

3.
2ej.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

EVALUACION EXPERIMENTAL DE LA TEORIA DE LA
DEFENSA EN PLANTAS:
UN ESTUDIO CON DAHLIA COCCINEA CAV.
(ASTERACEAE) EN CONDICIONES CONTRASTANTES
DE LUZ.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A :

RAUL ERNESTO ALCALA MARTINEZ

000 326167



MEXICO, D. F.



BIBLIOTECA 1994
INSTITUTO DE BIODIVERSIDAD



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

**EVALUACION EXPERIMENTAL DE LA TEORIA DE LA DEFENSA
EN PLANTAS:**

UN ESTUDIO CON *DAHLIA COCCINEA* CAV. (ASTERACEAE)

EN CONDICIONES CONTRASTANTES DE LUZ.

INDICE

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN	ii
ABSTRACT	iii
INTRODUCCION	1
TEORIAS ASOCIADAS CON LA DEFENSA EN PLANTAS	5
TEORIA DE LA APARIENCIA	5
TEORIA DE LA DEFENSA OPTIMA	8
TEORIA DE LA CALIDAD DEL HABITAT	10
PREDICCIONES DE LAS TEORIAS	11
SITIO DE ESTUDIO	15
OBJETIVOS	18
HERBIVORISMO EN CONDICIONES NATURALES	20
METODOS	20
RESULTADOS	23
EXPERIMENTO DE HERBIVORISMO ARTIFICIAL	30
METODOS	30
RESULTADOS	32
PATRONES DE DEFENSA EN PLANTAS DE SOL Y DE SOMBRA	38
METODOS	38
RESULTADOS	41
EFECTO DE LA CALIDAD DEL FOLLAJE SOBRE EL DESEMPEÑO DE <i>Sphenarium purpurascens</i>	44
METODOS	44
RESULTADOS	46
DISCUSION	52
CONCLUSION	61
LITERATURA CONSULTADA	63
APENDICE DE EXTRACCION DE METABOLITOS SECUNDARIOS	72

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer sinceramente al Dr. César Domínguez su ayuda al haber aceptado dirigir esta tesis además de su amistad y apoyo brindados durante todo este tiempo. Al Dr. Rodolfo Dirzo por facilitarme todo lo necesario para la realización de este trabajo.

Agradezco al comité dictaminador integrado por los doctores César Domínguez, Rodolfo Dirzo, Juan Núñez, Ken Oyama y Zenón Cano la revisión y las críticas al trabajo que contribuyeron a mejorarlo sustancialmente.

Un agradecimiento especial a Pilar Méndez por todo lo que aprendí durante la fase que trabajé con ella.

Agradezco también a Rubén Pérez por su excelente disposición al facilitarme el equipo, la técnica y su ayuda en el procesamiento de las fotografías hemisféricas.

A todos los coautores (familiares y amigos) que me ayudaron en el campo o con otras actividades les agradezco sinceramente, ya que sin ellos este trabajo no hubiera sido posible: Marco Antonio Argáez, René Alcalá, Marcos Jiménez, Víctor Rivera, Beatriz Garza, Vicky, Penélope y Nancy y amigos del Instituto de Geología.

También quiero reconocer la ayuda de mis compañeros Cecilia Sánchez y su grupo del CCH por la colecta de chapulines y la de Roger Guevara en el manejo de las computadoras y con las fotografías hemisféricas. A ellos dos y a Arturo Galicia por su colaboración en el montaje de los experimentos en el laboratorio. A Martín Quijano por su ayuda en la edición de la tesis, a Roberto Cabrales por el apoyo en la parte estadística y por ayudarme a recuperar la tesis. Mil gracias también a Raúl Cueva del Castillo y a Saúl Segura quienes colaboraron con el dibujo del aparato para medir dureza.

Quiero agradecer también a todos los compañeros del laboratorio su amistad, ayuda y los comentarios y observaciones que realizaron acerca de la tesis.

A todos los integrantes de la familia por su apoyo incondicional.

RESUMEN

Dos de las teorías más importantes sobre la defensa en plantas predicen que la interacción herbívoro-planta puede presentar distintas dinámicas en función de la calidad del sitio de establecimiento de las plantas (Rhoades 1979, Coley et al. 1985). Bajo ese contexto se evaluó la interacción entre *Dahlia coccinea* (Asteraceae) y *Sphenarium purpurascens* (Acrididae) en el Pedregal de San Angel en ambientes soleados y sombreados. Se determinaron los niveles de herbivorismo en el campo y la variación en atributos físico-químicos presuntamente relacionados con la defensa de las plantas. Se realizaron experimentos de herbivorismo y además se evaluó el efecto de la calidad del follaje sobre el crecimiento y la longevidad de chapulines. Los niveles de herbivorismo registrados en plantas de ambos ambientes fueron muy bajos y no afectaron el desempeño de las plantas. En contraste, la defoliación artificial redujo drásticamente la reproducción de las plantas, sobre todo en las de sombra. La dureza de las hojas en plantas de sol fue el doble que en las de sombra y mostró valor defensivo al relacionarse negativamente con la cantidad de tejido consumido, incremento en peso y longevidad de los chapulines. No se detectó variación ni en la pubescencia ni en los metabolitos secundarios con respecto a la condición lumínica. Aún cuando la evidencia obtenida en este trabajo no permite establecer que el herbivorismo es una presión selectiva importante sobre *D. coccinea*, los resultados en conjunto sugieren que los postulados de la teoría de la defensa óptima Rhoades (1979) se ajustaron mejor a este sistema que los propuestos por Coley et al. (1985).

ABSTRACT

In this study the interaction between *Dahlia coccinea* and its herbivorous insect *Sphenarium purpurascens* (Acrididae), was evaluated in the context of two hypothesis derived from the plant-defense theory. Levels of foliar and seed damage were evaluated from two sites and two light conditions at the Pedregal de San Angel, México. A series of experiments was also conducted in order to evaluate the consequences of artificial damage on growth and reproduction of plants established in sunny and shaded habitats. Individual foliar toughness and pubescence were characterized for plants from the two sites and the two light conditions. Finally, the defensive role of plant attributes associated with establishment site was evaluated by means of diet-experiments with *S. purpurascens*. Although the percentage of damage to leaves was higher for plants established in sunny habitats, the amount of foliar area removed was similar between the two sites. However, the observed levels of damage did not affect plant growth or plant reproduction. In contrast, seed production was reduced by experimental defoliation, and this reduction was more accentuated in shaded conditions. Foliar toughness was higher for plants from sunny habitats, while foliar pubescence did not differ. Interindividual variation in foliar toughness was associated with habitat quality, and showed an anti-herbivore effect. This attribute was negatively correlated with the amount of consumed tissue and with the final grasshopper weight and longevity.

In spite of the levels of herbivorism registered in this work can't be considered as an important selective pressure against the plants besides there was not difference in the herbivory of plants of sunny and shaded habitats, the whole results suggest that Rhoades's statements about plant defense fit better with the system studied here than the proposed by Coley *et al.* (1985).

INTRODUCCION

Existe evidencia que sugiere que la interacción entre las plantas y los animales que las consumen es muy antigua. Por ejemplo se han encontrado plantas provenientes del período Carbonífero que presentan consumo por herbívoros de sus diferentes órganos (Dethier 1954, Taylor y Scott 1977).

El estudio de esta interacción ha sido abordado desde enfoques distintos (*i.e.* a nivel próximo o ecológico o bien a nivel último o evolutivo, Dirzo 1984). A nivel próximo, los primeros intentos por evaluar los efectos de la pérdida de follaje en las plantas se realizaron en especies de importancia económica. En estos estudios se aplicaron tratamientos de herbivorismo artificial, encontrando que la disminución en el área foliar disminuía generalmente el crecimiento y la reproducción de las plantas (Heron 1956, Capek 1962, Jameson 1963, Kulman 1971).

Posteriormente, utilizando un enfoque más ecológico, se exploró el efecto de los herbívoros sobre las plantas en condiciones naturales. Estos trabajos demostraron en general que el desempeño de las plantas se relacionaba negativamente con la pérdida de tejido (Rockwood 1973, Rausher y Fenny 1980, Louda 1982, McBrien, Harmsen y Crowder 1983, Louda 1984, Marquis 1984, Edwards 1985).

Se ha establecido que esta disminución en el desempeño de las plantas se debe tanto a los efectos directos de los consumidores (Mooney y Gulmon 1985), como a los provocados por otros factores tanto bióticos como abióticos que se presentan al momento del ataque por herbívoros (Dirzo 1984, Whitham *et al.* 1991).

En relación al efecto directo, la disminución en la cantidad de tejido fotosintético ocasionada por los herbívoros provoca un desbalance en los recursos con los que cuenta una planta, pudiendo disminuir los recursos que iban a ser destinados a la producción de estructuras reproductoras o al crecimiento vegetativo (Mooney y Gulmon 1985).

Por otra parte, algunos factores bióticos relacionados con la respuesta de las plantas al herbivorismo son, por ejemplo:

1) La susceptibilidad de las plantas al herbívoro, la cual puede estar controlada genéticamente y determinar que ciertos individuos en particular, o especies en general, presenten una menor resistencia al ataque por herbívoros. Las plantas con niveles de resistencia natural elevados tienen ventaja sobre los individuos susceptibles (Denno y McClure 1983, McCrea *et al.* 1987).

2) El fenostado de la planta afectada (*sensu* Dirzo 1984), observando que en general, las plántulas son más susceptibles a la pérdida de tejido que las plantas adultas.

3) La cantidad de tejido perdido y la frecuencia del ataque determinan en gran parte la respuesta de las plantas al herbivorismo, ya que una pérdida importante de tejido a corto plazo puede sobrepasar la capacidad de respuesta de las plantas, provocando una disminución considerable del crecimiento y la reproducción (Janzen 1976, Stephenson 1980, Marquis 1984).

Las condiciones ambientales locales también pueden afectar de manera importante los efectos producidos por los herbívoros. Recursos tales como agua, nutrimentos o luz pueden llegar a ser limitantes, provocando que los efectos negativos ocasionados por los herbívoros se tornen más agudos (Louda 1982, Dirzo 1984, Louda *et al.* 1987).

En contraste a la visión de que los herbívoros provocan efectos negativos sobre las plantas, existe evidencia que sugiere que para algunas especies de plantas la pérdida de tejido foliar puede tener efectos positivos como incrementos en la productividad de follaje y en la reproducción (Mendoza *et al.* 1987, Paige y Whitam 1987, Oyama y Mendoza 1990). Se ha postulado que esta respuesta compensatoria puede tener su origen en el

aumento de las tasas fotosintéticas de las hojas remanentes (Meidener 1970, Hodgkinson 1974), y en cambios en los patrones de asignación de recursos como translocación de enzimas, proteínas y carbohidratos hacia las nuevas zonas de crecimiento (Gifford y Marshall 1972, Antonovics 1980, Ruess 1980, Polley y Detling 1988).

Desde una perspectiva evolutiva se ha propuesto que la presión impuesta por los herbívoros, ha generado una gran variedad de estrategias defensivas en las plantas (Whittaker y Fenny 1971, Rosenthal y Janzen 1979, McNaughton 1983),

Supuestamente, la evolución de estos mecanismos en las plantas ha provocado en los consumidores respuestas que les han permitido ajustarse a estas defensas (Erlich y Raven 1964).

Debido a que en la relación de herbivorismo entran en juego la sobrevivencia y el éxito reproductivo tanto de las plantas como de los consumidores, se ha propuesto que esta interacción ha sido una fuerza importante en la evolución de ambos grupos. Esto no significa que todos los atributos físicos o químicos encontrados en las plantas o en los herbívoros sean el resultado de presiones selectivas opuestas y que por ello tengan valor adaptativo (Gould y Lewontin 1979). De hecho muchos atributos que tienen

actualmente propiedades defensivas, pudieron originarse como resultado de otros factores distintos al herbivorismo (Dirzo 1984).

TEORIAS ASOCIADAS CON LA DEFENSA EN PLANTAS

Se han propuesto varias teorías que tratan de explicar la evolución de las características de defensa contra herbívoros en las plantas. Entre las más importantes están la Teoría de la Apariencia (Fenny 1976, Rhoades y Cates 1976), la Teoría de la Defensa Optima (Rhoades 1979), y la Teoría de la Calidad del Habitat (Coley *et al.* 1985). Estas teorías se basan en atributos tales como la historia de vida de las plantas, su grado de apariencia, el costo de producción de las defensas, el nivel de protección de las defensas y la calidad del ambiente en el que se desarrollan las plantas. Aunque estas teorías coinciden en la mayoría de sus postulados, las dos últimas proponen estrategias de defensa distintas para las plantas que se establecen en ambientes de calidad contrastante. A continuación se presenta un análisis general de estas teorías.

