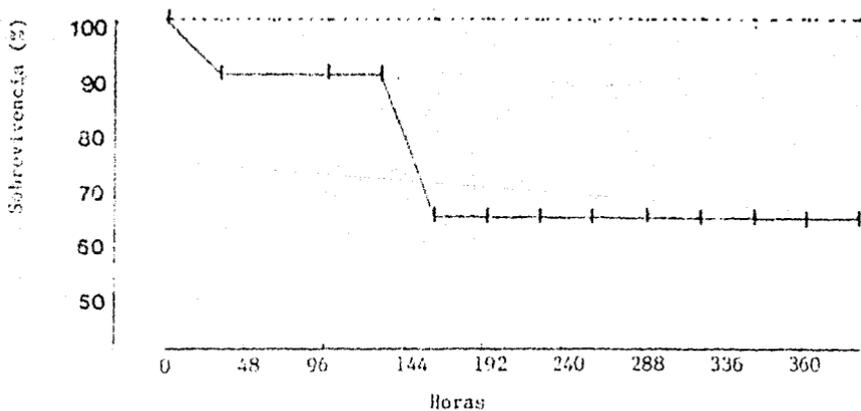


Figura 3.5. Porcentaje de sobrevivencia de las larvas de *Sandia xami* durante 360 horas de observación bajo dietas controladas de hojas jóvenes y maduras de *Echeveria gibbiflora*. La línea continua representa a las hojas jóvenes, la discontinua a las hojas maduras.

herbivoría más altas ($X = 0.0055 \pm 0.064$) en relación a las registradas en el grupo de plantas agrupadas (0.00092 ± 0.045). Las diferencias de área foliar consumida entre estos dos grupos de plantas fueron significativas ($Z = 67.0$ $P > 0.0001$ Man-Whitney Test). Como en el caso de la larva de S. xani la mayor proporción de hojas dañadas por la larva de la mosca se concentró durante el mes de marzo en los individuos reproductivos del grupo de plantas aisladas.

Niveles de daño. En la Fig. 3.3 se presenta la distribución de frecuencias del número total de hojas en cada nivel de daño registrado durante el estudio. En el grupo de plantas aisladas, el 90% de las hojas no presentaron ninguna evidencia de daño. En el caso del grupo de las plantas agrupadas, la proporción de hojas sin daño fue del 95%. En este caso la evaluación de los niveles de herbivoría se consideró como el número total de horadaciones por hoja estableciéndose 9 categorías de daño foliar incluyendo a las hojas que no presentaron daño. Los valores de este índice se presentan en el Cuadro 3.4. Los resultados de estos niveles muestran que entre los individuos del grupo de plantas aisladas y los del grupo de plantas agrupadas de Elmispilora existe una variación significativa ($G = 125.0$ $P < 0.0001$) a través del tiempo en que se realizó el estudio. En el caso de los individuos de plantas aisladas los datos muestran que hay diferencias ($G = 196.3$ $P < 0.001$) en el área foliar consumida a través del tiempo de observación en relación a las plantas agrupadas.

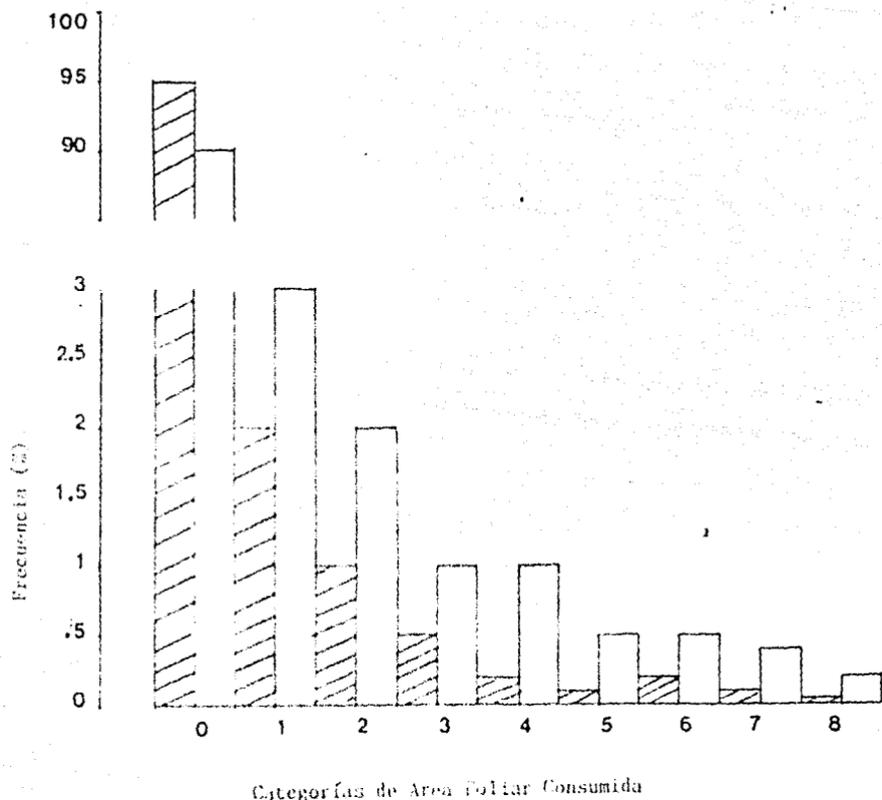


Figura 3.6. Distribución de frecuencias de los niveles de herbivoría en las hojas de Echeveria gibbiflora ocasionados por la larva de Sphenarima purpurens durante un período de 9 meses (febrero-septiembre 1988). Las barras subrayadas corresponden al grupo de plantas agregadas, las barras blancas al grupo de plantas aisladas.

Consistentemente los niveles de herbivoría fueron más altos en las plantas aisladas (Fig. 3.7).

Cuadro 3.4 Indices de Herbivoría en Hojas de Echeveria gibbiflora ocasionados por la larva de la mosca Lyriomiza munda (X[±] EE).