TEORIA DE LA APARIENCIA

Según esta teoría la probabilidad de que una planta pueda ser encontrada por los herbívoros es un factor determinante en la evolución de

las defensas (Fenny 1976). De acuerdo con esto la evolución de los mecanismos anti-herbívoro está basada en la apariencia de la planta, en el costo de la defensa y en el valor del órgano afectado (Rhoades y Cates 1976, Crankshaw y Langenheim 1981, Tempel 1981). Dependiendo del balance de estos factores las plantas pueden ser clasificadas como aparentes y no aparentes.

Las plantas aparentes son predecibles en el tiempo y en el espacio debido a su alta abundancia, amplia distribución, tamaño relativo grande y tasas de germinación y crecimiento lentas. Este tipo de plantas tiene una alta probabilidad de encuentro con los herbívoros, por lo que han sido seleccionadas para incrementar su asignación a defensas de tipo cuantitativo. Las defensas cuantitativas son aquellas que tienen un alto costo de fabricación, se producen y translocan a tasas muy lentas y son efectivas sólo en altas concentraciones. Este tipo de defensas confieren protección contra herbívoros generalistas y especialistas. Algunos ejemplos de este tipo de defensas son tricomas, espinas, ceras, ligninas, resinas, taninos, altos contenidos de fibras, así como hojas pobres en nutrimentos (*i.e.* hojas con bajo contenido de nitrógeno, carbohidratos o agua). En general, este tipo de defensas incrementa la dureza de las hojas y reduce su digestibilidad. En varias especies de plantas se ha demostrado que la resistencia a los herbívoros

se puede relacionar con la cantidad de recursos asignados hacia las defensas de tipo cuantitativo (Schillinger y Gallum 1968, Pillemer y Tingey 1970, Van Emden y Way 1972, Dixon 1973, Scriber 1977, Scheltes 1978, Edwards y Wratten 1980, McNaughton *et al.* 1983).

En contraste, las plantas no aparentes o crípticas presentan una distribución en parches, tamaño pequeño, crecimiento acelerado y producción masiva de semillas. Estos atributos disminuyen la probabilidad de que estas plantas sean encontradas y consumidas por los herbívoros. Debido a este patrón, estas especies tenderían a producir defensas de bajo costo y alto potencial tóxico (defensas cualitativas) enfocadas a los herbívoros generalistas. Estas defensas denominadas cualitativas son sustancias de bajo peso molecular, presentes en bajas concentraciones (2% del peso fresco de las hojas), que debido a su bajo costo de producción tienen altas tasas de síntesis y de translocación. Estos compuestos disminuyen la palatabilidad del tejido y pueden interferir con el metabolismo del animal a diferentes niveles (Rhoades y Cates 1976). Las predicciones sobre los niveles de herbivorismo esperados en plantas aparentes y no aparentes han sido evaluadas en algunos trabajos que han comparado los niveles de daño para especies con diferentes historias de vida (Stanton 1975, Coley 1980, 1983 a y b, de la Cruz y Dirzo 1987, Dirzo 1987). En estos trabajos, se observó que la cantidad de tejido

consumida tendía a ser mayor en las especies pioneras, supuestamente menos aparentes, y disminuía en las nómadas y tolerantes las cuales son comparativamente más aparentes. Asimismo, estos resultados se correlacionaron con los niveles de asignación a la defensa en términos de algunos atributos como dureza, pubescencia foliar y presencia de metabolitos secundarios, encontrando que los niveles de defensas cuantitativas eran mayores en las especies tolerantes o persistentes.

TEORIA DE LA DEFENSA OPTIMA

Esta teoría fue propuesta por Rhoades (1979) y consta de dos hipótesis generales:

1.- La selección natural favorecerá a aquellos organismos que maximicen su adecuación mediante el desarrollo y la distribución óptima de sus defensas.

2.- Las defensas son costosas en términos de adecuación. Existe un compromiso entre la defensa y la energía destinada al crecimiento y la reproducción.

Existe evidencia de que en ausencia de herbívoros las plantas que no asignan recursos a la defensa tienen un mayor crecimiento y éxito reproductivo que plantas de la misma especie que asignen parte de sus

recursos a la defensa (Cates 1975, Ellis *et al.* 1977, Windle y Franz 1979, Dirzo y Harper 1982, Coley 1986).

En este contexto se esperaría que la asignación a la defensa fuera directamente proporcional a la presión ejercida por los herbívoros.

Un ejemplo extremo de la relación entre la presión por herbivorismo y la asignación a la defensa puede encontrarse en el fenómeno de inducción de defensas (Haukioja 1980, Coleman y Jones 1988). En algunas especies de plantas se ha observado un aumento en la síntesis de compuestos defensivos cualitativos como respuesta al ataque por herbívoros. Este incremento puede generarse a las pocas horas de ocurrido el ataque (Schults y Baldwin 1982, Baldwin y Shults 1983, Gibberd, Edwards y Wratten 1988), o bien ser una respuesta a largo plazo (Haukioja y Neuvonen 1985). También se han documentado inducciones de defensas cuantitativas (i.e. densidad de tricomas y longitud de espinas) como respuesta al herbivorismo (Abrahamson 1975, Pollar 1986, Young 1987, Pulling y Gilbert 1989). En general, se esperaría que una planta produjera defensas de tipo cualitativo como primera respuesta a un evento de herbivorismo. Este puede ser el único tipo de respuesta exhibida por las plantas crípticas, mientras que para las plantas aparentes se podría esperar además un incremento posterior en las defensas de tipo

cuantitativo a largo plazo (Dement y Mooney 1974, Lawton 1976, Cooper-Driver, Finch y Swain 1977).

En el contexto de la hipótesis de la defensa óptima se esperaría que los niveles de defensa en plantas establecidas en sitios de baja calidad fueran menores, que en las plantas de ambientes más productivos (Rhoades y Cates 1976). Por ejemplo en un estudio realizado en condiciones naturales con distintas especies de plantas se encontró que aquellas que se desarrollaban bajo la sombra eran mayormente consumidas por herbívoros (Maiorana 1981). Sin embargo, en pruebas de aceptabilidad de follaje se encontró una mayor preferencia hacia las plantas de sol. Estos resultados indican que el mayor consumo de las plantas de sombra no se relacionó con sus menores niveles de defensa como era esperado por la teoría de la defensa óptima, sino que pueden existir otros factores que modifiquen de manera importante los patrones de herbivorismo, como por ejemplo la distribución natural de los herbívoros (Maiorana 1981).

TEORIA DE LA CALIDAD DEL HABITAT

Se ha propuesto que la calidad del ambiente en el cual se desarrollan las plantas es un factor determinante sobre los patrones generales de asignación a la defensa (Coley *et al.* 1985). En ambientes de alta calidad

resultaría menos costoso "tolerar" el herbivorismo que invertir recursos en mecanismos de defensa. En estos sitios las plantas presentan altas tasas fotosintéticas (Björkman y Holmgren 1964, Boardman 1977, Matson 1980), lo que les permite una alta productividad y con ello el reemplazo a corto plazo del tejido perdido por herbivorismo. Por otra parte, en ambientes de baja calidad las plantas presentan tasas de crecimiento y de recambio foliar más bajas (Givinish 1984, Tinoco y Vázquez-Yanes 1985), por lo que la pérdida de área foliar por herbivorismo sería más importante y los individuos mejor defendidos tendrían una mayor ventaja en estos ambientes (Coley 1980, 1983).

PREDICCIONES DE LAS TEORIAS

Las teorías anteriormente expuestas predicen cómo sería la inversión en la defensa, en función de los recursos disponibles sin considerar que es muy probable que la presión por herbivorismo sea diferente entre sitios con calidad contrastante (Rhoades 1979, Coley *et al.* 1985). Bajo el supuesto de que el herbivorismo es similar en ambos tipos de habitat, la teoría de la defensa óptima predice que en condiciones de limitación de recursos la asignación a la defensa disminuirá aumentando con ello la susceptibilidad de las plantas a los herbívoros. Esto se debe a que el crecimiento, el

mantenimiento, la reproducción y la defensa compiten entre sí por los recursos disponibles en la planta (Mooney y Gulmon 1985).

En contraste y bajo el mismo supuesto, la teoría de la calidad del habitat predice que el efecto negativo del herbivorismo sería mayor en los habitats de baja calidad (Coley *et al.* 1985). Por esta razón deberíamos esperar que la inversión de recursos a la defensa fuera mayor en ambientes pobres.

El presente trabajo pretende evaluar una posible variación en los niveles de consumo y en la defensa en plantas que se establecen en condiciones contrastantes de recursos.

Para este trabajo se ha elegido una especie que se establece tanto en espacios abiertos como en condiciones de sombra. Existe mucha evidencia que señala que la luz es un recurso muy importante para el crecimiento y la reproducción de las plantas (Larcher 1983, Hale y Orcutt 1987). Asimismo se ha demostrado que el éxito en cada una de las distintas fases del ciclo de vida de las plantas (germinación, crecimiento, reproducción) se relaciona directamente con la cantidad y calidad de la luz recibida (Givnish 1984, Fenner 1985). Por lo tanto, la variación en la disponibilidad de este recurso puede ser considerada como un componente importante de la calidad del habitat.

La especie elegida es *Dahlia coccinea* Cav. (Asteraceae), una herbácea perenne muy abundante en el Pedregal de San Angel durante los meses de lluvia.

Algunas observaciones preliminares permitieron establecer que la presión por herbivorismo puede variar tanto temporal como espacialmente. Esta especie es afectada por diferentes tipos de herbívoros que varían con el estado fenológico de las plantas. El daño por mamíferos consiste en la eliminación de meristemas (decapitación) y se concentra principalmente en los tallos tiernos de las plantas.

Durante la fase de establecimiento, la probabilidad de que las plantas sean atacadas por folívoros es baja, sin embargo, a partir del mes de agosto, la abundancia de adultos de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) se incrementa, por lo que el daño foliar tiende a aumentar (Cano-Santana 1994, en preparación). En algunas plantas, la pérdida de tejido alcanza niveles elevados, siendo en ocasiones mayores al 50% (observación personal).

Conforme se acerca la temporada seca, la producción de inflorescencias se incrementa por lo que la depredación de aquenios alcanza valores importantes.

Algunos estudios sobre la biología de *S. purpurascens* demuestran que la distribución de los chapulines entre los sitios soleados y sombreados es

distinta, concentrándose en los sitios soleados (Cano-Santana 1994, en preparación).

Estas características hacen de esta especie un sistema útil para evaluar las predicciones sobre la variación en los niveles de defensa en plantas que se establecen en ambientes lumínicos contrastantes.

SITIO DE ESTUDIO

El presente estudio se realizó en la reserva ecológica del Pedregal de San Angel, un derrame basáltico ubicado al suroeste de la Ciudad de México, y producido hace aproximadamente 2500 años por la actividad del volcán Xitle (Rzedowski 1956). El clima es del tipo Cb (Wo (w) (i')g (García 1988), templado subhúmedo con lluvias en verano. La temporada de lluvias va de junio a septiembre y la de secas de octubre a mayo. El suelo es escaso y principalmente de origen volcánico.

La vegetación está considerada como matorral xerófilo y posee elementos tanto de origen neotropical como de origen neártico (Alvarez *et al.* 1982). Una descripción detallada del clima y vegetación del Pedregal puede encontrarse en Rzedowski (1956) y Valiente-Banuet y de Luna (1990).

Las plantas utilizadas en este trabajo se seleccionaron de dos áreas dentro del Pedregal de San Angel: Jardín Botánico (JB) y Centro de Ecología (CE). Cada una de estas áreas se dividió a su vez de acuerdo a sus condiciones lumínicas (sol o sombra). De esta manera se tuvieron cuatro sitios (JB sol, JB sombra, CE sol y CE sombra).

A mediados del mes de mayo de 1990 se marcaron 90 plantas en cada sitio haciendo un total de 360 plantas.

Con el objeto de determinar cuantitativamente la calidad lumínica de los sitios se utilizó el método de fotografías hemisféricas (Chazdon y Field 1987).

Este método consiste en tomar fotografías del dosel utilizando película negativa en blanco y negro. Las fotografías se tomaron con una cámara Pentax de 35 mm con un lente "ojo de pez" Sigma (FD=8 mm, 1:4). La cámara se colocaba sobre un trípode a una altura de un metro, orientando la parte superior de ésta hacia el norte magnético.

A mediados del mes de julio se tomaron tres fotografías en cada uno de los cuatro sitios. Se utilizaron diferentes exposiciones (sobreexpuesta, normal y subexpuesta) para escoger el contraste más adecuado. Las fotografías se tomaron el mismo día entre las 7 y 10 de la mañana. Las imágenes fueron leídas y registradas en una computadora (PC) y fueron entonces analizadas mediante el programa SOLARCALC versión 5.41.

Los parámetros utilizados para determinar la calidad lumínica a partir del análisis de las fotografías fueron el flujo de radiación fotosintética directa (F.R.F.D.) y el porcentaje de cielo abierto (P.C.A.). Los valores registrados para el (F.R.F.D.) en el JB sombra, JB sol, CE sombra y CE sol fueron: 2.0, 17.86, 5.22 y 17.72 (moles/m²/día), respectivamente. Los valores para el (P.C.A.) para el JB sombra, JB sol, CE sombra y CE sol fueron: 6.24, 54.06,

15.19 y 62.19 respectivamente. Estos valores indican que la cantidad de radiación recibida en los sitios soleados es al menos tres veces mayor que la que llega a los sitios sombreados, por lo que puede establecerse que existe una marcada diferencia en las condiciones lumínicas de los sitios.



OBJETIVOS

1. Determinar si existe variación en los niveles de herbivorismo en plantas de sitios soleados y sombreados. Debido a que esta especie soporta tres tipos de consumidores (de follaje, tallos y depredadores de aquenios) la estimación del daño se realizó para los tres gremios.
2. Evaluar los efectos del herbivorismo sobre el crecimiento y la reproducción de las plantas en función de la calidad del ambiente lumínico donde se establecen.
3. Evaluar la variación en los niveles de defensa física y química entre plantas establecidas en sol y sombra.
4. Determinar el efecto de la variación en las defensas de *D. coccinea* sobre el consumo de tejido y el desempeño de *Sphenarium purpurascens*, su herbívoro principal.

Este trabajo está organizado en secciones que cubren cada uno de los objetivos planteados, por lo que cada sección tiene su metodología y resultados particulares.

HERBIVORISMO EN CONDICIONES NATURALES

En esta sección se comparó la magnitud del daño foliar, decapitación de tallos y depredación de aquenios para determinar si los patrones de herbivorismo varían de acuerdo a la calidad del sitio de establecimiento de las plantas (sol y sombra). Asimismo, se determinó el efecto del herbivorismo foliar en condiciones naturales sobre cuatro componentes del desempeño de *Dahlia coccinea* (incremento en longitud de las plantas, hojas inflorescencias y aquenios producidos).

METODOS

En julio de 1990 se eligieron 10 plantas en cada uno de los sitios utilizando 10 pares de coordenadas al azar. Las plantas más cercanas a los puntos señalados por cada par de coordenadas fueron elegidas para este estudio. Al momento de la elección las plantas seleccionadas estaban libres de daño por herbívoros y patógenos. En cada planta se marcaron por sorteo 5 hojas maduras. Se consideraba como una hoja madura aquella que se encontraba después del cuarto nudo por debajo del meristemo apical. Se estimó el área de cada una de las hojas sobreponiendo un acetato marcado con 320 puntos separados entre sí por una distancia de 5 mm, contándose

los puntos que coincidían con su superficie. Un mes después se realizó una segunda medición tomando en consideración el área consumida por herbívoros. Los niveles de daño en el campo se estimaron a través de la medición de las tasas de herbivorismo (ver Oyama y Dirzo 1991). Para transformar los conteos de puntos a unidades de área, se aplicó un análisis de regresión entre las áreas foliares de 100 hojas medidas con un integrador de áreas (LI-COR 3100 Delta T Devices) y los puntos contados para cada una de éstas. La regresión resultó altamente significativa ($r^2=0.98$, $F=8392.4$, $P<0.0001$).

Los valores de daño foliar fueron analizados tanto en términos del porcentaje de área consumida/día así como por la cantidad absoluta de tejido perdido (mm^2).

Se realizaron estimaciones mensuales de la longitud total de las plantas, número de hojas, y número de inflorescencias y aquenios producidos.

El efecto del herbivorismo sobre el crecimiento y la reproducción de las plantas se determinó realizando análisis de regresión entre los componentes del desempeño y los valores del porcentaje de daño y de la cantidad absoluta de tejido perdido.

La decapitación de tallos en las plantas se determinó realizando censos mensuales.

La depredación a estructuras reproductoras fue evaluada por medio de la colecta de cabezuelas y el conteo de los aquenios sanos y dañados. Cuando se observaba un orificio aproximadamente de 1 mm de diámetro sobre la superficie de los aquenios indicaba que el adulto había salido de éstos, mientras que si las larvas se encontraban presentes todavía, los aquenios tomaban una consistencia blanda fácilmente detectable.

RESULTADOS

Los análisis de herbivorismo serán presentados de acuerdo al tipo de daño: herbivorismo foliar, decapitación de tallos y depredación de aquenios.

La variación en el daño foliar entre las áreas, la condición lumínica y la interacción entre ambas, se evaluaron por medio de un análisis de varianza factorial. Estos análisis se realizaron tanto para el porcentaje de tejido dañado por día (usando la transformación raíz cuadrada del arcoseno), como para el consumo absoluto de tejido.

De los factores probados sólo la condición lumínica resultó significativa ($F_{(1,29)}=5.43$, $P=0.0279$), mostrando que la tasa de consumo foliar fue mayor en las plantas establecidas en los sitios soleados (Fig. 1A).

En contraste, el análisis de la pérdida absoluta de tejido por herbivorismo entre las áreas y la condición lumínica no fue significativo ($F_{(26,29)}=1.43$, $P=0.2553$, Fig. 1B).

Mediante un análisis de regresión se encontró que la pérdida de tejido por herbivorismo estimada como el porcentaje de daño por día no provocó efectos negativos sobre ninguno de los cuatro componentes del desempeño de las plantas considerados (Fig. 2A-D). De manera similar, la cantidad total

de tejido consumido no mostró efectos negativos sobre el crecimiento o la reproducción de las plantas (Fig. 3A-D).

La decapitación de tallos fue menor o cercana al 10% en cada uno de los cuatro sitios.

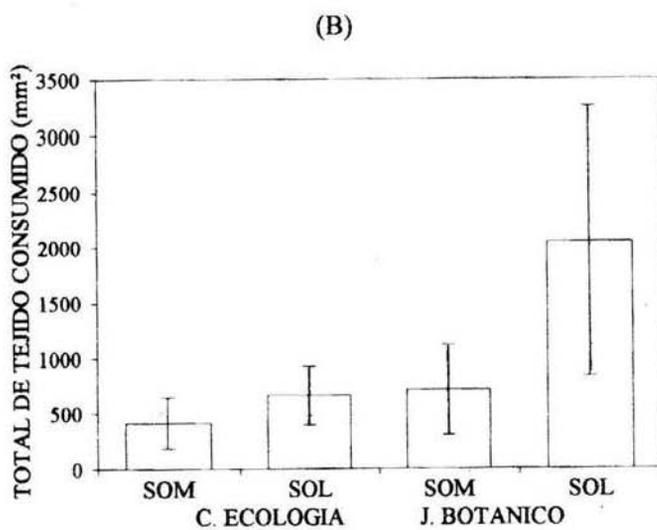
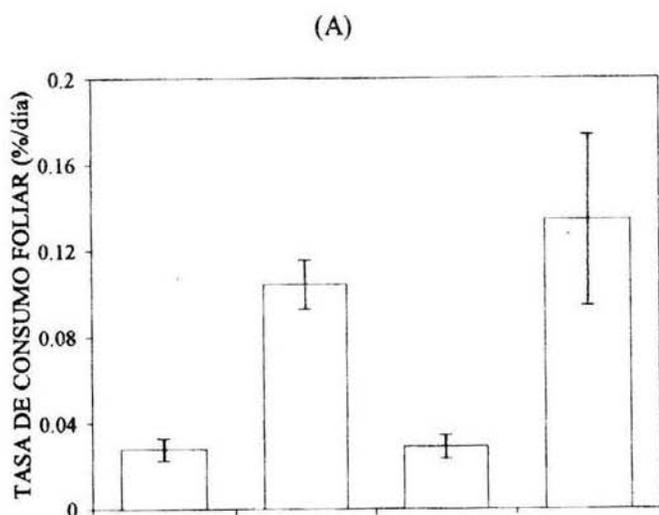


Figura 1. Porcentaje de área consumida/día (A) y cantidad total de tejido consumido (valores absolutos) (B) de acuerdo al sitio de establecimiento de las plantas en el Pedregal de San Angel. (SOM=sitios sombreados, SOL=sitios soleados). Las barras indican ± 1 error estándar.

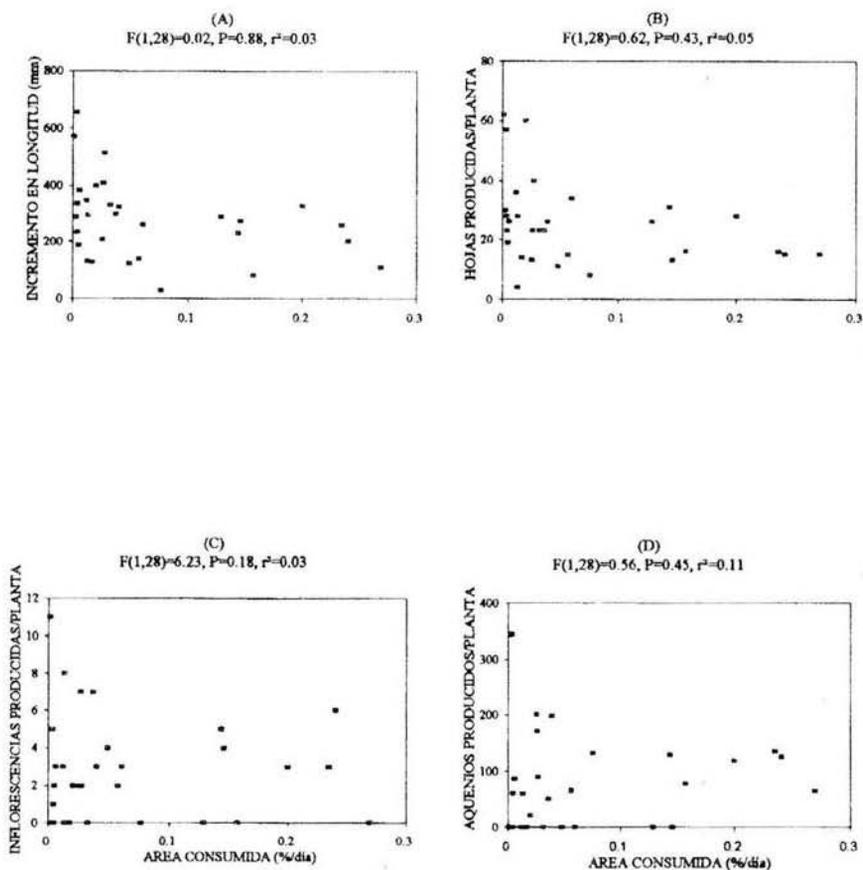


Figura 2. Análisis de regresión entre la tasa de consumo de tejido (porcentaje de área/día) contra el incremento en longitud de las plantas (A), incremento en hojas producidas (B), número de inflorescencias (C) y número de achenios producidos (D).