Tiempo	Plantas aisladas	Plantas agrupadas
27 febrero	0.1495 ± 0.0334	0.2290 ± 0.0404
25 marzo	0.2167 ± 0.0392	0.2961 ± 0.0509
21 abril	0.1762 ± 0.0296	0.0543 ± 0.0641
18 mayo	0.0433 ± 0.0115	0.3557 ± 0.0546
2 julio	0.0067 ± 0.0041	0.2181 ± 0.0367
7 agosto	0	0
6 septiembre	0	0

Observaciones preliminares mostraron que las larvas presentaban cierta preferencia por dañar hojas maduras. Con el objeto de determinar si este patrón ocurría de una manera sistemática se realizó el siguiente análisis. Durante la época en que se registraron los máximos niveles de herbivoría para las dos larvas (marzo para la larva de L. munda y abril para la larva de S. xami) se seleccionaron dos grupos de hojas en función de la edad de las hojas estableciéndose dos categorías. La primera categoría incluyó a todas las hojas de más de 60 días de nacidas denominándoseles "hojas maduras". La segunda categoría estuvo representada por las hojas que tenían 30 días de nacidas llamándoseles "hojas jóvenes". Con estas hojas se cuantificó el número total de hojas con daño nuevo y el número total de hojas sin daño (Una representación esquemática de este análisis se presenta en el apéndice No. 3 denominado "Mosaico de Dinámica Hojar". Los resultados muestran que las larvas de ambos

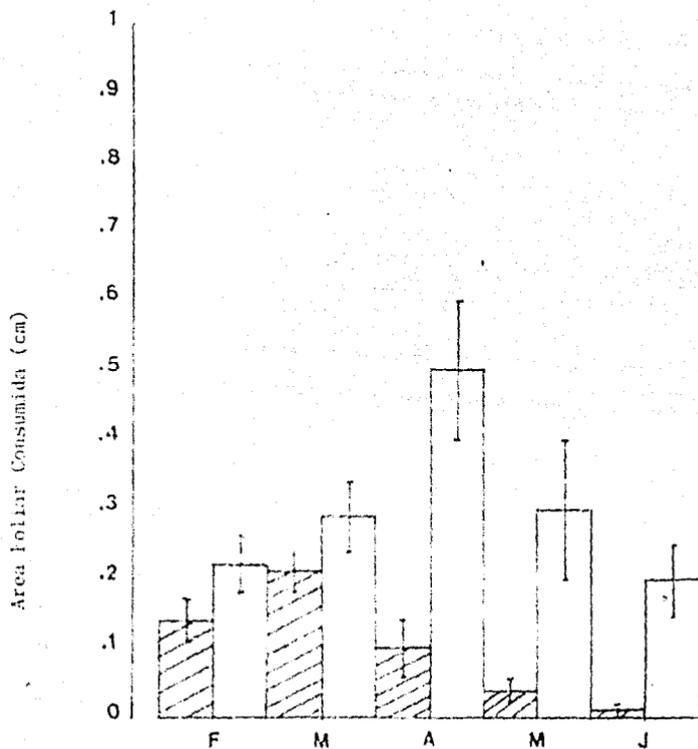


Figura 3.7. Índices de herbivoría de Sphegnum purpurens en las hojas de Echeveria gibbiflora (Nº EE) durante un período de 6 meses (febrero-junio 1988). Las barras subrayadas corresponden al grupo de plantas agregadas, las barras blancas al grupo de plantas aisladas.

herbívoros mostraron cierta preferencia por seleccionar y consumir hojas maduras. De un total de 3500 hojas medidas, la proporción de hojas maduras con daño nuevo (31%) fue más del doble que el valor registrado para las hojas jóvenes con daño nuevo (12%). Mediante la elaboración de un análisis de contingencia se determinó que hay una preferencia ($\chi^2 = 15.9$ P < 0.0001) hacia la selección y consumo de las hojas maduras. En el Cuadro 3.5 se muestra el porcentaje total de plantas considerando a las hojas provenientes de plantas aisladas y de plantas agrupadas. Los resultados de este análisis muestran que las larvas de ambos insectos tienen cierta preferencia por i) seleccionar en plantas aisladas ii) por seleccionar individuos con inflorescencias y iii) por consumir hojas maduras.

Cuadro 3.5 Proporción de plantas de *Echeveria gibbilaria* cuyas hojas presentaron daño nuevo.

Tiempo	Características Foliáreas	Distribución	
		Agrupada	Aislada
25 marzo	Con daño nuevo	21.3%	33.8%
21 abril	Con daño nuevo	16.4%	52.4%
19 mayo	Con daño nuevo	3.30%	4.90%
3 julio	Con daño nuevo	1.63%	3.38%
agosto	Con daño nuevo	0	06
septiembre	Con daño nuevo	1.63%	3.38%

La máxima proporción de hojas con daño nuevo ocasionado por la larva del díptero *L. munda* se presentó durante el mes de marzo 1988. En el caso de la larva del lepidóptero *S. xami* la máxima proporción de hojas dañadas se presentaron durante el mes de abril.

Daño ocasionado por Sphenarium purpurensis

Los valores registrados en la evaluación puntual del daño ocasionado por el saltamontes indican que durante el mes de junio de 1988 el valor promedio de área foliar consumida por hoja fué de 12.8% Fig. 3.8. Del total de hojas analizadas la proporción de hojas sin daño fué del 38%, el resto de la las hojas analizadas presentó valores que oscilaron entre el 6 y 45% de área foliar consumida. El ciclo de vida y los hábitos de alimentación de este saltamones aún no se conocen. Observaciones de campo realizadas por G. Jimenez, y J. Soberón (com. pers.) indican que es un herbívoro de los llamados generalistas que consume gran parte del follaje herbáceo del pedregal de San Angel. Es importante hacer notar que en las plantas registradas mensualmente, la mayoría de las hojas que presentaron este daño fueron hojas maduras. Este mismo patron se observó en las hojas colectadas para este análisis.

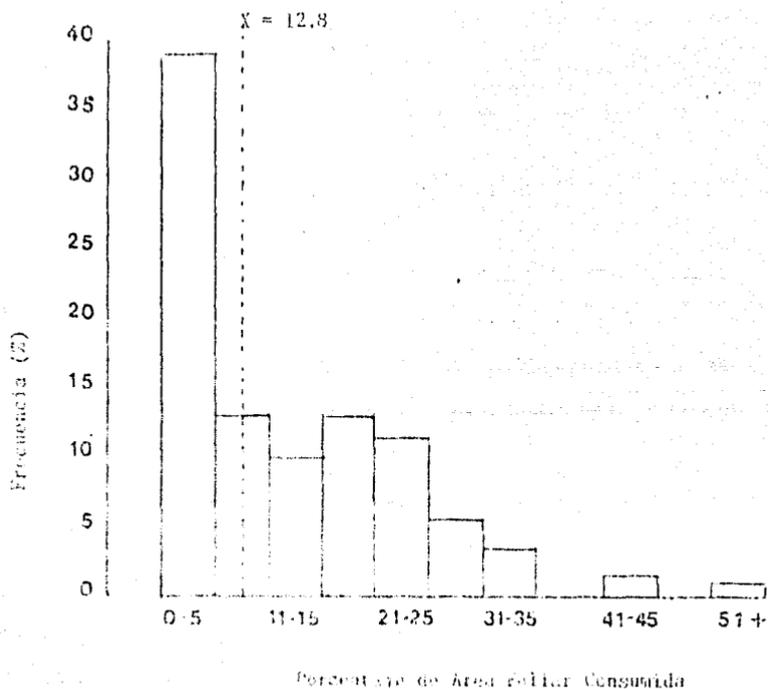


Figura 3.8. Distribución de frecuencias de daño ocasionado por el herbívoro Sphenarium purpuraceum en un total de 120 hojas de Ictezeria gibbiflora durante un período de 3 meses (junio-agosto 1988)

Análisis Químicos

Marcha General: Mediante una cromatografía realizada en una placa de sílica gel en diferentes sistemas de polaridad se pudo detectar la presencia de compuestos fenólicos, flavonoides y pigmentos.

Prueba de Alcaloides: (ver Apéndice 1) Con el reactivo de Meyer la prueba de alcaloides resultó ser negativa ya que no hubo reacción con el extracto de la planta. Las plantas de Echeveria gibbiflora no presentan alcaloides.

Prueba de Flavonoides: (Ver Apéndice 1) Al correr las placas de sílica gel en un sistema de alta polaridad se observó en UV (254 onda larga) la presencia de manchas amarillas que de acuerdo a Harbone (1963) se trata de flavonoides. Una vez que estas placas fueron reveladas la presencia de estas manchas fué persistente. Con el objeto de determinar con mayor precisión la presencia de estos compuestos fenólicos y el tipo de flavonoides que se encontraban en las plantas se elaboró una prueba que consistió en colocar la placa de sílica gel en un sistema de dos dimensiones (ver Apéndice 1). Los resultados de esta prueba indican que esta planta presenta altas concentraciones de flavonas.

Prueba de Taninos: Taninos Condensados. Para las plantas de E. gibbiflora las pruebas colorimétricas de detección de taninos condensados fueron positivas,

presentándose una coloración diferente dependiendo de la edad fisiológica de los individuos colectados. En el caso de las hojas que provenían de individuos prereproductivos la coloración obtenida a los 30 min fué muy intensa comparada con la que se obtuvo en los individuos reproductivos a los 120 min. Al hacer una separación entre hojas jóvenes y hojas maduras de individuos prereproductivos y reproductivos se observó que en ambos casos la solución que contenía el tejido fresco de las hojas maduras se coloreaba intensamente. Posteriormente con las soluciones obtenidas se realizaron extracciones con butanol. Una vez obtenido el extracto se realizaron cromatografías en placas de sílica gel y en papel de cromatografía en un sistema de 2D Butanol-Ac Acético-Agua (14:1:5) seguida de ácido acético al 6%. Se observó que en las placas de sílica gel en UV (354 onda larga) se presentaron manchas fluorescentes.

Taninos hidrolizables. La verificación de estos compuestos se obtuvo mediante la elaboración de cro-cromatografías (Harbone 1982). La extracción se realizó con acetato de etilo. Los taninos hidrolizables se detectaron en placas de sílica gel en un sistema Benceno-Metanol-Acido Acético (14:1:5), las placas fueron reveladas con 0.5 gr de fosfomolibdeno en 10 ml de etanol. Los resultados de estas pruebas muestran que tanto en las hojas jóvenes como maduras de los individuos prereproductivos y reproductivos existen taninos hidrolizables, ya que las manchas obtenidas del extracto de la planta muestran la misma forma, coloración y

son detectadas a una intensidad de UV (onda larga) idéntica a la que presenta el ácido gálico.

Prueba de Saponinas: Los resultados de la prueba de saponinas resultaron ser negativos.

Prueba de Glucósidos, Esteroides y Terpenos: Los resultados muestran que las hojas jóvenes y maduras de esta planta presentan esteroides y terpenos.

Contenido de Nitrógeno : Un resultado importante de este estudio es que tanto en individuos prereproductivos como en individuos reproductivos las hojas fisiológicamente jóvenes tuvieron mayor contenido de nitrógeno al registrado en las hojas maduras (Cuadro 3.6). La diferencia en el contenido de nitrógeno entre las dos clases de edades se determinó mediante un análisis no paramétrico U-Mann Kewls en el que se encontraron diferencias significativas ($Z=2.51$ $P < 0.005$). Crawley (1983) y Raupp & Denno (1983) mencionan que el contenido de Nitrógeno varía entre individuos de la misma especie y entre la edad de las hojas, explicando que en general las hojas jóvenes tienden a presentar una concentración mas alta de nitrógeno.

Cuadro 3.7 Contenido de Nitrógeno Soluble en las hojas de Echeveria gibbiflora (%) peso seco (gr)

Edad de las Hojas	Individuos	
	Prereproductivos	Reproductivos
Hojas jóvenes	0.739%	0.840%
Hojas maduras	0.390%	0.440%

Cuadro 3.6 Resultados de los Análisis Fitoquímico de las hojas de Echeveria gibbiflora

Medida	Edad de la Hoja	Período Estacional	
		Sequía	Lluvia
Compuestos Fenólicos			
Taninos			
Condensados	Joven	P	P
	Madura	P	P
Hidrolizables	Joven	P	P
	Madura	P	P
Flavonoides	Joven	P	P
	Madura	P	P
Anthocianidinas	Joven	P	P
	Madura	P	P
Compuestos Nitrogenados			
Alcaloides	Joven	A	A
	Madura	A	A
Glucósidos	Joven	P	N.P.
	Madura	P	N.P.
Terpenos	Joven	P	P
	Madura	P	P
Esteroides	Joven	P	P
	Madura	P	P
Saponinas	Joven	A	A
	Madura	A	A

A= Indica Ausencia

P= Indica Presencia

N.P.= No se realizó la prueba

Contenido de Agua

Los resultados de este estudio muestran que el contenido de agua en esta planta fue del 95% durante la época de sequía y de 99% en la época de lluvias.

oviposición y consumo de la larva de Sandia xami y ii) por la composición química y nutricional de las plantas asociando estas características al grado de apariencia (Fenley 1970, 1976). Soberón et al. (1988) encontraron que para el caso particular de E. gibbiflora las plantas que presentaban mayor altura, mayor grado de conspicuidad y mayor grado de aislamiento correspondían a las plantas que tenían mayor número de huevecillos de la larva de S. xami. Este autor definió el grado de conspicuidad en función de la cobertura total de árboles, arbustos, pastos y de individuos conoespecíficos de E. gibbiflora; mencionando que los patrones de oviposición de las larvas están altamente asociados a la altura, conspicuidad y aislamiento de las plantas hospederas y la relativa importancia de cada uno de los factores varía de acuerdo a la escala estacional. En el mismo sistema descrito por Soberón et al. (1988) los resultados del presente estudio indican que las plantas aisladas presentan un rango de altura (16-32 cm) inferior al que presentan las plantas agregadas (23-36 cm). Este punto es importante de mencionar ya que los patrones de herbivoría no están en función de la altura de la planta, es decir la herbivoría es un factor independiente de la altura de la planta. Esto se debe a que tanto la altura como el grado de conspicuidad cambian considerablemente de la estación de lluvias a la estación de sequía. Los resultados de este estudio indican que aparentemente, el aislamiento de las plantas es el principal factor que determina los