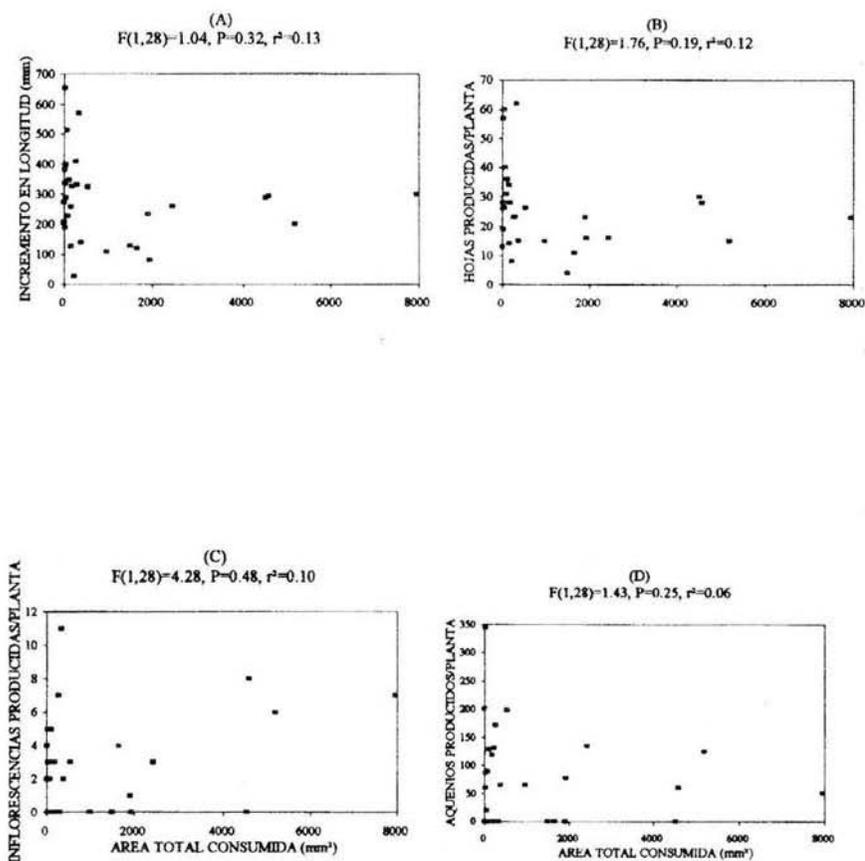


Figura 3. Análisis de regresión entre la cantidad total de tejido consumido (valores absolutos) contra la longitud total de las plantas (A), número total de hojas (B), número de inflorescencias (C) y número total de acuenos producidos (D).

La frecuencia de decapitación se comparó mediante un análisis de contingencia (Prueba de G), el cual mostró que no hubo diferencias significativas en el patrón de decapitación ($G_{(3)}=1.92$, $P>0.05$) (Tabla 1).

Tabla 1. Análisis de contingencia de la decapitación de plantas. (CE=Centro de Ecología, JB=Jardín Botánico). Las frecuencias esperadas se calcularon de acuerdo a Zar (1974).

SITIO	DECAPITADAS		NO DECAPITADAS		TOTAL
	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.	
CE Sombra	4	3.06	42	42.9	46
CE Sol	3	1.4	19	19.6	21
JB Sombra	2	3.2	46	45.7	49
JB Sol	1	2.2	33	31.7	34
TOTAL	10		140		150

El porcentaje de aquenios dañados por curculiónidos por planta fue transformado a la raíz cuadrada del arcoseno, y se comparó mediante un análisis de varianza considerando el área, la condición lumínica y su interacción (Fig. 4). El daño a los aquenios no varió con respecto al área ($F_{(1,127)}=3.08$, $P=0.0815$). En contraste, en términos de la condición lumínica, el número de aquenios depredados en las plantas de sol fue 72.2 % más alto que el de las plantas de sombra ($F_{(1,127)}=130.87$, $P=0.0001$). La interacción entre el área y la condición lumínica no fue significativa ($F_{(1,127)}=0.52$, $P=0.4715$).

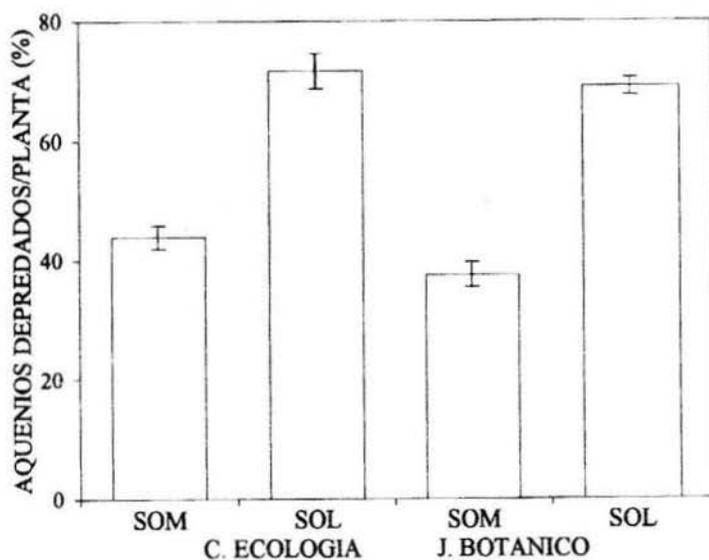


Figura 4. Porcentaje de semillas deprimadas por planta de acuerdo al sitio de establecimiento de las plantas en el Pedregal de San Angel. (SOM=sitios sombreados, SOL=sitios soleados). Las barras indican \pm un error estándar.

EXPERIMENTO DE HERBIVORISMO ARTIFICIAL

Existe evidencia que señala que los efectos negativos de los herbívoros pueden incrementarse cuando las plantas se establecen en condiciones limitantes (Rhoades 1979, Dirzo 1984, Louda *et al.* 1987). Por esta razón, se exploró la interacción entre la pérdida de tejido y la variación en el ambiente lumínico de los sitios.

Este problema se abordó por medio de un experimento de herbivorismo artificial. Se simularon los tipos de daño que se presentan en *D. coccinea* (consumo de follaje y decapitación de tallos) en condiciones naturales y se evaluó su efecto sobre el crecimiento y la reproducción de plantas establecidas en ambientes soleados y sombreados.

METODOS

Para simular el efecto de una pérdida importante de tejido foliar se aplicó un tratamiento de defoliación al 50% (DEF) en 30 plantas en cada uno de los cuatro sitios. Para ello se removió la mitad de cada una de las hojas presentes respetando la vena central.

La decapitación (DEC) se simuló practicando un corte transversal del tallo en 30 plantas en cada sitio. Este corte se realizó aproximadamente a 15 cm sobre el nivel del suelo.

Además, se tomaron al azar diez plantas decapitadas naturalmente por los mamíferos del lugar (DEC N) para diferenciar posibles efectos estimulatorios de la saliva de los animales (McNaughton 1983).

El tratamiento control (CON) fue constituido por 30 plantas en cada sitio las cuales no fueron defoliadas ni decapitadas. Las plantas utilizadas para cada tratamiento en cada sitio se escogieron al azar.

No se aplicó insecticida en ninguno de los tratamientos, por lo que es probable que las plantas sufrieran daño foliar posterior a la aplicación de los tratamientos. Sin embargo, aún así, el daño en las plantas defoliadas fue mucho mayor que en las plantas control.

Las variables de respuesta (longitud, número de hojas, número de inflorescencias y número de aquenios) fueron registradas cada mes durante la época de crecimiento.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

RESULTADOS

Se realizó un análisis de varianza factorial sobre las cuatro variables de respuesta que incluyó los efectos de área, condición lumínica, tratamientos y las interacciones entre estos factores.

Tabla 2. Valores de F y niveles de significancia de los factores probados: área (A), condición lumínica (C), tratamiento (T) y sus interacciones sobre la variación en el incremento en longitud (IL), hojas producidas (IH), número de inflorescencias (IN), número de achenios (AQ).

FUENTE	GL	F (IL)	F (IH)	F (IN)	F (AQ)
A	1,294	1.67	4.58	6.77 **	10.29 **
C	1,294	0.43	0.48	33.62 ***	64.25 ***
T	3,294	9.39 ***	4.03 **	5.67 **	5.10 **
S * C	1,294	7.40 **	9.47 **	9.17 **	17.57 ***
S * T	3,294	0.42	0.59	1.66	0.77
T * C	3,294	2.06 *	3.54 *	3.62 *	3.66 *
S*C*T	3,294	0.57	0.73	0.88	0.47

(*= $P < 0.05$, **= $P < 0.01$, ***= $P = 0.0001$)

Los términos de interacción (área * tratamiento) y (área * condición lumínica * tratamiento) no fueron significativos para ninguna de las variables de respuesta (Tabla 2), por lo tanto no serán consideradas en lo sucesivo.

El área y la condición lumínica no fueron significativos sobre el incremento en longitud de las plantas ni sobre el número de hojas producidas (Tabla 2). En contraste, las plantas del JB produjeron 74.6% más

semillas y 89% más inflorescencias que las plantas del CE. Las plantas establecidas en los sitios soleados produjeron 436% más achenios y 431% más inflorescencias que las plantas de sombra.

El factor tratamiento fue significativo sobre el desempeño de las plantas, indicando que las plantas fueron afectadas de manera distinta en función del tipo de daño al que fueron sometidas (Tabla 2).

La aplicación de los tratamientos de decapitación no disminuyó el crecimiento ni la reproducción de las plantas (Tabla 3).

En contraste, el tratamiento de defoliación al 50%, redujo drásticamente el crecimiento (incremento en longitud, producción foliar) y la reproducción de las plantas (número de inflorescencias y achenios producidos) (Tabla 3).

Tabla 3. Valores promedio \pm error estándar del incremento en longitud (IL), incremento en el número de hojas (NH), el número de inflorescencias (IN) y de achenios producidos (AQ) de acuerdo al tratamiento de herbivorismo: decapitación artificial = DEC ART, decapitación natural=DEC NAT, defoliación al 50% (DEF 50%). (Las letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos).

	IL (cm)	IH	IN	AQ
CONTROL	226.5 \pm 15.1 a	19.8 \pm 1.2 a	8.7 \pm 0.4 a	99.1 \pm 7.8 a
DEC ART	221.4 \pm 22.6 a	24.5 \pm 1.6 a	8.6 \pm 0.4 a	94.0 \pm 10.9 a
DEC NAT	244.6 \pm 29.4 a	19.7 \pm 2.2 a	10.3 \pm 0.7 a	106.5 \pm 22.5 a
DEF 50%	125.3 \pm 12.4 b	14.8 \pm 1.6 b	0.7 \pm 0.1 b	7.9 \pm 4.6 b

La interacción (área * condición lumínica) fue significativa (Tabla 2). Considerando los sitios soleados, se encontró que el crecimiento de las plantas del JB fue superior al de las plantas del CE en un 20%, mientras que la producción de inflorescencias y aquenios fue superior en un 200%.

En relación a los sitios sombreados también se encontraron diferencias en relación al área, encontrando en este caso un patrón contrario. El incremento en longitud, en el número de hojas, y el número de inflorescencias y aquenios producidos en las plantas del CE fue 53%, 16%, 22% y 52% mayor que en el JB.

El término de interacción (tratamiento * condición lumínica) fue significativo para ambos componentes del crecimiento y la reproducción de las plantas (Tabla 2). Este término indica que el efecto de los tratamientos de herbivorismo difiere con la calidad lumínica de los sitios. El incremento en longitud en las plantas control y en las que fueron defoliadas en los sitios sombreados fue superior al de las plantas de los sitios soleados sujetas a los mismos tratamientos (Fig. 5A).

Las plantas decapitadas naturalmente en los sitios soleados produjeron más hojas que las plantas establecidas en la sombra (Fig. 5B). La producción foliar de las plantas defoliadas en los sitios sombreados fue mayor que en las plantas de los sitios soleados sujetas al mismo tratamiento (Fig. 5B).

El número de cabezuelas y aquenios producidos por planta en las plantas de sol en los tratamientos control y de decapitación (artificial y natural) fue entre 4 y 6 veces superior a la producción de las plantas de sombra sujetas a los mismos tratamientos (Fig. 5C-D). Los efectos negativos de la defoliación sobre la reproducción fueron más marcados en las plantas de sombra (Fig. 5C y D).

Estos resultados en conjunto, indican que el desempeño de las plantas de sombra fue inferior al observado en las plantas de sol.