Discusión

La colonización de un hábitat es un mecanismo mediante el cual las plantas escapan espacialmente al ataque de los herbívoros (Weis & Barenbaum 1989). Como una consecuencia inmediata de la dispersión las plantas presentan diferentes patrones de distribución (i.e. agregado al azar). Janzen (1970) propone que las plantas o semillas que se encuentran lejos del árbol parental presentan mayor probabilidad de sobrevivir en contraste a las que se encuentran bajo el árbol parental. Esta teoría sugiere que la dispersión en las especies favorece el desarrollo de las especies disminuyendo así la probabilidad de ser encontradas por los herbívoros o depredadores de semillas; es decir, las plantas aisladas pueden escapar de sus herbívoros especialistas y crecer y sobrevivir mejor que aquellas que crecen de manera agregada (Ridley 1930, Janzen 1970, Connell 1971). No obstante, en este estudio se observó que las plantas que se dispersan creciendo de una manera aislada presentaron mayores niveles de herbivoría y menores tasas de producción foliar. Por qué razón las plantas aisladas son penalizadas y presentan mayores tasas y niveles de herbivoría? ¿Qué características presentan las plantas aisladas en relación a las plantas que crecen de una manera agregada?

Estos cuestionamientos pueden ser explicados de la siguiente manera; i) el grado de conspicuidad de la planta (Soberón et al. 1988) y su efecto en los patrones de

98% en las plantas que crecían de una manera aislada, explicando que la selección de los sitios de oviposición es el resultado de una combinación de factores visuales y fenológicos. Soberón et al. (1988) mencionan que en el caso de E. gibbiflora las plantas aisladas son seleccionadas porque: i) son mejores elementos desde el punto de vista de adecuación del herbívoro y ii) porque las plantas aisladas son plantas aparentes (sensu Fenny 1970, 1976). El grado de apariencia de las plantas representa el grado con el cual una especie vegetal evita ser descubierta, consumida u ovipositada por los herbívoros. Esta característica se ha considerado como el principal factor que determina la evolución de las defensas de las plantas. De acuerdo a la teoría de apariencia química descrita por Fenny (1970, 1976) las plantas aparentes son plantas perennes que se caracterizan por presentar sustancias químicas que actúan como reductores de la digestibilidad. Es decir, la apariencia de la planta es un factor de gran importancia que controla los mecanismos de especialización cuando los mecanismos de selección, búsqueda y defensa son químicos.

En el presente estudio debido a que la evaluación de los compuestos químicos se efectuó de una manera cualitativa es muy difícil determinar si la composición química de la planta está determinando la selección y búsqueda de los herbívoros minadores hacia las hojas de E. gibbiflora; o si la presencia de estos compuestos es el resultado de una presión selectiva ejercida anteriormente por el o los

patrones de herbivoría de la larva de S. xami y de Lyriomiza munda. Esta preferencia hacia seleccionar y consumir plantas aisladas podría deberse a a lo que se ha denominado efecto de borde (Jones 1977, Courtney & Courtney 1982). Thomas (1989) menciona que muchos insectos prefieren colonizar plantas aisladas debido a que la depredación disminuye considerablemente en plantas que crecen aisladamente o que están rodeadas por diferentes especies de plantas. Para este autor las plantas aisladas presentan mayor proporción de área foliar consumida debido a que estas plantas son preferencialmente colonizadas y atacadas por los herbívoros.

En el caso de las larvas registradas en este estudio los patrones de herbivoría se presentan en función de los patrones de oviposición de las individuos adultos de S. xami (Seberón et al. 1988). Se ha visto que muchas especies de mariposas tienden a ovipositar en plantas que crecen de manera aislada, o en las plantas que crecen en los bordes de la vegetación. MacGala & Singer (1982) mencionan que la preferencia por seleccionar plantas aisladas puede deberse a dos características: i) la calidad de las plantas (composición nutricional, composición química, tamaño etc.) es diferente entre plantas agregadas y plantas aisladas y ii) los insectos prefieren buscar en áreas densamente sombreadas donde muchas plantas incluyendo a sus hospederos son escasas. Singer (1982) mostró que en la mariposa Euphydryas editha (Nymphalidae) la distribución de huevos depositados sobre la planta hospedera se concentraba en un

por McKey (1979), las hojas maduras se caracterizaran por presentar bajos niveles de herbivoría y una alta concentración de defensas cuantitativas como serían los taninos. Los resultados de este estudio muestran que las larvas de S. xami y de L. munda presentaron cierta preferencia por consumir las hojas maduras.

Mattson, & Addy (1975) mencionan que cuando los huevecillos son intensamente atacados por parásitos las hembras prefieren ovipositar en sitios donde no hay depredadores y donde no hay parásitos. Debido a que los huevecillos de la larva de S. xami son intensamente atacados y esto reduce considerablemente su población (Benrey 1986), probablemente el patrón que siguen las larvas de los insectos que consumen las hojas de esta planta es el de ovipositar en las hojas maduras evitando así el efecto de los depredadores.

Es importante señalar que en esta planta la edad fisiológica de las plantas varía dependiendo de la estacionalidad climática. Al inicio del estudio las hojas basales se consideraron como hojas maduras, estas hojas correspondían a la cohorte de hojas formada durante la época de lluvias del año anterior (1987). Consistentemente, durante todo el estudio las hojas basales siempre se consideraron como hojas maduras, es decir lo que al inicio del estudio se consideró como hojas maduras eran hojas que tenían hasta 6 meses de edad contrastando con las hojas maduras de la época de lluvias, que como se mostró en el presente estudio son

herbívoros que consumen esta planta. No obstante, se detectó la presencia de taninos condensados e hidrolizables que de acuerdo a la teoría de la apariencia química estos compuestos secundarios son característicos de especies o plantas aparentes y han evolucionado para defender a las plantas contra los herbívoros en general. Como se mencionó anteriormente el papel de los metabolitos secundarios como defensa en las plantas es un análisis que requiere de un amplio conocimiento sobre: i) las características químicas y fisiológicas de la planta, ii) la dinámica poblacional de la planta, iii) la dinámica poblacional del herbívoro y iv) la interacción entre los puntos anteriores.

Selección y Aceptabilidad

El principio de apariencia propuesto por Fenny (1976) y Rhoades & Cates (1976) puede aplicarse a diferentes partes de las plantas especialmente a las hojas. Estos autores consideraron a las hojas jóvenes como no aparentes y a las hojas maduras como aparentes, sugiriendo que el patrón de selección y la preferencia hacia las hojas jóvenes o maduras está determinado por: i) el contenido nutricional de las hojas y ii) el tipo de compuestos secundarios. McKey (1979) mencionan que en las plantas la asignación de recursos es muy eficiente ya que el tipo de defensas cuantitativas se encuentra en los tejidos permanentes o en las hojas maduras y el tipo de defensas cualitativas predomina en los tejidos jóvenes, hojas jóvenes o flores. De acuerdo con lo expuesto

hojas que tenían como máximo hasta dos meses de edad. Como un corolario a los puntos discutidos anteriormente aparentemente en estas plantas, hay una disyuntiva entre crecer en número o aumentar en tamaño. Para los individuos de E. gibbiflora es mejor crecer en sitios donde hay una gran densidad de plantas como la que se presentaron en el sitio de plantas agregadas, ya que las plantas aisladas sistemáticamente fueron las plantas que presentaron mayores tasas y niveles de consumo foliar. Aparentemente, la herbivoría no tuvo ningún efecto en la sobrevivencia de los individuos, esto se puede explicar debido a los patrones estacionales de ambas interactuantes. Por una parte, los máximos niveles de herbivoría se presentaron durante la época de sequía, sin embargo, esta reducción foliar fue compensada durante la época de lluvias en la que la tasa de recambio foliar se incrementó considerablemente.

APENDICE 1

Análisis Fitoquímicos

Extracciones y Cromatoplasas

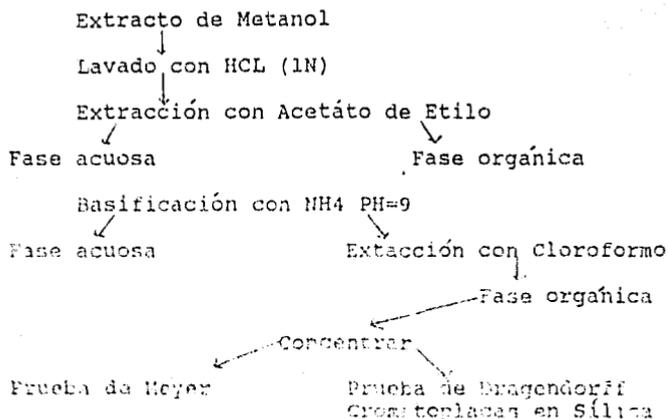
Con el material vegetal se prepararon dos extractos de metanol al 80% y dos extractos de hexáno al 80%. Para la elaboración de una análisis cualitativo de las hojas de Echeveria gibbiflora se elaboraron cromatoplasas (Harbone 1985) utilizando placas de sílica gel y papel de celulosa. Las placas fueron colocadas en diferentes sistemas de polaridad denominados "cámaras de saturación". Mediante el uso de este tipo de cromatografía se puede determinar de manera general (vía UV o revelado en calor) la presencia de ciertos metabolitos secundarios existentes en las plantas. En este caso los extractos de hexáno y metanol se aplicaron en placas de sílica gel, posteriormente se colocaron en las cámaras de saturación. Los sistemas de polaridad utilizados fueron :

- a) Hexáno 100%
- b) Cloroformo-Metanol en diferentes concentraciones (9:1);
(9.5:5); (8:2) y (7:3)
- c) Cloroformo-Acetato de etilo (7:3)

Posteriormente cada placa fue observada a 364 UV y revelada con Hidróxido de Aluminio.

Prueba de Alcaloides

(Técnica de Laboratorio R. Mata Com. pers.)



Para determinar la presencia de alcaloides se realizó una extracción de tejido seco en metanol. Debido a la viscosidad del extracto fue necesario disolverlo con acetato de etilo y metanol. La mezcla que se obtuvo se lavó con HCL (1N). Posteriormente se efectuaron 7 extracciones obteniendo una fase orgánica y una fase acuosa. La fase acuosa se basificó con $\text{NH}_4 \text{OH}$ hasta obtener un $\text{PH}=11$. Con el objeto de eliminar el agua a la fase orgánica se le adicionó Sulfato de Sodio Anhidro y se puso a concentrar. Con este concentrado se efectuaron las pruebas de Meyer y de Dragendorff (Harbone 1934, 1965).

Prueba de Meyer. En tubos de ensaye se coloca:

- Extracto de la planta + Metanol - HCL 1N + Meyer+ Substancia Patrón
- Extracto de la planta + Metanol +HCL 1N + Meyer
- Extracto de la planta + HCL 1N + Meyer

Prueba de Dragendorff. En tubos de ensaye se colocó:

- a) Extracto de la planta + Metanol + HCL 1N + Dragendorff + Substancia patrón
- b) Extracto de la planta + Metanol + HCL 1N + Dragendorff
- c) Extracto de la planta + HCL 1N + Dragendorff

Posteriormente se hicieron cromatoplasas usando en una aplicación al Dragendorff como sustancia patrón. El sistema utilizado para estas placas fue Cloroformo:Metanol (9:1).

Prueba de Flavonoides

Por la presencia de manchas amarillas en las placas de sílica gel, se determinó la existencia de cierto tipo de flavonoides en las hojas de *S. gibbiflora*. Para poder determinar con mayor precisión este tipo de compuestos se realizaron las siguientes pruebas: i) se elaboraron placas en papel, de celulosa en un sistema de dos dimensiones conocido como BAW (n-Butanol:Acido Acético:Agua 4:1:5) seguido de un Sistema de 5% de Acido Acético, ii) consistió en la elaboración de cromatografías en placas de sílica gel utilizando un sistema de menor polaridad que el anterior Metanol:Acido Acético (9:1) y en otro sistema de Acetato de Etilo:Acido Fórmico:Acido Clorhídrico 2N (85:6:9) (Harbone 1983).

Prueba de Taninos

Los taninos condensados pueden ser detectados directamente por inmersión en un calentamiento 2M HCL durante media hora. Cuando hay taninos la solución adquiere una coloración rojiza muy intensa. De acuerdo a Harbone (1983) la producción de un rojo

extractable en un alcohol Amyl o Butil indica la presencia de taninos.

Para este estudio se utilizó tejido fresco 45.5 gr de de hojas maduras y 21.4 gr de hojas jóvenes (colectado el 24 de mayo). El tejido fué puesto a calentar en 250 ml de 2M HCl. Posteriormente, de cada muestra se extrajeron 2 ml. de Butanol y se concentraron. En ambos extractos la coloración fué roja. Una vez obtenido el extracto se realizó una cromatografía con papel de celulosa y otra con sílica gel en un sistema de 2D Butanol:Acido Acético:Agua (14:1:5) seguido de Acido Acético al 6%.