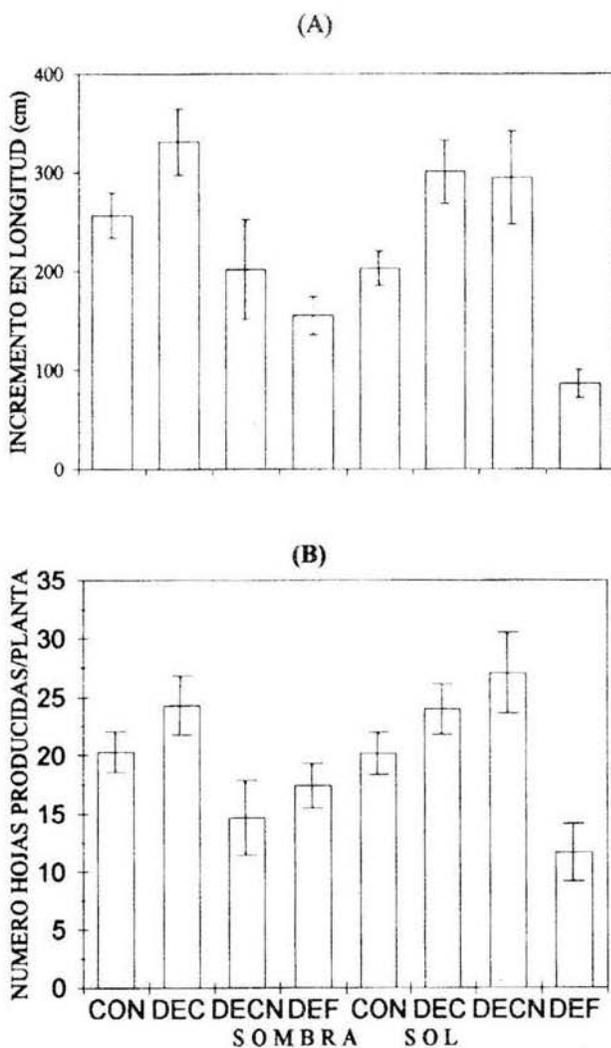


Figura 5. Incremento en la longitud de las plantas (A) y en el número de hojas producidas por planta (B), en plantas establecidas en sol y sombra y sujetas a cuatro tratamientos de herbivorismo: CON=control, DEC=decapitación artificial, DEC N=decapitación natural, DEF=defoliación al 50%. Las barras indican ± 1 error estándar.

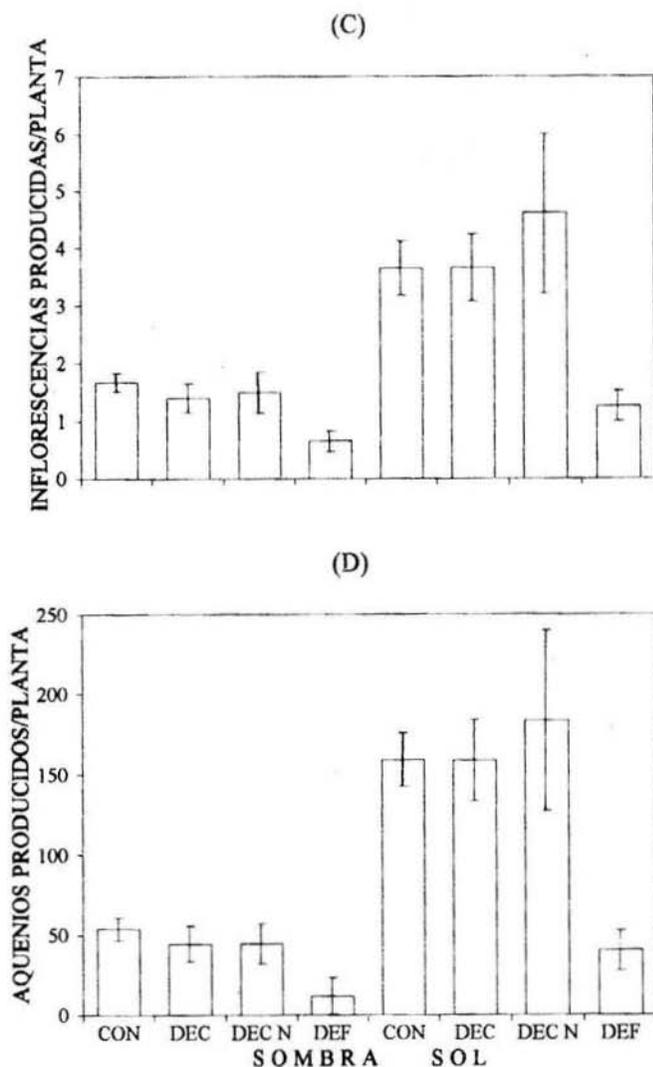


Figura 6. Número de inflorescencias producidas por planta (C) y número de aquenios producidos por planta (D) en plantas establecidas en sitios soleados y sombreados y sujetas a cuatro tratamientos de herbivorismo: CON=Control, DEC=Decapitación artificial, DEC N=Decapitación natural, DEF=Defoliación al 50%. Las barras indican ± 1 error estándar.

PATRONES DE DEFENSA EN PLANTAS DE SOL Y DE SOMBRA

En esta sección se determinó la variación en atributos físicos como la dureza y pubescencia foliar, así como la presencia de defensas químicas cuantitativas (fenoles, saponinas) y cualitativas (alcaloides y compuestos cianogénicos) en plantas de ambientes soleados y sombreados.

METODOS

Se eligieron 10 plantas en cada una de las cuatro localidades, utilizando para ello pares de coordenadas al azar como se describió anteriormente. Cada planta fue caracterizada por su dureza foliar, grado de pubescencia y presencia de metabolitos secundarios. Para determinar la dureza de las hojas se construyó un aparato con la sensibilidad apropiada para las hojas de esta especie (Fig. 7). Se ha demostrado que la calidad de las hojas dentro de una planta puede variar de acuerdo con algunos factores como su edad y posición (Coley 1980, 1983, Mooney y Gulmon 1985). Para hacer un muestreo de esta variación se utilizaron 6 hojas por planta (3 en el tallo; una apical, otra intermedia y otra caulinal; y 3 en las ramas) efectuando 25 mediciones por hoja. El promedio de estas mediciones para cada planta fue considerado como el valor promedio de dureza.

La pubescencia se estimó para las mismas plantas utilizando el diseño anterior. La densidad de tricomas se estimó con un microscopio compuesto (Olympus HD) con una cuadrícula graduada en el ocular, empleando siempre el objetivo 10X.

De cada hoja se realizaron 10 conteos de los tricomas presentes en el campo. La pubescencia por planta se consideró como el promedio de las mediciones para las seis hojas y se expresó como número de tricomas por mm^2 .

La defensa química se evaluó a través de pruebas cualitativas sobre cuatro grupos de metabolitos secundarios. La extracción de estos metabolitos se realizó a partir de las hojas de las plantas anteriormente marcadas. Para evaluar la presencia de defensas cuantitativas se aplicaron pruebas generales para fenoles y saponinas, mientras que para detectar defensas cualitativas se realizaron pruebas de alcaloides y compuestos cianogénicos.

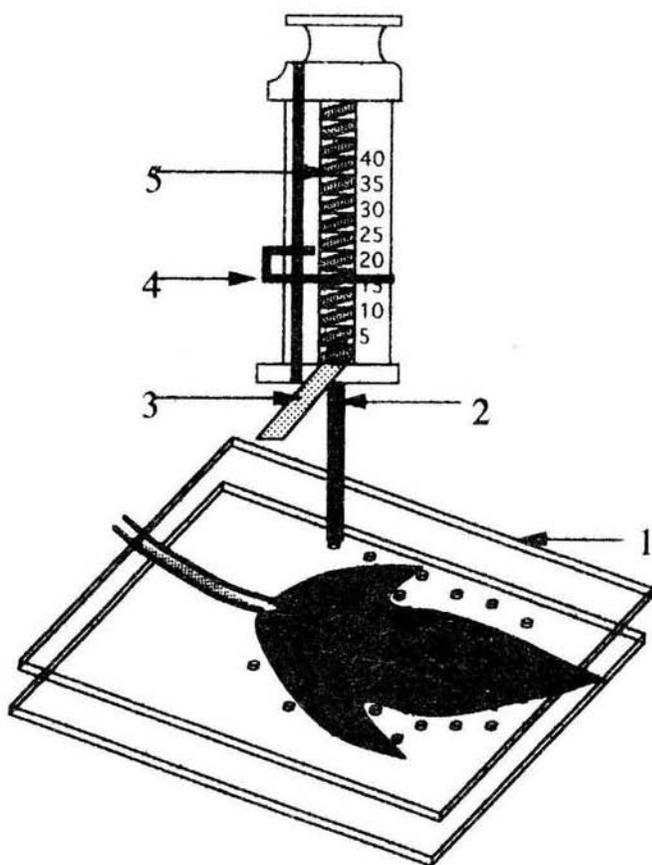


Figura 7. Las hojas se colocan entre las placas de acrílico perforadas (1). El clavo (2) se presiona contra la superficie de la hoja hasta que ésta es perforada. El elevador (3) desplaza al indicador (4), que muestra la distancia a la que fue comprimido el resorte.

RESULTADOS

Las variables de respuesta (dureza y pubescencia) se compararon por medio de análisis de varianza factoriales que incluyeron el área (JB y CE), la condición lumínica (sol y sombra) y la interacción entre ambos factores.

El área y el término de interacción no tuvieron un efecto significativo sobre la dureza de las hojas (Tabla 4). En contraste, la condición lumínica fue altamente significativa, encontrando que las hojas de plantas establecidas en los sitios soleados fueron en promedio 2 veces más duras que las hojas de plantas de sombra (Fig. 8A).

Ninguno de los tres factores probados tuvo efectos sobre la variación en la pubescencia foliar (Tabla 4, Fig. 8B).

Tabla 4. Valores de F y niveles de significancia de los factores probados para explicar la variación en la dureza y la pubescencia foliar: área (A), condición lumínica (C) y la interacción entre ambas.

FUENTE	GL	F (DUREZA)	F (PUBESCENCIA)
A	1,36	3.37	0.22
C	1,36	53.12 ***	3.23
A*C	1,36	1.43	0.16

(***=P=0.0001).

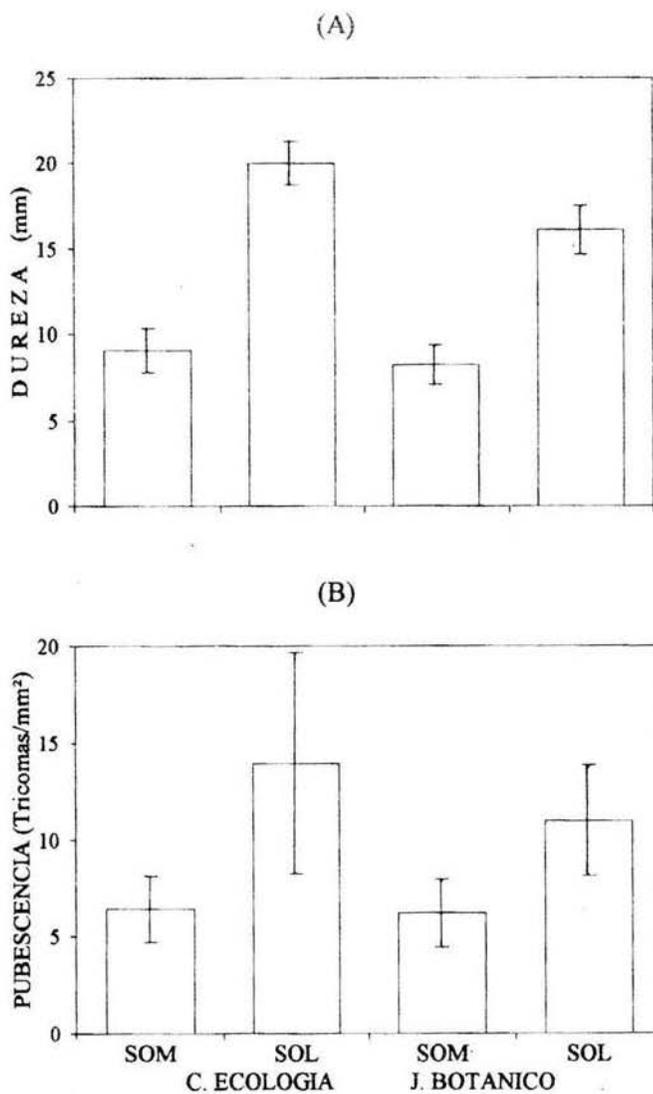


Figura 8. Promedio de dureza foliar (A) y densidad promedio de tricomas (B) por planta en plantas establecidas en el Pedregal de San Angel. (SOM=sitios sombreados, SOL=sitios soleados) Las barras indican ± 1 error estándar.