Taninos Hidrolizables

Para la detección de este tipo de compuestos se realizó la misma metodología de colecta de material que en el caso de los taninos condensados. En este caso la extracción se realizó con Acetato de Etilo. La presencia de estos compuestos se determinó en una cromatografía de papel de celulosa en un sistema denominado forestal (Acido Acético:Agua: Acido Clorhídrico) (3:1:3). Posteriormente, utilizando este extracto se realizaron cromatografías en sílica gel utilizando el siguiente sistema Benzeno:Hexano:Acido Acético Glacial (14:1:5). Las placas fueron reveladas con un spray de Fosfomolibdeno (.5 gr) en 10 ml. de Etanol.

Prueba de Glucósidos

La presencia de estos compuestos se determinó mediante la técnica del Reactivo de Molish (Vogel 1978) con un extracto de metanol.

Reactivo de Molish: Se disolvieron 5 mg del extracto vegetal en 5 ml. de agua destilada y 2 gotas de 2-naftanol al 10% en Etanol o Cloroformo. Posteriormente se adicionó 1 ml. de Acido Sulfúrico concentrado. La reacción se consideró positiva ya que se formó un anillo de color violeta en el tubo de prueba.

Prueba de Saponinas

En este caso se empleó la técnica descrita por Farnsworth (1966) y por Domínguez (1979). El extracto de metanol se disolvió en 5 ml de Agua destilada calentándose a vapor durante 5 minutos agitando constantemente a la muestra.

Prueba de Esteroides y Terpenos

La presencia de estos compuestos se determinó usando el Reactivo de Lieberman & Buchard siguiendo la técnica colorimétrica descrita por Domínguez (1979) y por Harbone (1985). Los extractos vegetales se disolvieron en 5 ml. de Cloroformo y se les agregó de 3-5 gotas del Reactivo de Molish. Se considera que la prueba es positiva cuando se presenta una coloración azul o verdosa durante los primeros minutos (compuestos esteroídales) o una coloración púrpura (compuestos de triterpenos).

APENDICE 2

Clases de Defensa en las Plantas

Las defensas de las plantas incluyen cuatro formas principales: i) defensas físicas ii) defensas químicas iii) empleando el servicio de animales y iv) defensas facultativas (Howe & Westley 1988, Fenny 1976, Rhoades & Cates 1976, Crawley 1982)

Defensas Físicas o Estructurales

Este tipo de defensas son aquellas en las que la epidermis se encuentra protegida con lignina, superficies cerosas o repelentes, tricomas, pelos glandulares o espinas mediante las cuales el tejido vegetal no puede ser dañado o succionado.

Defensas Químicas

Reductores de la digestibilidad. Las defensas más importantes para la planta se presentan como complejos polímeros de cristal, originan que las paredes celulares no sean digestivas para los animales. Debido a que estos polímeros y cristales de sílica generalmente inhiben la digestión y se les ha denominado reductores de la digestibilidad, sus efectos dependen de la dosis en la que se encuentren en el tejido vegetal. Este tipo de defensas corresponde a lo que Fenny (1976) denominó defensas cuantitativas y Rhoades y Cates (1976) reductores de la digestibilidad. Dentro de este tipo de defensas se encuentran la hemicelulosa, pectinas, ligninas, cutinas taninos y complejos de sílice.

Celulosas y hemicelulosas. Son polisacáridos complejos presentándose en un 80-90% del peso seco de muchas partes de las plantas. Los herbívoros requieren de numerosas modificaciones para poder degradar completamente estas sustancias.

Ligninas. Son complejos polímeros fenólicos que endurecen los tejidos de las plantas ligando a los moléculas de celulosa y hemicelulosa. Las ligninas interfieren en los procesos digestivos de los animales uniendo carbohidratos y enzimas digestivas en el tracto digestivo del herbívoro.

Estrechamente asociados con las ligninas se presentan las ceras no fenólicas o cutinas proporcionando una doble función, por una parte retienen el agua de la superficie basal de la hoja y por otra actúan como reductores de la digestibilidad.

Taninos. Como las ligninas estas sustancias son polifenoles de gran diversidad y complejidad molecular pueden ser de dos tipos i) condensados o ii) hidrolizables. Son moléculas que se encuentran en forma libre en el citoplasma ligadas a moléculas de polisacáridos. Algunos taninos probablemente presentan un papel primario en el funcionamiento metabólico de la planta. Los taninos condensados son muy importantes en el papel defensivo de las plantas presentándose frecuentemente en especies maderables y en algunas hierbas. Por una unión con las proteínas los taninos condensados impiden la digestión de los herbívoros bloqueando la acción de las enzimas digestivas.

Sílica. Es un compuesto completamente indigerible para los animales, molecularmente es un óxido de silicón. En su funcionamiento metabólico muchas plantas requieren grandes

cantidades de sílica lo que convierte a las plantas que las poseen en plantas totalmente indigeribles.

Evidencias fósiles muestran que durante muchos años las defensas anteriormente descritas han proporcionado soporte y protección a las plantas. De acuerdo a Howe & Westley (1988) existe una fuerte coincidencia en que la mayoría de los componentes estructurales de las paredes celulares son indigeribles para los herbívoros.

Toxinas

Los componentes químicos de las plantas pueden jugar dos papeles i) ser nutrientes esenciales para las plantas y simultaneamente ii) presentarse como componentes tóxicos contra el consumo de los herbívoros. Las toxinas tienen un papel claramente defensivo y se les ha denominado sustancias aleloquímicas, su efecto no depende de la dosis. Se caracterizan por presentar muchos recursos metabólicos y frecuentemente son producidas o almacenadas en los tejidos vulnerables que no han sido reforzados con lignina o sílice, tales como las yemas, hojas jóvenes, frutos.

Para Harbone (1977) los compuestos que se derivan del Nitrógeno son las principales sustancias defensivas de las plantas. Dentro de este tipo de compuestos se encuentran los alcaloides, aminas, aminoácidos y glucósidos cianogénicos. La función de cada grupo varía enormemente; los alcaloides se encuentran ampliamente distribuidos en todas las angiospermas se localizan especialmente en las raíces, hojas y frutos y su

actividad fisiológica r dica en la de ser compuestos altamente t xicos en bajas concentraciones. Los gluc sidos son poco comunes y se encuentran esencialmente en frutos y hojas, son compuestos altamente venenosos ya que su degradaci n es lenta. El grupo de los fenoles se caracteriza por encontrarse en las hojas su funci n es b sicamente antimicrobiana. Otros compuestos pueden ser almacenados como precursores in ctivos y solamente son t xicos cuando el tejido vegetal es da ado. Existen compuestos que solamente son t xicos cuando son consumidos y metabolizados por los herb voros.

Protecci n por Animales

Este tipo de defensas se presentan en especies vegetales que secretan n ctar en sus gl ndulas foliares y extraflorales.