En cuanto a las defensas de tipo químico, se encontró presencia de compuestos fenólicos en todas las plantas, no se observaron diferencias entre plantas establecidas en sitios soleados y sombreados. Las pruebas para saponinas resultaron negativas para todas las plantas. Para la detección de alcaloides se aplicaron tres pruebas distintas, encontrando resultados negativos en todos los casos. No se encontró evidencia de actividad cianogénica.

EFECTO DE LA CALIDAD DEL FOLLAJE SOBRE EL DESEMPEÑO

DE *Sphenarium purpurascens*

Existe evidencia que sugiere que en algunas especies de plantas la dureza y la pubescencia foliar tienen valor defensivo disminuyendo la intensidad del daño por herbívoros (Coley 1980, 1983). Los resultados de la sección anterior mostraron que la dureza varía entre las plantas de acuerdo a las condiciones lumínicas de los sitios. Es probable que esta variación en la calidad del follaje de *Dahlia coccinea* se relacione diferencialmente con el patrón de consumo y el desempeño de *S. purpurascens* dependiendo de si se alimenta de plantas de sol o de sombra. Para evaluar esta posibilidad se diseñó un experimento controlando el origen del follaje (sol o sombra) consumido por chapulines en cautiverio.

MÉTODOS

Las plantas elegidas para este experimento (10 en cada sitio) fueron las mismas que las utilizadas para evaluar la dureza y pubescencia. A cada una de las 40 plantas se le asignó por sorteo un grupo de 8 chapulines del primer estadio de desarrollo. Estos chapulines se colectaron en el Pedregal de San Angel y fueron mantenidos individualmente en cajas Petri previamente marcadas. Cada grupo de 8 chapulines fue alimentado con follaje de la

misma planta durante el curso del experimento. La cantidad de follaje administrada fue de 2 discos de 200 mm² (cortados con un sacabocados) cada 48 horas . Las cajas Petri se colocaron sobre una mesa de trabajo cercana a una fuente natural de luz y fueron cambiadas constantemente de posición para evitar posibles efectos de sitio.

Las variables de respuesta evaluadas fueron la cantidad de tejido consumido, el incremento en peso y la longevidad de los chapulines. La cantidad de follaje ingerido por cada chapulín se determinó midiendo el área remanente de los discos que iban siendo retirados cada 48 hrs. Estos valores fueron sumados para determinar el consumo total por cada insecto. Las mediciones de la superficie de los discos se realizaron con un analizador de áreas (LI-COR 3100 Delta T Devices). El peso de los chapulines se determinó utilizando una balanza (Ohaus B 300 D), a los 0, 6, 17, 38 y 62 días del inicio del experimento. La longevidad se estimó realizando censos cada 48 hrs. Estos experimentos comenzaron a principios de julio y finalizaron a principios de septiembre de 1992 cuando los chapulines habían alcanzado el estado adulto.

RESULTADOS

Los efectos de la calidad del follaje sobre el desempeño de los chapulines se estimaron a través de un análisis de varianza que incluyó el efecto de área (CE y JB), la condición lumínica (sol y sombra) y la interacción entre ambos.

Los chapulines alimentados con follaje de plantas del JB consumieron 47% más tejido que los del CE (Tabla 5, Fig. 9A). Asimismo, los chapulines alimentados con follaje de plantas de sombra consumieron 342% más tejido que los alimentados con follaje de plantas de sol (Fig. 9A).

Tabla 5. Valores de F y niveles de significancia de los factores probados: área (A), condición lumínica (C) y su interacción, sobre el consumo de tejido, el incremento en peso y la longevidad de los chapulines.

FUENTE	CONSUMO	PESO	LONGEVIDAD
AREA (A)	3.93 *	0.18	3.21
COND. (C)	52.74 ***	10.57 **	21.65 ***
S * C	6.68 *	1.39	1.0

(*= $P=0.05$ **= $P=0.01$, ***= $P=0.0001$)

El análisis de la interacción mostró que los chapulines alimentados con follaje de plantas de sombra del JB consumieron 64% más que aquellos

que se alimentaron con follaje de plantas de sombra del CE. No hubo diferencias en el consumo entre los chapulines alimentados con follaje de plantas de los dos sitios soleados (Fig. 9A).

En relación al incremento en peso, sólo el efecto de la condición lumínica resultó significativo (Tabla 5). Los chapulines que se alimentaron con follaje de plantas de sombra alcanzaron el doble del peso que aquellos que consumieron follaje de plantas de sol (Fig. 9B).

El único factor que influyó sobre la longevidad fue la condición lumínica de los sitios (Tabla 5). La longevidad de los chapulines alimentados con follaje de plantas de sombra fue 60% mayor que las que se alimentaron con follaje de plantas de sol (Fig. 9C).

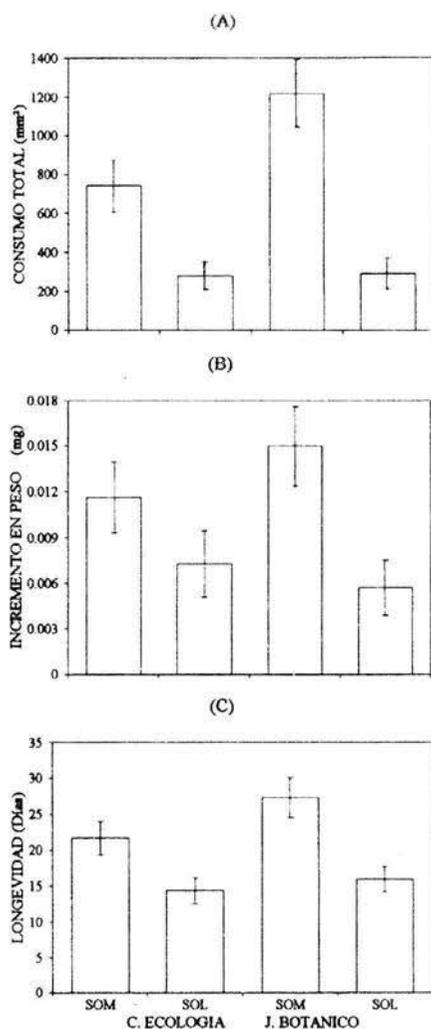


Figura 9. Cantidad total de tejido consumido (A), incremento en peso (B) y longevidad en chapulines (C), sometidos a un experimento controlando el lugar de origen del follaje que consumieron. (SOM=sitios sombreados, SOL=sitios soleados) (Las barras indican $1 \pm$ error estándar.

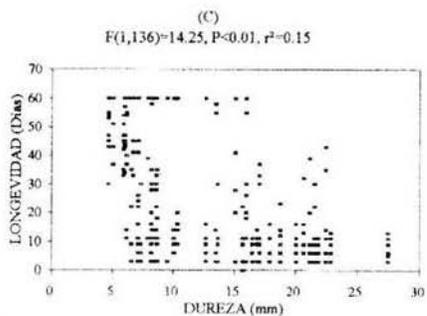
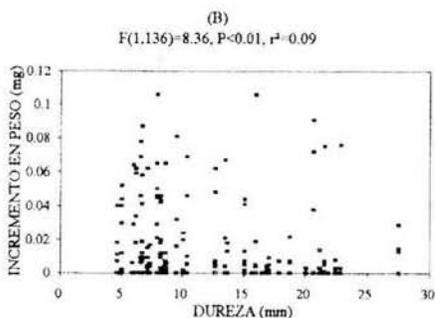
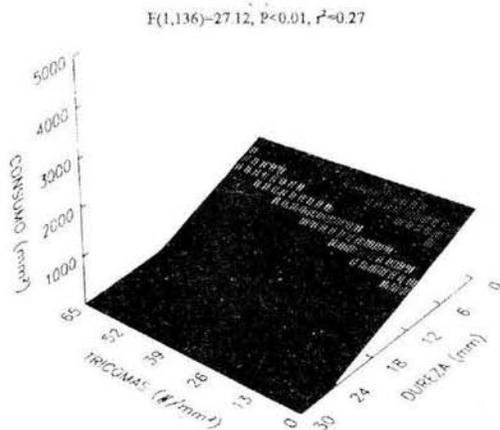


Figura 10. Análisis de regresión de la cantidad total de tejido consumido por los chapulines contra la dureza y pubescencia de las hojas (A), regresión entre el incremento en peso y la dureza foliar (B) y regresión entre la longevidad y la dureza foliar.

Para evaluar si las diferencias encontradas en el desempeño de los chapulines se deben a la variación en los atributos defensivos, se realizaron de análisis de regresión entre los componentes del desempeño de los chapulines y la variación en la dureza, la pubescencia y la interacción entre ambas. En estos análisis no se consideró el sitio de origen de las hojas.

El consumo de tejido por chapulines disminuyó conforme aumentó la dureza y la pubescencia de las hojas (Fig. 10A). El incremento en peso de los chapulines, así como su longevidad se relacionaron de manera inversa únicamente con la dureza de las hojas (Fig. 10B y C).

Es probable que los tres componentes del desempeño de los chapulines se encuentren relacionados entre sí, de modo que un mayor consumo de tejido conduzca a ganancias mayores en peso y por tanto en la longevidad.

Un análisis de correlación (Tabla 6) mostró que la relación entre el consumo de tejido, incremento en peso y longevidad de los chapulines fue estrecha y altamente significativa.

Tabla 6. Análisis de correlación entre la cantidad total de tejido consumido por los chapulines (CONSUMO), incremento máximo en peso (PESO) y su longevidad. Para cada par de variables se muestra su coeficientes de correlación y abajo de éste el valor de P.

	CONSUMO	PESO	LONGEVIDAD
CONSUMO	1.00	0.8624	0.9072
	0.0	0.0001	.00001
PESO	0.8264	1.00	0.8236
	0.0001	0.0	0.0001
LONGEVIDAD	0.9072	0.8236	1.00
	0.0001	0.0001	0.00



DISCUSION

En este trabajo se analizó la interacción de herbivorismo entre *Dahlia coccinea* y tres tipos de consumidores distintos, en función de la calidad lumínica (sol y sombra) de los sitios de establecimiento de las plantas.

De acuerdo a las teorías de la defensa óptima y de la calidad del habitat, se esperaban diferencias en los patrones de consumo foliar entre plantas establecidas en sitios soleados y sombreados. Sin embargo los niveles de herbivorismo encontrados en condiciones naturales no mostraron diferencias en ese sentido, sobre todo por que las tasas de consumo registradas en el campo fueron muy bajas. Estos niveles bajos de consumo podrían deberse a la edad de los chapulines en el momento de los censos. El tiempo en el que se realizó la medición de la tasa de herbivoría (julio de 1990) coincidió con los primeros dos estadios de desarrollo de estos animales. Se ha demostrado que los chapulines de los primeros estadios tienden a consumir una fracción mínima de las plantas disponibles en ese momento (Cano-Santana 1994, en preparación). Por esta razón y aún cuando *Dahlia coccinea* es una de las plantas más preferidas por *Sphenarium purpurascens* (Tovar y Mendoza, en preparación) los niveles de daño encontrados fueron muy bajos.

EL daño en condiciones naturales no se relacionó de manera negativa con el desempeño de las plantas debido probablemente a que su magnitud fue muy baja. En contraste, se encontró que la cantidad de inflorescencias y aquenios producidos por las plantas defoliadas fue mucho menor que la de las plantas control. Esto sugiere que el herbivorismo foliar podría tener efectos importantes sobre la adecuación de las plantas a corto y largo plazo si la cantidad de tejido perdido alcanza niveles elevados. El daño acumulado durante toda la época de crecimiento puede llegar a ser superior al 50% del área total de las plantas, sobre todo cuando los chapulines alcanzan su estado adulto (Cano-Santana 1994, en preparación). Por esta razón, estos resultados podrían ser una subestimación de los niveles de herbivorismo y de sus efectos en condiciones naturales. El contraste entre los efectos producidos por el daño en condiciones naturales y por el tratamiento de defoliación puede atribuirse además al tipo de daño ocasionado por el tratamiento. Se ha establecido al respecto, que las plantas se recuperan más rápido si la pérdida por herbivorismo se reparte en toda la planta que cuando la misma área es removida por defoliación de hojas completas o secciones grandes (Lowman 1983). En este sentido, aunque el daño en el campo puede llegar a ser considerable, se reparte en toda la planta y a lo largo del tiempo, mientras

que el tejido perdido por la defoliación artificial en este trabajo se concentró temporal y espacialmente.