Defensas Facultativas

En lugar de presentar permanentemente tejidos con grandes concentraciones de sustancias t xicas, una alternativa y probablemente una mejor opci n en relaci n al costo energ tico es la de producir sustancias secundarias solamente cuando estas se necesitan (Howe & Westley 1988) muchas plantas responden al ataque de pat genos produciendo altas concentraciones de fitoalexinas deteniendo el crecimiento de los hongos en los tejidos vegetales.

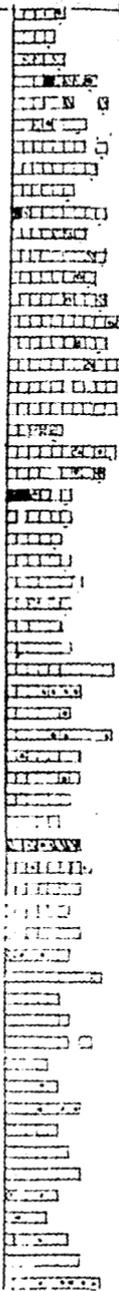
Mosaico de la Dinámica Foliar

El siguiente diagrama es una representación esquemática de la dinámica foliar de Echeveria gibbiflora y la frecuencia con la que hojas son dañadas durante un período de 9 meses (febrero-septiembre 1988). El diagrama número 1 corresponde a la dinámica foliar de las plantas aisladas, el diagrama número 2 corresponde a las plantas agregadas. Cada cuadro representa una hoja. Cada planta está considerada de la base hacia la punta. El número de individuos está indicado en la parte superior. La línea central representa el ápice de cada planta. Las hojas que aparecen hacia abajo de la línea central son las hojas que nacieron durante el período de observación (hojas apicales). Las hojas que aparecen sobre la línea central representan a las hojas maduras o de cohortes anteriores (hojas basales). La base de la planta está dirigida hacia la parte superior del diagrama. El símbolo de cada cuadro representa el daño foliar de las larvas de Lyriomoza munda o de Sandia xami. La simbología empleada corresponde a la siguiente notación:

- ① Daño nuevo ocasionado por S. xami
- ② Daño viejo ocasionado por S. xami
- ③ Daño nuevo ocasionado por L. munda
- ④ Daño viejo ocasionado por L. munda

3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48 49 50 51 52 53 54 55 56 57 58 59 60 61 62 63 64 65 66 67 68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 79 80 81 82 83 84 85 86 87 88 89 90 91 92 93 94 95 96 97 98 99 100

Hojas jóvenes Hojas maduras



Marzo-Abril 1988

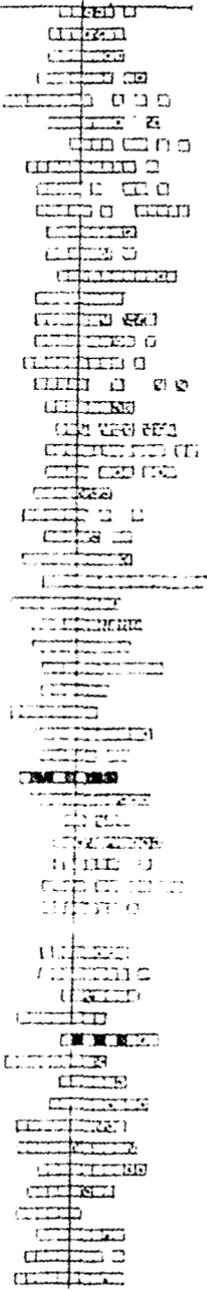


Abril-Mayo 1988



Apice

Mayo-Junio 1988



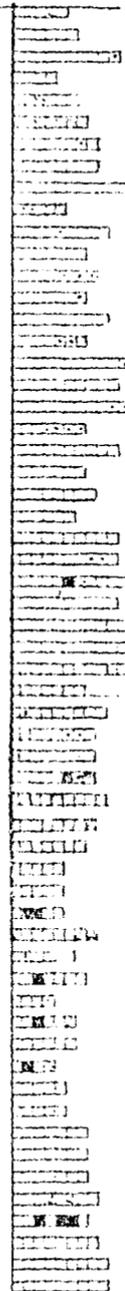
Mosaico de Dinámica Foliar No. 1

Número de Individuo

Marzo-Abril 1968

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48 49 50 51 52 53 54 55 56 57 58 59 60 61 62 63 64 65 66 67 68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 79 80 81 82 83 84 85 86 87 88 89 90 91 92 93 94 95 96 97 98 99 100

Apice



Marzo-Abril 1968

Apice



Apice

Marzo-Abril 1968



Registro de Dinamica Indiv. No. 2

REFERENCIAS

- Abrahamson, W.G. (ed). 1989. Plant Animal Interaction: An Overview. In Plant Animal Interaction. McGraw-Hill CO. p. 1-20.
- Alvarez, J. & Meave del Castillo J. 1982. Análisis Estructural de la Vegetación del Pedregal de San Angel (Manuscrito).
- Bach, C.E. 1980. Effects of Plant Diversity and Time of Colonization on an Herbivore-Plant Interaction. *Oecologia* 44:319-326.
- Bazzaz, F.A. & Harper, J.L. 1977. Demographic Analysis of the growth of Linum usitatissimum. *New Phytol.* 78:193-208.
- Begon, M., Harper, J. & Townsed, C.R. 1986. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Sinauer Pub. p.289-389.
- Benrey, B. 1986. Patrones de Parasitismo por Trichogramma pretiosum (Hymenopterae) sobre la dinámica poblacional de Sandia xamii. Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Bernays, E.A. 1978. Tannins and alternative viewpoint. *Entomol. Exp. Appl.* 24:244-253.
- Coley, P.D. 1986. Cost and benefits of defense by tannins in a neotropical tree. *Oecologia* 70:238-241.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin, S.F.III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defence. *Science* 230:895-899.
- Cordero, C. 1986 Defensa Territorial de la mariposa Sandia xamii (Lycinidae). Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Courtney, S.P. & Courtney S. 1968. The edge effect in butterfly oviposition: causality in Antiochana cardamines and relates species. *Ecol. Entomol.* 7:131-137.
- Crawley, M. 1983. Herbivory. The Dynamics of Herbivore Plant Interactions. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- De la Cruz M. & Dirzo, R. 1985. A Survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a Mexican Rain Forest. *Biotropica* 19(2):96-108.
- Denno, R.F. & McClure, M.S. 1983 (eds). Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. Academy Press

- Dirzo, R. 1985. A Phytocentric overview. In Sarukahan, J. & Dirzo, R. (eds). Perspectives on Plant Population Ecology. Sinauer, Pub..
- Ehrlich, P.P. & Raven P.H. 1964. Butterflies and Plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586-608.
- Feeny, P.P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51:585-591.
- Feeny, P.P. 1973. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In Gilbert, L.E. & Raven, P.H. (eds). *Coevolution of Animals and Plants*. p. 1-33.
- Feeny, P.P. 1976. Plant Apparency and Chemical Defense. *Rec. Adv. Phytochem.* 10:1-48.
- Fraenkel, G.S. 1959. The raison d'etre of secondary plant substances. *Science* 129:473-496.
- García-Miranda, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Ed. García, México.
- Gilbert, L.E. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In Gilbert, L.E. & Raven P.H. (eds). *Coevolution of Animals and Plants*. University Press Texas.
- Gilbert, L.E. 1979. Development of theory in analysis of insect plant-interactions. In Horn, D.J., Stairs, G.R. & Mitchell R.S. (eds). *An Analysis of Ecological Systems* Columbus Ohio. p. 117-164.
- Gilbert, L.E. & Raven P.H. 1975. (eds). *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin.
- Harbone, J.B. 1977. *Introduction to Ecological Biochemistry*. Academic Press, N.Y.
- Harbone, J.B. 1983. *Introduction to Ecological Biochemistry*. 2 ed. Academy Press, N.Y. p. 121-152.
- Harnett, D.C. & Bazzaz, F.A. 1984. Leaf Demography and Plant Insect Interactions: Goldenrods and phloem-feeding aphids. *Am. Nat.* 124:137-142.
- Harper, J.L. 1977. *Plant Population Ecology*. Academic Press, N.Y.

- Harper, J.L. 1981. The Concept of Population in modular organisms. In May, R.M. (ed). Theoretical Ecology: Principles and Applications. Blackwell, Oxford. pp. 57-77.
- Haukioja, E. 1980. On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore population. *Oikos* 35:202-213.
- Howe, H.F. & Westley, L.C. 1988. Ecological Relationships of Plants and Animals. Oxford University Press.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104:501-528.
- Janzen, D.H. 1973 b. Community structure of secondary compounds in plants. *Pur. Appl. Chem.* 34:529-538.
- Jimenez Casas, G. 1988. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Kiegel, J. 1980. Analysis of regrowth patterns and carbohydrate levels in Lolium multiflorum Lam. *Ann. Bot.* 45:91-101.
- Louda, S.M. 1982 a. Distribution Ecology: Variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecol. Monog.* 52:25-41.
- Mattson, W.J. & Addy N.D. 1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. *Science* 190:515-522.
- Mackala, D.A. & Singer, M. 1981. The basis of an apparent preference for isolated host plants by ovipositing Eupthchia libye butterflies. *Ecol. Entomol.* 7:299-303.
- Mc Key, D. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. In Rosenthal, G.A. & Janzen D.H. (eds). *Herbivores Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, London.
- Mota-Bravo, L. Evolution of Plant Antiherbivore Chemistry in Salicaceae: An assessment of current theories. (Manuscrito).
- Nielsen, B.O. & Ejlersen, A. 1977. The distribution pattern of herbivory in a beech canopy. *Ecol. Entomol.* 2:293-299.
- Oyama, N.K. 1984. Biología Comparativa entre individuos masculinos y femeninos de Chamedorea tepejilote (Palmae) Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Parra-Tabla, M. 1988. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- Price, P.W., Bouton, C.E. Gross, P., McPheron, B.A. Thompson, J. & Weis, A.E. 1980. Interaction among three trophic levels: Influence of plants on interaction between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:41-63.
- Raupp, M.J. & Denno, R.F. 1980. Interaction among willow herbivores as a determinant of feeding and oviposition of the imported willow leaf beetle, *Plagiodora versicolor* Laich. (Coleoptera). *Ent. Soc.* 69:67.
- Rhoades, D.F. 1979. Evolution of plant chemical defenses against herbivores. In Rosenthal, G.A. & Janzen, D.H. (eds). *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, N.Y.
- Rhoades, D.F. 1983. Herbivory population dynamics and plant chemistry. In: Denno, R.F. & McClure, M. (eds). *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, London. p. 155-220.
- Rhoades, D.F. & Cates, R.G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Rec. Adv. Phytochem.* 10:168-213.
- Ridley, H.N. 1930. *The dispersal of plants through the world*. L. Reeve and Co.
- Richards, V.W. & Weloff, N. 1964. studies on the biology and population dynamics of british grass-hoppers. *Ant. Locust. Bull.* 17:1-122
- Rosenthal, G.A. & Janzen, D.H. 1979. (eds). *Herbivores Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, N.Y.
- Rockwood, L.L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf cutting ants (*Acta*). *Ecology* 57:48-61.
- Rzedowski, J. & Rzedowski, G. 1979. (eds). *Flora Fanerogámica del Valle de Mexico*. Vol.1. CECOA, México.
- Singer, M.C. 1971. Evolution of food-plant preference in the butterfly *Euphydryas editha*. *Evolution* 25:383-389.
- Singer, M. 1972. Complex components of habitat suitability within a butterfly colony. *Science* 176:75-77.
- Smith, R.H. & Bass, M.H. 1972. Relation of artificial pod removal to soybean yields. *J. Econ. Entomol.* 65:606-608.
- Silvertown, J.W. 1982. *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman Pub.

- Soberón, J., Cordero, C.M., Benrey, B., Parlange, P.P., Garcia, C. & Berges, G. 1988. Patterns of oviposition by Sandia xami (Lepidoptera: Lychnidae) in relation to food plant apparency. *Ecol Entomol.* 13:71-79.
- Thomas, C.D. 1989. Predator-Herbivore onteractions and the escape of isolated plants from phytophagous insects. *Oikos* 55:291-298
- Thompson, J.N. 1982. Interaction and Coevolution. Jhon Wiley & Sons Pub., N.Y.
- Tilman, D., Mattson, M., & Longer, S. 1981. Competition and nutrient kinets along a temperature gradient: an experimental test of mechanistic approach to niche theory. *Lim. Ocen.* 26:1020-1033.
- Valiente A. & de Luna A. 1985. Listado Florístico de la Vegetación del Pedregal de San Angel (Manuscrito).
- Westoby, M. 1974. An analysis of diet selection by large herbivores. *Am. Nat.* 108:290-301.
- Weis, A.E. & Barenbaum, M.R. 1989 (eds). Herbivorous insects and green plants.
- Whalter, L. 1979. Echeveria. California Academy of Sciences.
- Whitan, T.G. 1980. The theory of habitat selection examined and extended used Phorbigus aphids. *Am. Nat.* 115:449-466.
- White, J. 1980. Demographic factors in population of plants. In Solbrig, O.T. (ed). Demography and Evolution In Plant Populations. Blackwell Scientific Pub., N.Y.
- Zagorín, B. 1982. Sobre la reducción de la adecuación de plántulas tropicales por herbivoría: Una evaluación experimental. Tesis Profesional. CCH. Instituto de Investigaciones Biomedicas, UNAM, Mexico.
- Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice Hall Pub. N.Y.