El porcentaje de aquenios dañados en los sitios soleados fue el doble que en las plantas de sombra. Es importante señalar que la adecuación estimada a partir de la producción de aquenios es mucho mayor en las plantas de los sitios soleados, aún cuando el daño a los aquenios es muy alto en las plantas de estos sitios. En contraste, los niveles de daño en las plantas de sombra fueron más bajos, sin embargo, la escasa producción de inflorescencias y por tanto de aquenios, hace que la depredación de estructuras reproductoras adquiriera efectos potencialmente más negativos.

En relación a la simulación del daño por mamíferos, se encontró que el éxito reproductivo de las plantas decapitadas fue similar al de las plantas control. Estos resultados indican que la decapitación promovió cierta capacidad de compensación, sin embargo, como el experimento no fue diseñado para evaluar crecimiento compensatorio (Belsky 1986), no se sabe si la inversión realizada para reemplazar el follaje podría provocar un desbalance energético en los próximos ciclos de crecimiento. Esto podría afectar la cantidad de recursos dirigidos a los rizomas y afectar el crecimiento y la reproducción futuras, por lo que estos resultados deberán manejarse con precaución (Belsky 1986).

Ambas teorías predicen que un daño de la misma magnitud provocaría efectos más negativos en las plantas establecidas en los sitios sombreados. El análisis de la interacción entre la aplicación de los tratamientos de herbivorismo con la calidad lumínica de los sitios proporcionó evidencia en esa dirección. En todos los casos la producción de inflorescencias y aquenios de las plantas establecidas en la sombra fue mucho menor que en las plantas de los sitios soleados. El hecho de que la reproducción de las plantas control en los sitios sombreados haya sido menor que en las plantas de sol, sugiere que hay restricciones que disminuyen el potencial reproductivo de estas plantas.

Por esta razón, de acuerdo a la teoría de la calidad del habitat se esperaría que los niveles de defensa en las plantas de sombra fuera mayor. El análisis de los atributos relacionados con la defensa mostró lo contrario, que las hojas de plantas de sombra son la mitad de duras que las hojas de plantas de sol. Si los resultados del ensayo con dietas controladas se extrapolan a condiciones naturales, se podría suponer que el desempeño de los chapulines en términos de la cantidad de tejido consumido, incremento en peso y la longevidad sería mayor si se alimentaran de follaje de plantas de sombra. Sin embargo, estudios sobre la biología de *Sphenarium purpurascens*

demuestran que los individuos de esta especie tienden a concentrarse mayormente en los sitios soleados (Cano-Santana 1994, en preparación).

Es probable que existan otros factores que determinen que los chapulines no se distribuyan y no se alimenten preferencialmente de follaje de plantas de sombra a pesar de que éste pudiera ser mejor alimento. Una investigación sobre cuales podrían ser los factores que producen este patrón de distribución sería relevante ya que permitiría obtener más elementos para definir de manera más precisa los atributos que modelan esta interacción.

Debido a que los chapulines tienden a distribuirse mayormente en los sitios soleados, la probabilidad de que las plantas de estos sitios sean encontradas y consumidas por los chapulines es más alta que para las plantas de los sitios de sombra, por lo que de acuerdo a la teoría de la defensa óptima (Rhoades 1979), se esperaría en estas plantas niveles mayores de defensa que disminuirían el impacto negativo de los herbívoros. La mayor dureza foliar encontrada en las plantas de sol apoya esta propuesta.

La dureza mostró valor defensivo al relacionarse negativamente con el desempeño de los chapulines, sin embargo, es importante señalar que existe evidencia de que tanto la dureza como la pubescencia tienen un alto valor como atributos que disminuyen la pérdida de humedad y evitan la radiación excesiva (Givinish 1984). Es probable que la relación de la dureza foliar con

la defensa en *D. coccinea* pudo generarse en forma secundaria y no ser el resultado de la interacción inicial de la planta con su herbívoro (Dirzo 1984). Aún cuando sería difícil determinar el origen de estos atributos para el sistema estudiado aquí, se demostró que actualmente la dureza tiene valor defensivo.

Estos niveles de dureza podrían obligar a los chapulines a incrementar sus actividades de búsqueda para discriminar entre plantas bien defendidas y plantas susceptibles. En un estudio sobre las preferencias alimenticias de *S. purpurascens* a lo largo de su desarrollo, se encontró que los chapulines de los primeros estadios prefieren especies que presentan hojas más suaves, sin embargo en el estadio de adultos no se observó predilección por alguna de las especies probadas (Mendoza y Tovar, en preparación).

Esto podría relacionarse con el hecho de que en el experimento con dietas controladas los chapulines alimentados con follaje de plantas de sol consumieron una menor cantidad de tejido que aquellos que se alimentaron con follaje de plantas de sombra. Ya que los chapulines utilizados para el experimento se encontraban en la primera etapa de su desarrollo, la menor dureza del follaje de plantas de sombra pudo haber promovido su consumo.

Por otra parte, la limitante en la elección de alimento impuesta en el

experimento puede ser superada en condiciones naturales mediante el hábito generalista Cano-Santana y Oyama 1994 en prensa).

Es importante hacer notar que no se esperaban diferencias en el crecimiento y en la reproducción de las plantas a nivel de área (JB y CE), ya que ambas eran consideradas como réplicas. Sin embargo, se encontró que la reproducción en las plantas del JB fue significativamente mayor. Debido a que no se tomaron parámetros físicos de los sitios, no fue posible relacionar estas diferencias con una posible variación en la fertilidad del suelo, humedad, etc. La interacción área * condición lumínica mostró que las plantas de sol del JB se reprodujeron mejor que las del sitio soleado del CE. Esta diferencia es el resultado de la consideración anterior, sin embargo, en los sitios sombreados se encontró el patrón contrario, la reproducción en las plantas del CE fue superior a la registrada en el JB. Estas diferencias podrían relacionarse al ambiente lumínico, ya que el análisis de las fotografías hemisféricas demostró que la cantidad de radiación recibida en el JB sombra era casi tres veces menor que en el sitio sombreado del CE.

Los principales resultados obtenidos en este trabajo se resumen a continuación indicando como se comportaron los atributos determinados en función de las condiciones lumínicas de los sitios (Cuadro 1).

Cuadro 1. Muestra el comportamiento de los promedios obtenidos para atributo comparando entre plantas establecidas en sitios soleados y sombreados. El asterisco indica a que teoría apoya la evidencia obtenida a partir de cada atributo. Teoría de la defensa óptima (TDO) y teoría de la calidad del habitat (TCH).

ATRIBUTO	SOMBRA	SOL	TDO	TCH
Niveles de herbivorismo en el campo	=			
Desempeño de las plantas defoliadas	<		*	*
Dureza foliar	<		*	
Pubescencia foliar	=			
Cantidad de tejido consumido por chapulines en el experimento	>		*	
Peso alcanzado por los chapulines	>		*	
Longevidad de los chapulines	>			

A partir de los niveles de herbivorismo registrados en el campo no se pudo obtener evidencia que apoyara a alguna de las dos teorías debido a que el consumo de tejido fue similar en plantas de sol y sombra (Cuadro 1). El mayor desempeño alcanzado en los chapulines alimentados con follaje de plantas de sombra apoyó la teoría de la defensa óptima al mostrar que los chapulines consumieron y aprovecharon mejor el follaje de plantas de sombra, el cual en términos de dureza está menos defendido (Cuadro 1). El menor desempeño observado en las plantas defoliadas en los sitios de sombra apoya a ambas teorías. En ese sentido, de acuerdo a la teoría de la calidad del habitat se esperaría en estas plantas niveles mayores de defensa para

disminuir el impacto negativo de los consumidores. Sin embargo en este trabajo se encontró una mayor dureza en las hojas de plantas de sol (Cuadro 1). La mayor dureza foliar en estas plantas puede relacionarse al hecho de que la distribución de los chapulines no es similar entre ambos sitios. Los chapulines se concentran mayormente en los sitios soleados por lo que de acuerdo a Rhoades (1979) las plantas de los sitios soleados deberían estar mejor defendidas. La mayor dureza del follaje de las plantas de sol reportada en este trabajo aportó evidencia a favor de la teoría de la defensa óptima (Cuadro 1).

CONCLUSION

Considerando los resultados reportados en este trabajo se puede establecer que en general, las predicciones esperadas por la teoría de la defensa óptima se ajustaron mejor a este sistema que las propuestas por Coley *et al.* (1985).

Sin embargo la evidencia obtenida no es contundente, por lo que para lograr una estimación más completa de esta interacción se propone realizar una serie de acciones que permitan obtener resultados más precisos con los cuales se puedan analizar más objetivamente ambas teorías. Dichas acciones serían:

- a) Realizar un muestreo detallado del consumo de follaje en plantas de sol y de sombra, estimando el daño acumulado durante toda la época de crecimiento.
- b) Considerar una gama más amplia de atributos en las plantas para evaluar la variación en la defensa, ya que seguramente existen otras características además de la dureza y la pubescencia que puedan estar involucradas en la defensa de las plantas.
- c) Hacer evaluaciones de los niveles de defensa en las plantas a lo largo de la temporada de crecimiento.

- d) Realizar trasplantes recíprocos de plantas a condiciones soleadas y sombreadas y determinar como varían atributos como dureza, pubescencia, contenido de agua, etc. De esta manera se podría estimar la importancia de las condiciones físicas de los sitios de establecimiento de las plantas sobre la expresión de estos atributos.
- e) Realizar un registro preciso de la distribución espacial y temporal de los chapulines en ambos sitios.
- f) Tomar en consideración algunos parámetros físicos y químicos en relación con las características del suelo (fertilidad, disponibilidad de agua, etc).

LITERATURA CONSULTADA

- Abrahamson, W.G. 1975. Reproductive strategies in dewberries. *Ecology* **56**: 721-26.
- Alvarez, F.J., Carabias, J., Meave, J., Moreno-Casasola, P., Nava, D., Rodríguez, F., Tovar, C. y Valiente A. 1982. *Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Angel*. Lab. de Ecología, Fac. de Ciencias, U.N.A.M., México, 49 pp.
- Antonovics, J. 1980. *Concepts of resource allocation and partitioning in plants limits to action: The allocation of individual behavior*. Staddon, J.E.R. (Eds) Academic Press Inc.
- Belsky, A.J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* **127**: 870-92.
- Björkman, O. y Holmgren, P. 1963. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiologia Plantarum* **16**: 889-914.
- Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis on sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*. **28**: 355-77.
- Cano-Santana, Z. 1994. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. *Tesis doctoral*. Centro de Ecología/UACPyP del CCH, U.N.A.M., México (En preparación).
- y Oyama, K. 1994. Ambito alimenticio de tres especies de insectos herbívoros de *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae). *Southwest Entomol.* (en prensa).
- Cates, R. 1975. The interface between slugs and wild ginger: some evolutionary aspects. *Ecology* **65**: 391-400.

- Chazdon, R.L. y McClure, M.S. 1983. Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. *Oecologia* **73**: 525-32.
- Coleman, J.S. y C.G. Jones. 1988. A phytocentric perspective of phytochemical induction by herbivores. En: Raup, M. y D. Tallamy (eds). *Phytochemical induction by herbivores*. Wiley & Sons, N.Y.
- Coley, P.D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature* **284**: 545-46.
- , 1983 a. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* **53**: 209-33.
- , 1983 b. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology* **64**: 426-33.
- , 1986. Cost and benefits of defense by tannins in a neotropical tree. *Oecologia* **70**: 238-41.
- , Bryant, J.P. y Chapin, S.F.III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* **230**: 895-99.
- Cooper-Driver, G., Finch, S., Swain, T., y Bernays, E. 1977. Seasonal variation in secondary compounds in relation to the palatability of *Pteridium aquilinum*. *Biochemical Systematics and Ecology* **5**: 177-84.
- Crankshaw, D.R. y Langenheim, J.H. 1981. Variation in terpenes and phenolics through leaf development in *Hymenaea* and its possible significance to herbivory. *Biochemical Systematics and Ecology* **9**: 115-24.
- De la Cruz, M. y Dirzo, R. 1987. A survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a Mexican rain forest. *Biotropica* **19**: 98-106.

- Dement, W.A. y Mooney, H.A. 1974. Seasonal variation in the production of tannins and cyanogenic glycosides in the chaparral shrub, *Heteromeles arbutifolia*. *Oecologia* **15**: 65-76.
- Denno, R.F. y McClure, M.S. *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, Inc. USA 717 pp.
- Dethier, V.G. 1954. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution* **8**: 33-54.
- Dirzo, R. 1984. Insect-plant interactions: Some ecophysiological consequences on herbivory. En: Medina, E., Mooney, H.A. and Vázquez-Yanes, C. (Eds). *Physiological ecology of plant of the wet tropics*. Pags. 209-224. Dr. Junk Publishers, The Hague.
- . 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtlas" Veracruz. *Rev. of Biol. Trop.*, **35**: 119-31.
- y Harper, J.L. 1982. Experimental studies on slug-plant interactions. III Differences in the acceptability of individuals plants of *Trifolium repens* to slugs and snails. *Journal of Ecology* **70**: 101-17.
- Dixon, A.F.G. 1973. *Biology of Aphids*. Studies in Biology No. 44. Edward Arnold, London.
- Domínguez, X.A. 1979. *Métodos de Investigación Fitoquímica*. Limusa, México. 281 pp.
- Edwards, J. 1985. Effects of herbivory by moose on flower and fruit production of *Aralia nudicaulis*. *Journal of Ecology* **73**: 861-68.
- Edwards, P.J. y Wratten, S.D. 1980. *Ecology of Insect-Plant Interactions*. Studies in Biology No. 121. Edward Arnold, London.
- Ehrlich, P.R. y Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* **18**: 586-608.

- Ellis, W.M., Keymer, R.J. y Jones, D.A. 1977. The effect of temperature on the polymorphism of cyanogenesis in *Lotus corniculatus* L. *Heredity* **38**: 339-47.
- Van Emden, H.F. y Way, M.J. 1972. *Host-plants in the population dynamics of insects. Insect-Plant relationships*. Symposia of the Royal Entomological Society of London. No 6. Blackwell, Oxford.
- Farnsworth, N.R. 1966. Biological and phytochemical screening of plants. *J. Pharm. Sci.* **5**: 565-81.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Academic Press Inc.
- Fenny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. En: Wallace, J. (Ed). *Recent advances in phytochemistry, Biochemical interactions between plants and insects*. v **10**. Plenum, London, New York.
- Fraenkel, G. 1959. The raison d'etre of secondary plant substances. *Science* **129**: 1466-70.
- Gibberd, R., Edwards, P.J. y Wratten, S.D. 1988. Wound-induced changes in the acceptability of tree-foliage to Lepidoptera: whitin-leaf-effects. *Oikos* **51**: 43-7.
- Givinish, T.J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests En: Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanes, C. (Eds) *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Editorial Lugar. Pags: 51-84.
- Grime, J. P. 1979. *Life strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester.
- Hale, M.G. y Orcutt, D.V. 1987. *The physiology of plants under stress*. John Wiley & Sons. New York 206 pp.
- Harborne, J.B. 1983. *Introduction to Ecological Biochemistry*. Academic Press. N.Y.

- Harper, J.L. 1977. *Plant Population Ecology*. Academic Press. N.Y.
- Haukioja, E. 1980. On the role of plant defenses in the fluctuation of herbivore populations. *Oikos* **35**: 202-13.
- y Neuvonen, S. 1985. Induced long-term resistance of Birch foliage against defoliators: Defensive or incidental? *Ecology* **66**: 1303-08.
- Hodgkinson, K.C. 1974. Influence of partial defoliation on photosynthesis, photorespiration and transpiration by Lucerne leaves of different ages. *Australian Journal of Plant Physiology* **1**: 561-78.
- Jameson, D.A. 1963. Responses of individual plants to harvesting. *The Botanical Review* **29**: 532-94.
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* **20**: 249-75.
- . 1976. Reduction of *Mucuna andreana* (Leguminosae) seedling feeding by artificial seed damage. *Ecology* **57**: 826-28.
- Kulman, H.M. 1971. Effects of the insect defoliation on growth and mortality of trees. *Annual Review of Entomology* **16**: 289-324.
- Larcher, W. 1983. *Physiological plant ecology*. Springer-Verlag Berlin, 303 pp.
- Lawton, J.H. 1976. The structure of the arthropod community on bracken. *Botanical Journal of the Linnean Society* **73**: 187-216.
- Louda, S.M. 1982. Distribution ecology: Variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecological Monographs* **52**: 25-41.
- . 1984. Herbivory effect on stature, fruiting and leaf dynamics of a native crucifer. *Ecology* **65**: 1379-86.

- , Huntley, N. y Dixon, P.M. 1987. Insect herbivory across a sun/shade gradient: response to experimentally-induced *in situ* plant stress. *Acta Oecologica* **8**: 357-63.
- Lowman, M.D. 1983. Effects of different rates and methods of leaf area removal on rain forest seedlings of coachwood *Ceratopetalum apetalum*. *Australian Journal of Botany* **30**: 477-83.
- Maiorana, V.C. 1981. Herbivory in sun and shade. *Biological Journal of the Linnean Society* **15**: 151-56.
- Marquis, R.J. 1984 Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* **226**: 537-39.
- Matson, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **11**: 119-61.
- McBrien, H., Harmsen, R. y Crowder, A. 1983. A case of insect grazing affecting plant sucesion. *Ecology* **64**: 1035-39.
- McCrea, K.D. y W.G. Abrahamson. 1987. Variation in herbivore infestation: Historical v.s. Genetic factors. *Ecology* **68**: 822-27.
- McKey, D. 1974. Adaptive patterns in alkaloid physiology. *American Naturalist* **108**: 305-20.
- McNaughton, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: Grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist* **113**: 691-703.
- , 1983. Physiological and ecological implications of herbivory. En: Lange, O.L., Osmond, C.B., Nobel, P.S. y Ziegler, H. (Eds). *Encyclopedia of plant physiology* Vol 12: Functional responses to the chemical and biological environment. Pags: 657-77. Springer-Verlag, New York.
- y Tarrant, J.L. 1983. Grass leaf silicification: Natural selection for an inducible defense against herbivores. *Proc. Nat. Aca. Sci. U.S.A.* **80**: 13-19.

- Meidener, H. 1970. Effects of photoperiodic induction and debbuding in *Xanthium pennsylvanicum* and of partial defoliation in *Phaseolus vulgaris* on rates of net photosynthesis and stomatal conductances. *Journal of Experimental Botany* **21**: 164-69.
- Mendoza, A., Piñero, D. y Sarukhán, J. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* **75**: 545-54.
- Monney, H.A. y Gulmon, S.L. 1982. Constrains on leaf structure and function in reference to herbivory. *BioScience* **32**: 198-206.
- Okuda, T. 1987. The phenotypic variation of *Glochidion obovatum* Sieb. et Zucc. in relation to the deer browsing. *Hikobia* **10**: 13-19.
- Oyama, K. 1984. Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de *Chamaedorea tepejilote* (Palmae). *Tesis Licenciatura*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Oyama, K. y Mendoza, A. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction and survival of a neotropical dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica* **22**: 119-23.
- Paige K.M. and Whitman T.G. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of beign eaten. *The American Naturalist* **129**: 407-16.
- Pillemer, E.A. y Tingey, W.M. 1976. Hooked trichomes: a physical barrier to a major agricultural pest. *Science* **193**: 482-84.
- Pollar, A.J. 1986 Variation in *Dnidoscolus texanus* in relation to herbivory. *Oecologia* **70**: 411-13.
- Polley, H.W. y Detling, J.K. 1988. Herbivory tolerance of *Agropyron smithii* populations with different grazing histories. *Oecologia* **77**: 261-67.

- Rausher, M.D. y Fenny, P. 1980. Herbivory, plant density and plant reproductive success: The effect of *Batus philenor* on *Aristolochia reticulata*. *Ecology* **61**: 905-17.
- Rockwood, L.L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology* **54**: 1363-69.
- Rhoades, D.F. 1979. Evolution of plant chemical defenses against herbivores. En: Rosenthal, G.A. y Janzen, D.H. *Herbivores their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press.
- Rhoades, D.F. y Cates, R.G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. En: Wallace, J. (Ed). *Recent advances in phytochemistry. Biochemical interactions between plants and insects*, **10**: 168-213. Plenum, London, New York.
- Rosenthal, G.A. y Janzen, D.H. 1979. *Herbivores their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press.
- Ruess, R.W. 1988. The interaction of defoliation and nutrient uptake in *Sporobolus kentrophyllus*, a short-grass species from the Serengeti Plains. *Oecologia* **77**: 550-56.
- Scheltes, P. 1978. The condition of the host plant during the aestivation-diapause of the stalk borers *Chilo partellus* and *Chilo orichalcociliella* (Lepidoptera, Pyralidae) in Kenya. *Ent. exp. and appl.*, **24**: 479-88.
- Schillinger, J.A. y Gallun, R.L. 1968. Leaf pubescence of wheat as a deterrent to the cereal leaf beetle, *Oulema melanopus*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **61**: 900-3.
- Schults, J.C. y Baldwin, I.T. 1982. Oak leaf quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae. *Science* **217**: 149-51.
- Scriber, J.M. 1977. Limiting effects of low-water content on the nitrogen utilization, energy budget and larval growth of *Hyalophoro cecropia* (Lepidoptera, Saturniidae). *Oecologia* **28**: 269-87.

- Singh, B.B., Hadley, H.H. y Bernard, R.L. 1971. Morphology of pubescence in soybeans and its relation to plant vigor. *Crop. Sci.* 11: 13-16.
- Stanton, N. 1975. Herbivore pressure on two types of tropical forests. *Biotropica* 7: 8-11.
- Stephenson, A.G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology* 61: 57-64.
- Taylor, T.N. and Scott, A.C. 1983. Interactions of plants and animals during the Carboniferous. *BioScience* 33: 488-493.
- Tempel, A.S. 1981. Field studies of the relationship between herbivore damage and tannin concentration in Bracken *Pteridium aquilinum* Kuhn. *Oecologia* 51: 97-106.
- Tinoco, C. y Vázquez-Yanes, C. 1983. Diferencia en poblaciones de *Piper hispidum* bajo condiciones de luz contrastante en una selva alta perennifolia. *Biotica*. 8: 281-93.
- Tovar, E. y Sánchez C. 1994. Ecología de forrajeo de *S. purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) en la reserva del Pedregal de San Angel, México, D.F. Tesis de Licenciatura (en preparación).
- Valiente-Banuet, A. y de Luna, E. 1990. Una lista florística actualizada de la reserva del Pedregal de San Angel, México, D.F. *Acta Botánica de México* 9: 13-30.
- Whittaker, R.J. y Fenny, P. 1971. Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science* 171: 757-70.
- Young, T.P. 1986. Increased thorn length in *Acacia depranobium*: an induced response to browsing. *Oecologia* 71: 436-38.
- Zar, J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall Pub., N.Y.

APENDICE DE EXTRACCION DE METABOLITOS SECUNDARIOS

De cada una de las cuarenta plantas utilizadas para la detección de defensas, se colectaron muestras de follaje tanto del tallo como de ramas. Las muestras individuales fueron maceradas y colocadas en tubos marcados. Posteriormente se agregó una solución de metanol al 60% colocando las muestras en baño María durante 10 minutos. Se realizaron 4 repeticiones por planta para cada grupo de metabolitos.

Para observar la presencia de compuestos fenólicos se agregaron 3 gotas de cloruro férrico a cada tubo. La prueba se consideraba positiva si se observaba que el extracto se teñía de azul oscuro o negro.

La actividad cianogénica se probó agregando tolueno suficiente para cubrir el tejido en cada tubo, colocando una tira de papel filtro sumergido previamente en picrato de sodio sin que entrara en contacto con la solución. Los tubos fueron tapados y colocados en la estufa durante 48 hrs a una temperatura de 18 °C. La prueba se consideraba positiva si el papel filtro se tenía de rojo.

La presencia de alcaloides se evaluó utilizando tres pruebas distintas: Meyer, Dragendörff y Wagner. La observación de espuma durante el baño María indicaba la presencia de saponinas. Para detalles de las técnicas (ver Farnsworth 1966, Domínguez 1979, Harborne 1985).

AMR
152L
1994



316



UNAM

FECHA DE DEVOLUCIÓN

El lector se obliga a devolver este libro antes
del vencimiento de préstamo señalado por el
último sello

- 1 NOV 2011



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO