

17  
2EJ



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

## FACULTAD DE CIENCIAS

INFLUENCIA DE LA HETEROGENEIDAD EDÁFICA  
EN LA ASIGNACIÓN DE RECURSOS Y EN LA HERBIVORÍA  
DE *DIALIUM GUIANENSE* (CAESALPINIACEAE):  
CONSECUENCIAS ECOLÓGICAS Y EVOLUTIVAS

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
B I Ó L O G A  
P R E S E N T A

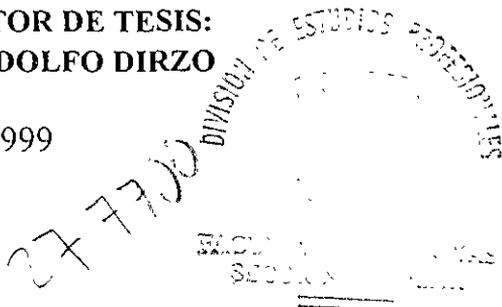
KARINA BOEGE PARÉ



DIRECTOR DE TESIS:  
DR. RODOLFO DIRZO

1999

TESIS CON  
FOLIO DE ORIGEN





Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO**  
**Jefa de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis

Influencia de la heterogeneidad edáfica en la asignación de recursos y en la herbivoría de *Dialium guianense* (Caesalpiniaceae): consecuencias ecológicas y evolutivas.

realizado por Karina Boege Paré

con número de cuenta 9455593-8, pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez

Propietario Dr. Daniel Piñero

Propietario Dr. Luis Eguarte Fruns

Suplente Dr. Francisco Espinosa García

Suplente Dr. Zenón Cano Santana

*Edna María Suárez Díaz*  
**Consejo Departamental de Biología**  
Dra. Edna María Suárez Díaz

## AGRADECIMIENTOS

A Rodolfo Dirzo, por su inigualable calidad como persona, asesor, amigo y académico. Por haberme abierto la puerta hacia la ecología tropical, evolutiva y de la conservación, por su valiosa compañía y enseñanza en el campo y en el laboratorio. Por la dedicación con la que dirigió el presente trabajo, desde que planteamos las primeras preguntas hasta el último detalle editorial. Por el apoyo financiero para la realización de mi tesis, que fue posible gracias su presupuesto operativo del Instituto de Ecología, UNAM, y del Programa Pew in Conservation and the Environment. Por la admiración y el cariño que le tengo, gracias.

A los sinodales de mi tesis, Dr. Daniel Piñero, Dr. Francisco Espinosa, Dr. Luis Eguiarte, y Dr. Zenón Cano, por la premura y cuidado con la que realizaron la revisión de mi tesis; por sus valiosos comentarios y discusiones que permitieron el enriquecimiento de la misma.

A Ek, por acompañarme en el descubrimiento de las selvas tropicales, por crecer a la par conmigo, por compartir tantos sueños, angustias y alegrías, por una amistad más allá de los trastropiezos; por aguantar las desventuras de mi apodo y mis mal humores durante nuestras salidas de campo. Sin ti, difícilmente esta aventura hubiera sido igual.

A Santiago Sinaca, por su maravillosa dedicación a las selvas tropicales y por compartirla conmigo; por su invaluable ayuda en el campo y por tan agradable compañía.

A Ricardo Frías, por s colaboración en la planeación del presente trabajo, por su valiosa ayuda en el campo, por compartir conmigo la estación Chajul y las maravillas de la selva.

A la Dra. Rachel Mata, por todo el apoyo y asesoría que me ofreció; por permitirme trabajar en su laboratorio para llevar a cabo los análisis químicos. En su laboratorio, Blanca, Laura, Isabel y Maricarmen me brindaron su valiosa ayuda y paciencia ante mis múltiples dudas químicas.

A Eckart, Luisa y Martín, por la vida entera, por el apoyo incondicional a mis decisiones; por inyectarme esta pasión por la naturaleza en algún momento de mi infancia; por ser una familia maravillosa.

A Gabriel, Foco, Manuel (el Búho), Alejandra, Aurora, Armando, Néstor, Cecilia, Rodrigo, Raul Iván, Raul Alcalá, Yolanda, Gume, Gina, Reina, César, Fernando, Lalo, al otro Lalo, a Juan Fornioni, Horacio Paz, a Lissy Colcy, Miguel Martínez, Fernando

Carrillo, Cristina Siebe, Anurag, Jennifer y Emilio; a todos ellos gracias por la ayuda y apoyo prestado en múltiples etapas de este trabajo.

-- A Marisol, Manuel, Rafael, Mario, Moisés, Dalia , Mayra, Doña Blanca, Ramón, Paula, Don Armando, Chankin, y a todos los de la estación biológica Chajul. Gracias a ellos mi estancia en ella fue posible y muy agradable.

A Sr. Froilán Meraz del CIMMYT, por su amabilidad y donación de los ejemplares de los herbívoros necesarios para la realización de una parte de este trabajo.

## RESUMEN

Con base en la teoría de la asignación de recursos, varias hipótesis predicen una correlación negativa entre la disponibilidad de los mismos y la cantidad de defensas producidas por las plantas que evitan o reducen el consumo por los herbívoros. Esta relación conduce a la expectativa de que en ambientes con recursos limitantes las plantas desplegarían un menor crecimiento y una mayor capacidad defensiva contra los herbívoros. En el presente estudio evalué esta relación a un nivel intraespecífico, con dos poblaciones de *Dialium guianense*, especie arbórea codominante de la selva Lacandona. Ambas poblaciones crecen en sitios adyacentes a la Estación Biológica Chajul, Chiapas, bajo el mismo régimen climático y mismo tipo de vegetación, pero con condiciones edáficas contrastantes: el *Aluvión*, que, por influencia del Río Lacantún posee condiciones favorables para el crecimiento de las plantas en términos de disponibilidad de materia orgánica y agua; y el *Lomerío*, que por su ubicación y textura del suelo, presenta condiciones más rigurosas para las plantas.

Los individuos del sitio Aluvión desplegaron un crecimiento mayor que los del Lomerío, mientras que estos últimos tuvieron una producción mayor de fenoles potencialmente defensivos. Esta asignación diferencial de recursos tuvo efectos evidentes en la relación de las plantas con sus herbívoros. Los individuos del sitio Lomerío, posiblemente con un potencial defensivo mayor, presentaron niveles de herbivoría significativamente menores que los del Aluvión. La relación entre la cantidad de metabolitos secundarios y la calidad del follaje como alimento para los herbívoros también fue congruente con pruebas de preferencia y aceptabilidad realizadas con herbívoros generalistas, que prefirieron las plantas del Aluvión.

Los resultados de un experimento de trasplantes recíprocos mostraron que las plantas trasplantadas al sitio Aluvión, independientemente de su población de origen, crecieron más y tuvieron una herbivoría mayor que las plantas trasplantadas al sitio Lomerío. Estos resultados sugieren que la variación en los patrones de crecimiento y producción de metabolitos secundarios (fenoles) de *D. guianense* es producto de la plasticidad fenotípica de las plantas. Esta relación es compatible con la hipótesis del balance carbono/nutrientes. Este trabajo constituye el primer estudio de i) cómo la heterogeneidad edáfica se relaciona con la variación intraespecífica en el crecimiento y la asignación de recursos a la defensa; ii) cómo tal variación podría repercutir en la relación de las plantas de *D. guianense* con sus herbívoros, y iii) el origen de dicha variación. Este estudio sugiere que la heterogeneidad edáfica puede tener una ingerencia significativa en la interacción planta-herbívoro.

## CONTENIDO

	Página
INTRODUCCIÓN-----	1
Patrones de variación en la defensa química de las plantas-----	3
Hipótesis sobre los patrones defensivos de las plantas-----	6
Mecanismos que promueven la variación intraespecífica en la defensa-----	12
Preguntas y objetivos-----	15
SITIO DE ESTUDIO-----	18
SISTEMA DE ESTUDIO-----	21
MÉTODOS	
Crecimiento-----	23
Metabolitos secundarios-----	24
Herbivoría-----	26
Pruebas de preferencia y aceptabilidad-----	28
Trasplantes recíprocos-----	30
RESULTADOS	
Crecimiento-----	33
Metabolitos secundarios-----	36
Herbivoría-----	38
Pruebas de preferencia y aceptabilidad-----	40
Trasplantes recíprocos-----	43
DISCUSIÓN-----	49
LITERATURA CITADA-----	65

## INTRODUCCIÓN

Las plantas viven en un complejo ecológico en el que diversas fuerzas ambientales bióticas y abióticas determinan su sobrevivencia y regulan la dinámica de sus poblaciones (Harper 1977). El potencial de estas fuerzas para actuar como presiones de selección se ve reflejado en la gran cantidad de adaptaciones morfológicas y ecofisiológicas desplegadas por las plantas, que les permiten sobrevivir en condiciones ambientales específicas.

Por un lado, factores como la disponibilidad de nutrientes, agua o luz tienen una influencia importante en el desempeño y en la adecuación de las plantas. En ambientes en donde uno o varios de estos factores abióticos son limitantes, es frecuente observar adaptaciones morfológicas y ecofisiológicas de las plantas que les permiten sobrevivir bajo este tipo de estrés. Un ejemplo espectacular de las adaptaciones morfofisiológicas que las plantas han desarrollado es el caso de los árboles de mangle (*Rhizophora*), que gracias a la modificación de sus troncos y raíces, así como al desarrollo de neumatóforos o glándulas de secreción de sal (Waisel *et al.* 1991) pueden establecerse en zonas completamente inundadas y de alta salinidad. En contraste con estas modificaciones tan variadas y visibles al ojo humano, otras adaptaciones ecofisiológicas son menos aparentes, tales como el desarrollo de tasas de crecimiento y de fotosíntesis lentas, que están relacionadas con una demanda mínima y absorción lenta de nutrientes (Chapin 1991a). Estas estrategias ecofisiológicas forman parte de un sistema centralizado de respuesta al estrés, que involucra cambios en los balances hormonales y del carbono, en las relaciones hídricas, y en el uso de los nutrientes adquiridos (Chapin 1991b).

Por otro lado, las plantas también tienen que lidiar con un ambiente de interacciones bióticas como la competencia, herbivoría, infección patogénica, dispersión y polinización, entre otras. Por su universalidad e influencia en la adecuación de las plantas, la herbivoría es considerada como un factor de importancia selectiva de las plantas (Hartley y Jones 1997, Marquis 1992), así como una de las fuerzas bióticas más

importantes en la regulación de las poblaciones de plantas (Harper 1977, Dirzo 1984) y como un factor determinante de la estructura y dinámica de las comunidades vegetales (Crawley 1997, Herms y Mattson 1992, Janzen 1979). El efecto más evidente de la herbivoría sobre las plantas es la remoción de sus tejidos. A pesar de que la consecuencia inmediata de esta actividad resulta en la disminución de las tasas fotosintética y de crecimiento (Chapin 1991a), el impacto en el desempeño y adecuación de las plantas es variable en el tiempo y en el espacio. Este impacto depende del valor del tejido consumido, de la disponibilidad de recursos, de la intensidad y frecuencia del daño, del fenostado de la planta, así como de las fluctuaciones en la dinámica poblacional de plantas y herbívoros (Dirzo 1984, Marquis 1991).

La consecuencia evolutiva de esta interacción, desde un punto de vista fitocéntrico, es la evolución de diversas estrategias adaptativas que permiten a las plantas disminuir los costos de la pérdida de tejidos. Estas estrategias incluyen el desarrollo de cierta tolerancia, con la cual las plantas pueden soportar y/o compensar ciertos niveles de daño (Karban y Baldwin 1997), o bien algún tipo de resistencia que impida o limite el consumo de sus tejidos (Weis 1992). Esta resistencia se expresa en la producción de defensas físicas, químicas y/o biológicas. Estas defensas son consideradas como constitutivas cuando se encuentran de manera permanente en la planta, o bien como inducidas cuando son producidas como consecuencia de un daño previo ocasionado por el ataque de los consumidores (Karban y Baldwin 1997). Las defensas químicas también se han clasificado, dependiendo del efecto que tienen sobre los herbívoros, en sustancias tóxicas que pueden provocar hasta la muerte de los consumidores, o en sustancias reductoras de digestibilidad, que simplemente disminuyen la calidad nutricional de los tejidos vegetales (Fox 1981). El hecho de que el éxito de estas estrategias dependa de su impacto en las comunidades de herbívoros y a su vez de las adaptaciones que éstos manifiesten, hace de esta interacción un juego evolutivo, por definición, muy dinámico (Harper 1977).

Para que cualquiera de las estrategias de defensa de las plantas sea susceptible de moldearse por la selección natural, es esencial que i) existan variaciones en los

caracteres determinantes de la herbivoría dentro de la población; *ii*) esta variación provoque distintos niveles en la adecuación de los individuos de la misma y *iii*) dichos caracteres sean determinados genéticamente (*i.e.*, que exista variación genética aditiva) de manera de que sean heredables a generaciones subsecuentes.

A pesar de que los efectos ecológicos y evolutivos ejercidos por el ambiente abiótico y/o biótico han sido bien explorados en diversas especies de plantas (ver Crawley 1997), son pocos los trabajos que consideran la covariación entre los mismos. Al analizar de manera simultánea la influencia de los escenarios biótico y abiótico sobre las plantas, es posible identificar adaptaciones que les permiten sobrevivir bajo una combinación específica de fuerzas ambientales.

### **Patrones de variación en la defensa química de las plantas**

Un ejemplo de la variación en los mecanismos de defensa es la diversidad en calidad y cantidad de metabolitos secundarios presentes en las plantas. Estos compuestos son frecuentemente interpretados como elementos defensivos en contra del ataque por herbívoros. En diversos trabajos ha sido comprobado que su presencia disminuye el consumo de tejidos vegetales, lo cual puede incrementar la adecuación de las plantas (p. ej. Coley y Barone 1996, Crawley 1997, Dirzo 1984, Rhoades 1979). Específicamente, dentro de los metabolitos secundarios, el grupo de los fenoles ha sido identificado como el más extenso dentro de aquellos con alguna importancia ecológica para las plantas y sus herbívoros (McKey *et al.* 1978). Además, algunos trabajos han demostrado su efectividad para reducir la calidad nutricional de los tejidos vegetales (Harbone 1993).

A pesar de su carácter adaptativo, no todas las plantas producen los mismos tipos o concentraciones de defensas químicas, lo que da pie a dos suposiciones. Por un lado, que la magnitud de la presión de selección que ejercen los herbívoros sobre los caracteres defensivos de las plantas es variable y, por lo tanto, que la expresión fenotípica de la defensa puede ocurrir en función del balance entre los costos y beneficios de la misma, bajo determinadas condiciones ambientales (Dirzo y Harper

1982, Simms 1992). Por otro lado, que si la producción de metabolitos secundarios tiene costos ecofisiológicos, éstos son justificados únicamente cuando son menores que los beneficios que la defensa confiere (Simms 1992). Estos costos incluyen la biosíntesis, transporte, acumulación y almacén de productos a través de diversas rutas metabólicas, así como la energía y los elementos asignados a estos productos; dichos recursos no pueden ser utilizados simultáneamente para funciones de crecimiento o de reproducción (Zangerl y Bazzaz 1992).

El estudio de la variación en los niveles de defensa de las plantas ha estimulado la realización de diversos trabajos que tratan de definir bajo qué condiciones algunas se encuentran mejor defendidas que otras y cuáles son las fuerzas ambientales que determinan esta variación (Marquis 1992). Uno de los factores ambientales que pudiera generar tal variación en la expresión fenotípica de la defensa es la calidad del suelo en la que crecen las plantas. Algunos trabajos pioneros sugieren que la calidad del suelo en que crecen las plantas puede desencadenar efectos ecológicos que se escalan hasta el nivel de la interacción planta-herbívoro (Bryant *et al.* 1987, Coley 1987a, Hunter y Shultz 1995, Louda y Collinge 1992, McKey *et al.* 1978).

Las variaciones edáficas en las selvas amazónicas y la presencia de ríos negros con altos contenidos de ácidos húmicos llevaron a Janzen (1974) a proponer una correlación negativa entre la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la cantidad de defensas químicas presentes en el follaje de las plantas. Janzen explicó la presencia de los ríos negros como consecuencia del lavado de metabolitos secundarios (*e.g.* taninos) del follaje de selvas establecidas en suelos de arenas blancas, los cuales tienen una disponibilidad muy baja de nutrientes. En contraste, encontró que la presencia de ríos claros está asociada con selvas establecidas en suelos ricos en nutrientes, lo que da pie al supuesto de que el follaje de las mismas contiene menor cantidad de dichos metabolitos secundarios.

La explicación que Janzen dio a esta correlación está basada en los costos de producción de los tejidos fotosintéticos, que se incrementan conforme aumenta el estrés edáfico (Chapin 1991b, Larcher 1995). Es por esta razón que, según Janzen (1974), en

plantas que crecen bajo condiciones de estrés, el incremento en la producción de defensas químicas resulta de valor adaptativo, mientras que para las plantas establecidas bajo abundancia de recursos el reemplazamiento de los tejidos perdidos resulta menos costoso, pues la gran disponibilidad de recursos les permite compensar dicha pérdida.

McKey *et al.* (1978) evaluaron la correlación propuesta por Janzen en un trabajo comparativo entre dos selvas perennifolias de Uganda y Camerún. Los autores encontraron evidencias correlativas de que la cantidad de defensas químicas (fenoles) en la vegetación de ambas selvas es influida por la calidad de los suelos. También observaron que la diferencia en la calidad nutricional del follaje tiene consecuencias directas en la dieta folívora de los monos *Colobus guereza* y *C. satanas*. En la selva de Uganda, la dieta de *C. guereza* está basada en un 75% por hojas de las especies arbóreas más comunes, mientras que en la de Camerún *C. satanas* se alimenta solamente en un 37% de hojas, complementando su dieta con semillas. Las especies de plantas de la selva de Uganda, crecen sobre suelos considerablemente ricos en nutrientes y con buena fertilidad, con un pH ligeramente ácido (5.92). Estas especies presentaron una cantidad de compuestos fenólicos considerablemente menor que las especies de árboles más comunes de la selva en Camerún, que crecen en un suelo arenoso con un pH de 3.92, condición que impide la actividad de las bacterias nitrificantes y disminuye la disponibilidad de elementos como el fósforo y el molibdeno. La explicación última (evolutiva) que McKey *et al.* (1978) propusieron, implica que los costos de la herbivoría se reflejan en la inversión adaptativa de recursos que las plantas asignan a la producción de defensas químicas.

Otros trabajos han relacionado de manera tangencial algunas condiciones específicas de disponibilidad de nutrientes con la aceptabilidad de los tejidos vegetales y el desempeño de los herbívoros. Scriber (1977) encontró un decremento en el crecimiento de larvas que se alimentan de tejidos con contenidos bajos en nitrógeno y agua. Bryant *et al.* (1987) demostraron que la fertilización del suelo con nitrógeno provoca una reducción en los contenidos de taninos condensados y fenoles, así como en el valor nutricional de las hojas de *Populus tremuloides* (Betulaceae) para sus insectos

fitófagos. Estos resultados hicieron evidente que el balance carbono/nutrientes en las plantas tiene una influencia importante en la calidad de las hojas como alimento para sus herbívoros, al modificar la concentración de nitrógeno y de metabolitos defensivos.

### **Hipótesis y teorías sobre los patrones defensivos de las plantas**

Los trabajos descritos anteriormente, entre otros, junto con la información empírica referente a la variación de las defensas químicas en las plantas (Coley 1987b, Bryant *et al.* 1987, Denslow *et al.* 1990, Janzen 1974, McKey *et al.* 1978, Scriber 1977), han originado el interés por definir una serie de hipótesis que tratan de explicar los mecanismos ecológicos y evolutivos de los patrones defensivos de las plantas. Algunas de ellas tienen un enfoque macroevolutivo, al comparar los niveles de defensa entre especies, formas y/o historias de vida, mientras que otras tratan de explicar la variación en los niveles de defensa con base en la variación genética y plasticidad fenotípica que los individuos de una misma especie pueden expresar en sus procesos fisiológicos.

Bajo el primer enfoque, las teorías e hipótesis más relevantes que se han originado son las que describo a continuación.

#### **Teoría de la apariencia**

Esta teoría fue propuesta simultáneamente por Feeny (1976) y por Rhoades y Cates (1976), en la que predicen los patrones defensivos de las plantas a partir de la probabilidad de que éstas sean encontradas por los herbívoros y de los costos de la producción de metabolitos secundarios con algún potencial defensivo. Entre mayor sea esta probabilidad, la presión de selección, y por tanto la asignación de recursos para la producción de defensas, sería mayor para las plantas aparentes que para plantas crípticas o con menor probabilidad de ser encontradas (poco aparentes). A partir de estas premisas, los autores proponen que las plantas poco aparentes producen intermitentemente defensas baratas como algunas toxinas que tienen efectos importantes sobre herbívoros generalistas; por otro lado, las plantas aparentes producen

permanentemente metabolitos secundarios más costosos y reductores de la digestibilidad de los tejidos, efectivos contra el ataque de herbívoros generalistas y especialistas, en función de su concentración en los tejidos (ver también McNaughton 1983). Bajo estos supuestos, el comportamiento de los herbívoros en lo referente a su capacidad de búsqueda y localización de sus plantas de consumo, así como la especialización en su dieta fitófaga, juegan un papel crucial en la evolución de las defensas en las plantas (ver también Bazzaz *et al.* 1987, Fox 1981, Hartley y Jones 1997).

### **Teoría de la defensa óptima**

Sus proponentes, McKey (1979) y Rhoades (1979), postularon que las plantas han evolucionado ciertas estrategias en la producción de defensas que reducen el ataque por herbívoros a sus diferentes tejidos, de tal modo que la reducción en el consumo de sus tejidos maximice la adecuación de la planta. Bajo el supuesto de un costo en la síntesis y almacén de metabolitos secundarios, los autores sugieren que la magnitud de la inversión en defensas es proporcional a los costos de la pérdida de los tejidos consumidos por los herbívoros. El costo de estas defensas, en términos de su adecuación, se manifiesta en un desvío de energía y nutrientes utilizables para satisfacer otras necesidades como el crecimiento o la reproducción. Por esta razón, la presencia de elementos de defensa sería justificable en términos de la adecuación sólo en presencia de los herbívoros. Así mismo, los autores sugieren que como consecuencia de este costo, las plantas que se encuentran bajo algún tipo de estrés ambiental tendrán una capacidad reducida de asignar recursos para producir defensas reductoras de digestibilidad, en comparación con plantas que se encuentran bajo condiciones ambientales menos limitantes (Rhoades 1976).

### **Hipótesis de la disponibilidad de recursos/tasa de crecimiento**

Basados en las teorías de la defensa óptima (Rhoades 1979) y de la asignación de recursos (ver Begon *et al.* 1995), Coley *et al.* (1985) propusieron que, dado que los recursos asimilados por las plantas son utilizados para su crecimiento, defensa y reproducción, existe un conflicto de intereses entre los recursos disponibles y la función a la que son asignados. La premisa de esta hipótesis es que el ambiente físico al que las

plantas están adaptadas determina su capacidad intrínseca de crecimiento (Chapin 1991a). Es por esta razón que la cantidad de recursos disponibles, al definir la tasa de crecimiento de las plantas, es un factor ambiental que interactúa con la intensidad de la herbivoría, y determina los patrones de defensa de las mismas. Así, en ambientes pobres que propician que la tasa de crecimiento de las plantas sea baja, la producción óptima de defensas debería ser alta. Esta relación es consistente con la capacidad de reemplazo de los tejidos perdidos en plantas con tasas crecimiento lento (capacidad de reemplazo baja) y rápido (capacidad de reemplazo alta), según sus costos de producción.

Coley *et al.* (1985) sustentaron empíricamente esta relación al comparar especies pioneras (de crecimiento rápido) que están adaptadas a crecer en sitios con alta disponibilidad lumínica, como en los claros característicos de las selvas tropicales, contra especies tolerantes (de crecimiento lento) que crecen en el sotobosque umbrófilo de la selva tropical en Panamá. Al cuantificar las tasas de herbivoría de especies de ambos hábitos Coley (1982) encontró que las especies tolerantes, que crecen bajo estrés lumínico, sufren de niveles de herbivoría significativamente menores que las especies de plantas pioneras, que crecen en sitios con abundancia de recursos lumínicos. Asimismo, los niveles de algunos metabolitos (supuestamente defensivos) que encontró en el follaje de dichas especies corresponde con las predicciones de la hipótesis: las plantas de crecimiento rápido producen menos defensas que las plantas de crecimiento lento.

### **Hipótesis del balance carbono/nutrientes**

Bajo un enfoque más ecofisiológico que evolutivo, esta hipótesis predice los patrones de la variación fenotípica en la defensa de las plantas en función de la disponibilidad de nutrientes. Bryant *et al.* (1983) proponen que la producción de metabolitos secundarios se debe a la acumulación de los elementos que exceden los requerimientos del metabolismo primario. Cuando algún tipo de estrés ambiental disminuye la capacidad de crecimiento y/o fotosintética de la planta, los elementos que no se encuentran limitados se acumulan en el individuo y modifican el cociente carbono/nutrientes; como consecuencia de esta modificación, los elementos que exceden los requerimientos del metabolismo primario son almacenados bajo formas de diversos metabolitos

secundarios. En particular, cuando la tasa de crecimiento se ve afectada antes que la fotosintética como producto del estrés edáfico, el carbono se acumula más que otros nutrientes, en forma de metabolitos secundarios como fenoles, terpenoides y taninos (Hartley y Jones 1997). Varios autores han analizado las distintas funciones atribuibles a esos metabolitos secundarios y han encontrado que pueden constituir un almacén de elementos poco abundantes como el nitrógeno; pueden conformar elementos aleloquímicos que disminuyen la competencia por los recursos limitantes, actuando ya sea como inhibidores del crecimiento de plantas vecinas o bien como defensa contra el ataque de organismos patógenos y herbívoros (ver Gershenzon 1983, Rosenthal y Janzen 1979).

Bajo este enfoque, las defensas químicas no representan ningún costo fisiológico para la planta (Hartley y Jones 1997, Herms y Mattson 1992), pues no se traducen en un desvío de recursos para otras funciones fisiológicas. En este caso, la variación en los niveles de defensa de los individuos de una población depende de las normas de reacción ocasionadas por la disponibilidad de recursos, la intensidad de la herbivoría y la capacidad de desarrollar cierta plasticidad fenotípica para modificar sus tasas de crecimiento y la producción de compuestos defensivos.

### **Hipótesis del estrés ambiental**

Esta hipótesis, propuesta por White (1984), tiene predicciones que van en la dirección contraria a todas las anteriores. El autor postula que cuando las plantas se encuentran bajo algún estrés fisiológico, son más susceptibles al ataque por herbívoros. La disminución en la síntesis proteica, ocasionada por la reducción del tejido fotosintético, promueve la concentración de aminoácidos y azúcar libre en los tejidos. Esta concentración incrementaría el valor nutricional de los tejidos para los herbívoros (ver también Price 1991). Al considerar tan sólo el aspecto fisiológico de las plantas, esta hipótesis ignora lo que sucede bajo distintas combinaciones de los factores ambientales que resultan estresantes. Es decir, si la disponibilidad de los recursos limitantes como la luz, el agua o los nutrientes varían en magnitudes diferentes, la respuesta fisiológica de las plantas puede verse modificada, según el caso. Otro factor que puede afectar dicha

respuesta es la variación temporal de la presión de selección ejercida por los herbívoros, que puede modificar los costos de la herbivoría, independientemente del estrés ambiental al que estén sujetas las plantas.

Sin embargo, para conocer la relación entre la disponibilidad de nutrientes y el incremento en el valor alimenticio de las plantas es necesario determinar las condiciones ambientales específicas del sistema estudiado. Por ejemplo, Louda y Collinge (1992) comprobaron que el incremento en la calidad nutricional de los tejidos ocurre sólo bajo un estrés ambiental moderado, ya que cuando éste es severo la calidad de los tejidos disminuye considerablemente por el aumento de los metabolitos defensivos.

### **Hipótesis de la diversidad química**

Esta hipótesis trata de predecir los patrones defensivos de las plantas a partir de las ventajas ecológicas y evolutivas que tienen aquellos individuos que poseen una gran diversidad de metabolitos secundarios, en comparación con las que poseen una variedad menor de estos compuestos. Sus autores proponen una correlación negativa entre la riqueza de especies de herbívoros, y por tanto de la presión de selección que estos ejercen sobre las plantas y la diversidad química presente en los tejidos vegetales, por el efecto aditivo de varios compuestos aleloquímicos (Berembaum 1985, Hartley y Jones 1997, Jones y Firms 1991).

Actualmente, también existen otros modelos que tratan de predecir los patrones defensivos de las plantas integrando la asignación de los recursos a la defensa con la función de la diversidad de los metabolitos secundarios y su naturaleza constitutiva o inducida, con la diversidad de la comunidad de herbívoros y con la vulnerabilidad de las plantas de ser atacadas (Espinosa-García, en prensa).

### **Debilidades de las teorías que predicen los patrones defensivos de las plantas**

Todas estas teorías han sido evaluadas por diversos autores (Coley *et al.* 1985, Herms y Mattson 1992, Louda y Collinge 1992, McKey *et al.* 1978, Richardt *et al.* 1991, Roohomäqui *et al.* 1996). Sin embargo, todas ellas tienen ciertas debilidades que es necesario subrayar.

La teoría de la apariencia, por ejemplo, tiene la desventaja de ser completamente zoocéntrica. Al plantear que la magnitud de la herbivoría depende de la apariencia de las plantas, y de la capacidad de los herbívoros para encontrar su planta-alimento, esta teoría ignora que ésta varía considerablemente entre especies y tipos de herbívoros (p. ej. áfidos y venados). Además, no considera la existencia de variación intraespecífica en el daño de plantas con el mismo grado de apariencia. Esta teoría tampoco explica la variación en los compuestos defensivos de una planta cuando los recursos a su disposición son modificados. Si bien los herbívoros pueden ejercer cierta presión de selección sobre los caracteres defensivos de las plantas, es necesario considerar también el escenario ambiental al que las plantas están sujetas para sobrevivir.

Las teorías de la defensa óptima y de la disponibilidad de recursos/tasa de crecimiento, planteadas bajo un enfoque macroevolutivo al hacer comparaciones interespecíficas, tienen la limitante de comparar distintas historias de vida y/o filogenéticas, y en ocasiones en distintas regiones; estos elementos pueden representar variables adicionales potencialmente confundidas en los supuestos de dichas teorías.

Por otro lado, en una revisión a la teoría de la apariencia y de la defensa óptima, Fox (1981) hace énfasis en la posibilidad de que la evolución de las defensas en las plantas haya ocurrido, más que en función de los costos de su producción, por la capacidad de los herbívoros para expresar contra-adaptaciones para las defensas que producen las plantas, dependiendo de la permanencia de una o varias generaciones de los consumidores en una sola planta.

Grubb (1992) realizó una severa crítica a las teorías de la apariencia y de la disponibilidad de recursos/tasa de crecimiento por estar planteadas con una simplicidad tal, que deja fuera variables como la arquitectura de la planta, la estacionalidad, la concentración de nutrientes en función de la presencia de vecinos y los tipos de herbívoros presentes; todas ellas con una influencia importante en la producción de caracteres defensivos. Por otro lado, Berenbaum (1995) enfatiza la importancia de algunos metabolitos primarios, como lípidos, vitaminas y aminoácidos, en la defensa-

nutricional de las plantas, que tampoco ha sido considerada por ninguna de las teorías que predicen los patrones defensivos de las plantas.

Las teorías del balance carbono/nutrientes y del estrés ambiental, que incluyen comparaciones intraespecíficas, explican los patrones defensivos de las plantas desde un punto de vista fisiológico, sin una interpretación de las implicaciones ecológicas y evolutivas de los patrones observados, o en ocasiones sin considerar las variaciones en la magnitud de dicho estrés.

Finalmente, la hipótesis de la diversidad química trata de predecir los patrones defensivos de las plantas en función de su calidad como alimento para los herbívoros, sin considerar las causas ambientales que promueven una mayor o menor diversidad y concentración de metabolitos secundarios en sus tejidos. Una modificación a este modelo como el propuesto por Espinosa-García (en prensa) complementaría esta hipótesis para integrar aquellos factores fisiológicos y ecológicos en las predicciones de la defensa de las plantas.

Para comprender los factores y mecanismos que promueven los patrones de defensa en las plantas es necesario superar las deficiencias de todas estas teorías, y así poder establecer una hipótesis general que incorpore los elementos fisiológicos, ecológicos y evolutivos necesarios para explicar dichos patrones de manera más integral.

### **Mecanismos que promueven la variación intraespecífica en la defensa de las plantas**

La selección natural actúa sobre la variación intraespecífica de los caracteres que se traducen en una *adecuación diferencial* y que son heredables. Si bien existen algunos estudios que han comprobado la existencia de variación intraespecífica en los niveles de defensa de las plantas (Edmunds y Alstad 1978, Karban 1989, Langenheim y Stubblebine 1983, Snyder 1992), pocos trabajos han explorado si las hipótesis que predicen los patrones defensivos de las plantas con un enfoque macroevolutivo (*i.e.*

basado en diferencias interespecíficas) son válidas para explicar procesos microevolutivos originados por las variaciones intraespecíficas de los mismos, y así establecer las consecuencias evolutivas de dicha variación (Louda y Collinge 1992).

Esta pregunta puede ser encarada al observar los patrones de variación en la producción de defensas en un nivel intraespecífico. En un ambiente heterogéneo, o durante su desarrollo ontogenético, las plantas de una misma especie pueden desarrollar distintos caracteres ecofisiológicos que les permiten maximizar su adecuación bajo condiciones ambientales determinadas. Para alcanzar este nivel de adecuación, las poblaciones vegetales pueden expresar polimorfismos genéticos o somáticos, diferenciarse en razas locales (ecotipos), desarrollar algún grado de plasticidad fenotípica o incluso iniciar procesos de especiación incipiente bajo la distinción de grupos reproductivos aislados (Bell 1989, Harper 1977).

La existencia de estos niveles de diferenciación intraespecífica tiene consecuencias directas sobre el área de distribución que una especie puede abarcar, al definir el espectro de condiciones ambientales bajo las cuales su contingente genético puede ser exitoso (Harper 1977).

La variabilidad en la expresión de estos caracteres puede originarse principalmente bajo dos mecanismos: por un lado se ha identificado la existencia de normas de reacción dentro de un gradiente de condiciones ambientales, en el que las plantas tienen cierto grado de plasticidad fenotípica para modificar el desarrollo y la expresión de algunos caracteres (Stearns 1989). Por otro lado, también ha sido verificada la existencia de caracteres genéticos adicionales que promueven la expresión de polimorfismos en las poblaciones de plantas (Chapman 1970, Dirzo 1984). Las ventajas adaptativas de esta variación genética dependen de la sobrevivencia y éxito reproductivo de los distintos polimorfismos en condiciones ambientales diversas (Dirzo y Harper 1982, Harper 1977).

Las teorías e hipótesis sobre las causas de la variación en los patrones defensivos de las plantas dentro del marco de la heterogeneidad ambiental pueden explicar dicha variación mediante dos mecanismos: en función de la expresión plasticidad fenotípica, o

bien por la presencia de polimorfismos en las poblaciones de plantas, como consecuencia de la diferenciación genética entre las mismas.

Si existen normas de reacción bajo determinadas condiciones de heterogeneidad ambiental, que reflejen cierta plasticidad fenotípica en el crecimiento y la defensa de los individuos, podría suponerse que dichos patrones se explican por las razones mecanísticas expuestas por las hipótesis que tienen una visión ecofisiológica, como la del balance carbono/nutrientes o la del estrés ambiental (Herms y Mattson 1992). En cambio, si los patrones de defensa y crecimiento contrastantes no ocurren debido a la expresión de plasticidad en un ambiente heterogéneo, puede suponerse que la presión de selección de las fuerzas ambientales ha propiciado la fijación genética de ciertos caracteres que determinan los patrones de producción de defensas en las plantas. Este proceso microevolutivo puede ser explicado bajo los supuestos evolutivos de la hipótesis de disponibilidad de recursos/tasa de crecimiento o de la defensa óptima (Coley *et al.* 1985, Rhoades 1979).

Bajo cualquiera de estos dos procesos, las poblaciones vegetales pueden experimentar cambios evolutivos importantes: si existe fijación genética local de determinados caracteres de crecimiento y defensa, ésta podría tener el potencial de formar parte de un proceso incipiente de especiación. Por otro lado, si lo que origina la variación entre poblaciones es la existencia de plasticidad fenotípica, ésta podría ser un elemento importante en la adecuación de los individuos y estar sujeta a selección natural para mantener el éxito de la especie en un ambiente heterogéneo (Bell 1989, Thompson 1991).

## Preguntas y objetivos

Dado que un ambiente heterogéneo constituye un sistema conveniente para detectar los procesos de variación en los patrones defensivos de las plantas, en el presente estudio elegí un sistema edáfico heterogéneo de una selva tropical del sureste de México para poder evaluar la influencia de la variación ambiental en los patrones de asignación de recursos a nivel intraespecífico. Con este fin, seleccioné como objeto de estudio dos poblaciones de plantas jóvenes de *Dialium guianense*, una especie arbórea característica de esa zona que ocurre en diferentes condiciones edáficas. Los individuos de las dos poblaciones estudiadas crecen, en particular, en dos condiciones edáficas contrastantes: en un caso los suelos podrían considerarse relativamente más pobres para el crecimiento de las plantas que en el otro.

Para evaluar si existe una variación relevante de la herbivoría entre los individuos de ambas poblaciones, y determinar bajo qué mecanismos se genera esta variación, las preguntas específicas que intenté responder en este estudio son:

1. ¿Existe alguna variación en las respuestas ecofisiológicas (*i.e.* de crecimiento y defensivas) de los individuos de dos poblaciones de *D. guianense* que crecen bajo condiciones edáficas contrastantes?

Una manera de responder esta pregunta es mediante la determinación del crecimiento relativo de los individuos y de la cantidad y diversidad de metabolitos secundarios producidos por los individuos de ambas poblaciones, para así poder definir sus patrones de asignación de recursos y cómo varían entre ambas poblaciones.

2. ¿Cuáles son las repercusiones ecológicas que tiene la variación de los patrones de asignación de recursos sobre la interacción de las plantas de ambas poblaciones con sus herbívoros?

Esta pregunta puede ser evaluada en dos niveles: por un lado, al cuantificar la incidencia de la herbivoría en plantas jóvenes de *D. guianense* de las dos poblaciones es posible explorar, en principio, si las diferencias en la asignación de recursos de las plantas se reflejan en su interacción con sus herbívoros. Por otro lado, al determinar de manera indirecta la calidad del follaje de ambas poblaciones como recurso alimenticio para herbívoros generalistas, mediante pruebas de aceptabilidad, puede elucidarse el posible contraste de la presencia de metabolitos secundarios en el follaje que operan como defensa contra los herbívoros.

3. ¿Bajo cuál de los dos mecanismos reconocidos, plasticidad fenotípica o determinismo genético se genera la variación en las respuestas ecofisiológicas (crecimiento y defensa) y como consecuencia, en los niveles de herbivoría de las plantas de ambas poblaciones; y cuál de las hipótesis disponibles explica mejor, si existe, dicha variación?

Una vez detectada la variación en las respuestas ecofisiológicas de las plantas de ambas poblaciones, la realización de trasplantes recíprocos de plantas jóvenes de *D. guianense* entre ambos sitios, y la evaluación del crecimiento y la defensa en los individuos trasplantados, permitirían determinar si los patrones observados en ambas poblaciones pueden interpretarse como consecuencia de la plasticidad fenotípica de la especie o de algún grado de diferenciación genética entre las poblaciones (Fig. 1). Si los individuos de ambas poblaciones presentaran un crecimiento y un daño por herbivoría mayores en el sitio de alta disponibilidad de recursos (Aluvión) que en el de relativamente menor calidad en ese aspecto (Lomerío), la variación en los patrones de asignación de recursos podría interpretarse como consecuencia de la plasticidad fenotípica de la especie. Si por el contrario, el crecimiento y la herbivoría fueran mayores en los individuos de la población del Aluvión y menores en los del Lomerío, independientemente del sitio en donde hayan sido trasplantados, podría intuirse algún grado de diferenciación genética entre ambas poblaciones, que determinaría los patrones de asignación de recursos, independientemente de la disponibilidad de los mismos en el suelo.

POBLACIÓN DE ORIGEN	SITIO			
	Aluvión		Lomerío	
Aluvión	↑	↑ ⋯	↓	∧
Lomerío	↑	↓ ⋯	↓	↓ ⋯

Figura 1. Predicción de los patrones del crecimiento y de la herbivoría en las poblaciones de *D. guianense* provenientes del Aluvión y Lomerío (población de origen) en los sitios de trasplante (Aluvión y Lomerío). Las líneas continuas reflejan el crecimiento y los niveles de herbivoría esperados si hubiese plasticidad fenotípica en los patrones de asignación de recursos, mientras que la línea punteada muestra las tendencias que se explicarían por una fijación genética en los mismos.

A partir de la identificación de alguno de estos mecanismos generadores de variación, puede determinarse bajo qué teoría o hipótesis se explican mejor los patrones observados. En el caso de que la variación se explique por la plasticidad fenotípica de las plantas, la teoría del balance carbono/nutrientes podría justificar tal variación; sí, por el contrario, ésta se explica por algún grado de diferenciación genética entre las poblaciones, las premisas de las teorías de la disponibilidad de recursos/tasa de crecimiento y de la defensa óptima podrían sustentar este patrón.

## SITIO DE ESTUDIO

Realicé este trabajo entre agosto de 1997 y abril de 1999 en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules, ubicada en la Selva Lacandona, al sureste del estado de Chiapas, México (Fig. 2). La Selva Lacandona, con una extensión de 331,200 ha, constituye uno de los últimos remanentes de selva alta perennifolia de nuestro país, y cuenta con 3,400 especies de plantas vasculares conocidas hasta 1995, y un total estimado que sobrepasa las 4,000 especies (Martínez y Chiang 1994). El clima que caracteriza esta zona es cálido húmedo del tipo Amw''(i)' g, según el sistema climático de Köeppen modificado por García (Medellín 1986). La temperatura promedio anual es superior a los 22° C y de más de 18° C en el mes más frío. Presenta un régimen de lluvias de verano con influencia del monzón. La precipitación media anual es de 3,850 mm y de 20 mm en el mes más seco, con lluvias invernales originadas por los llamados *nortes*, que ocurren entre los meses de noviembre y febrero, y que aportan entre el 10 y 15% de la precipitación anual.

Su geomorfología se caracteriza por presentar relieves kársticos, derivados de roca caliza y procesos endógenos. Las principales toposformas presentes en la región son las mesetas kársticas ubicadas por encima de los 600 ms.n.m., los lomeríos de baja altura y las planicies de origen aluvial (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Si bien la vegetación presente en la zona reúne las características para ser considerada como una selva tropical, la región de Montes Azules está constituida por un complejo mosaico florístico-estructural originado por las variaciones en la geomorfología, fisiografía y condiciones climáticas. Dentro de este complejo se conocen varios tipos de vegetación como la selva alta perennifolia, selva alta o mediana subperennifolia, selva alta o mediana subcaducifolia, selva de *Bravaisia*, sabanas, palmares, tulares y carrizales, entre otros (Dirzo 1991, Mendoza-Ramírez 1997).

Dentro de las especies representativas de la selva mediana, el tipo de vegetación predominante en la zona, se encuentran *Castilla elastica*, *Bernouillia flammea*, *Brosimum alicastrum* y *Bursera simaruba*; la altura promedio de estas especies varía

entre los 15 y 25 m. La selva alta está caracterizada por especies como *Terminalia amazonia*, *Swietenia macrophylla*, *Dialium guianense* y *Ceiba pentandra*, entre otras; especies que tienen alturas superiores a los 25 m, aunque algunas presentan árboles emergentes con alturas de hasta 50 m (Dirzo 1991, Mendoza-Ramírez 1997).

Una característica florística relevante de la Selva Lacandona es la abundancia de especies de vegetación secundaria en zonas de regeneración. Algunas de las más comunes son *Cecropia peltata*, *Schyzollobium parahybum* y *Ochroma pyramidale* (R. Dirzo com. pers.).

Hacia la parte sur de la reserva se encuentra la Estación Biológica Chajul (EBCH; Fig. 2). Esta región se caracteriza por estar rodeada de distintas unidades geomorfológicas y de vegetación, que generan una gran heterogeneidad ambiental en unos pocos kilómetros cuadrados. Las variaciones edáficas que presenta la zona de la EBCH representan una oportunidad ideal para la definición de sitios con condiciones edáficas contrastantes. Los suelos de esta zona presentan una heterogeneidad marcada en sus elementos de origen, fisicoquímicos y orgánicos, que a su vez determinan el grado de fertilidad o disponibilidad de nutrientes para las plantas que habitan en los mismos. En los sitios que rodean a la estación, pueden encontrarse suelos de tipo Cambisol, Luvisol, Planosol, Leptosol y Acrisol, entre otros, todos bajo el mismo régimen climático (C. Siebe, datos no publicados).

Este mosaico de condiciones edáficas promueve una diversidad considerable de tipos de vegetación como la selva de vega, selva alta o mediana perennifolia, sabanas y carrizales, todas dentro de un ámbito geográfico restringido y bajo el mismo régimen climático.

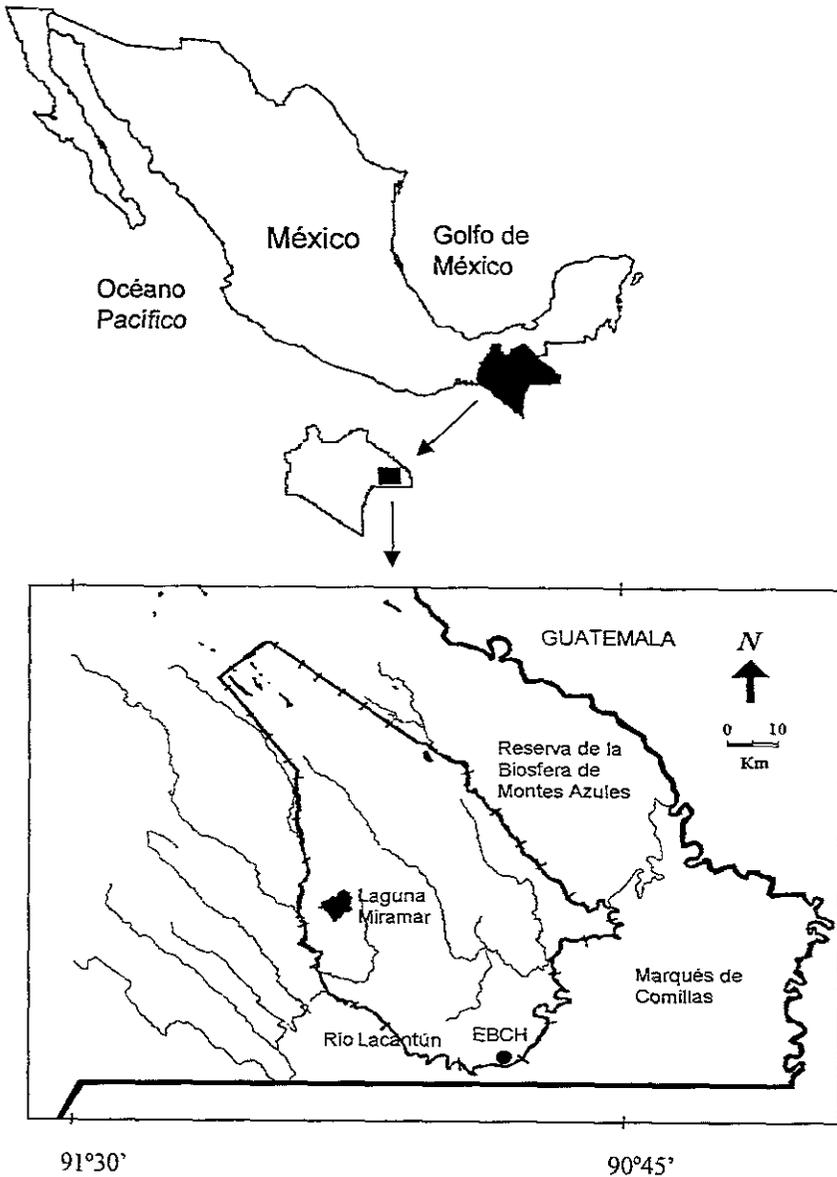


Figura 2. Ubicación geográfica de la Reserva de la Biosfera Montes Azules y de la Estación Biológica Chajul (EBCH), en la Selva Lacandona, Chiapas (Modificado de Mendoza-Ramírez 1997).

## SISTEMA DE ESTUDIO

Para la realización de este proyecto escogí dos sitios con condiciones edáficas contrastantes en la EBCH (Tabla 1). Uno presenta características de aluvión, situado a pocos metros del río Lacantún y posee gran cantidad de materia orgánica que es acumulada por el cauce del río; presenta también reservas considerables de fósforo y potasio y tiene un pH ligeramente ácido, de 5.87 a 6.68. En el presente estudio me referiré a este sitio como *Aluvión*. En contraste, el otro sitio se ubica en un lomerío adyacente y tiene una acumulación menor de materia orgánica, reservas de potasio y fósforo mucho menores y su pH es considerablemente más ácido, de 3.83 a 4.86 (Tabla 1). En adelante, me referiré a este sitio como *Lomerío*.

Tabla 1. Características de los suelos de los dos sitios de estudio de la Estación Biológica Chajul (Tomado de C. Siebe, datos no publicados).

Características edáficas	Aluvión	Lomerío
C/N	14.8	12
Reservas de P (mg/Kg)	1270	115
pH	6.68	4.64
<b>Textura</b>		
% arena	15.6	66.1
% limo	45.2	10.9
% arcilla	39.2	23
% materia orgánica	27.8	11.4

Ambos sitios tienen, respectivamente, características edáficas contrastantes, que desde la perspectiva de la calidad del suelo para el crecimiento de las plantas podrían considerarse, en términos comparativos, como un sitio *rico* (Aluvión) y otro *pobre* (Lomerío). Existe evidencia que permite considerar que ambos sitios tienen la misma

disponibilidad lumínica. Un estudio previo, (F. Carrillo, en preparación) no reportó diferencias significativas en la incidencia de luz directa en ambos sitios ( $t= 0.18$   $P= 0.85$ ). Este estudio fue realizado evaluando la luz directa con un lente de ojo de pescado y cuantificándola en el programa Canopy (Rich 1988). Las medias y las desviaciones estándar se calcularon a partir de las mediciones tomadas en 40 puntos escogidos al azar, y están expresadas como el porcentaje de luz que incide por debajo del dosel en cuarenta puntos en el Aluvi3n ( $0.14 \pm 0.06$ ) y cuarenta en el Lomerío ( $0.13 \pm 0.06$ ).

Los sitios Aluvi3n y Lomerío se ubican en las cercanías de la EBCH y están separados por una distancia lineal de aproximadamente 15 Km, bajo el mismo régimen climático.

En ambos sitios crece el árbol *Dialium guianense* (Caesalpinaceae), especie codominante en el dosel de la selva alta perennifolia de la Selva Lacandona, incluyendo a la EBCH. Este árbol puede alcanzar a medir 45 m de altura y hasta 1.5 m de D.A.P. Presenta contrafuertes delgados y altos, retorcidos en la base. Sus hojas, dispuestas en espiral, son compuestas, imparipinadas con tres, cinco o siete folíolos, de aproximadamente 3 cm de largo por 2 cm de ancho (Pennington y Sarukhán 1998). Por ser un árbol que se regenera en el sotobosque puede considerarse de relativamente lento crecimiento (R. Dirzo com. pers.). Por su abundancia local y por su carácter perennifolio puede considerársele como una especie aparente (*sensu* Feeny 1976) y por lo tanto, disponible al ataque por fitófagos. Por todas estas características es de esperarse, según algunas teorías discutidas en la introducción, que fuese una especie dotada de metabolitos secundarios potencialmente defensivos. De hecho, otra especie del mismo género (*D. guineense*) produce saponinas, metabolitos secundarios con cierta capacidad defensiva al tener un efecto letal para ciertos moluscos (Houghton *et al.* 1997). Los niveles de herbivoría en *D. guianense* son relativamente bajos en la zona de estudio, en comparación con el valor promedio de 22 especies representativas de la Selva Lacandona (R. Dirzo com. pers.).

## MÉTODOS

### Crecimiento

Para evaluar la tasa de crecimiento de las plantas jóvenes de *D. guianense* en función de las características edáficas de ambos sitios, estimé la cantidad de tejido nuevo producido en 20 individuos durante 174 días. Dado el lento crecimiento en el diámetro del tronco y de la poca definición de la altura (al depender del desarrollo de la última hoja), calculé el número de hojas y folíolos nuevos y el área foliar producida por planta. Todos los individuos que utilicé en el presente estudio los escogí al azar en cada población a partir de los primeros 150 brinzales encontrados en cada sitio, que tuvieran al menos 10 folíolos (entre 20 y 40 cm de altura).

Para estimar el área foliar producida por planta, multipliqué el número de folíolos producidos en este período por el promedio del área foliar de diez folíolos por planta. Para calcular este último, llevé a cabo un análisis de regresión entre la longitud y el área foliolar de 98 folíolos escogidos al azar de ambas poblaciones. Realicé la estimación de esta última con un medidor de áreas (Delta-T Devices, Cambridge, Inglaterra).

Ante la imposibilidad de conocer la edad de los individuos y las condiciones de su crecimiento, estimé el efecto de las posibles diferencias iniciales en el potencial fotosintético de los individuos, evaluando la hipótesis nula de que el número promedio de folíolos por planta era igual en ambas poblaciones mediante una prueba de *t* de Student. Usando esta misma prueba verifiqué que la altura inicial de los individuos de ambas poblaciones no fuese diferente.

Para conocer la influencia de la calidad del suelo en la expresión de las variables de crecimiento definidas realicé análisis de varianza (ANDEVA, Zar 1996) con la corrección de Bonferroni para las variables *folíolos nuevos*, que normalicé con la función de logaritmo natural, y *hojas nuevas* que normalicé con la transformación Box-Cox  $hojas\ nuevas^{0.2} - 1 / 0.08$  (JMP, SAS Institute Inc. 1996). Para evaluar las

diferencias en el área foliar de las plantas de los dos sitios también realicé un análisis de varianza, normalizando los datos con la función logaritmo natural.

### **Metabolitos secundarios**

Para determinar el contenido de metabolitos con potencial defensivo en ambas poblaciones colecté el tejido foliar de 25 plantas escogidas al azar en ambas poblaciones en el mes de mayo de 1998; para que no hubiera diferencias químicas ocasionadas por la edad del follaje, en cada planta colecté la segunda y la tercera hoja más nuevas completamente expandidas. *Sequé el follaje en un horno a 40°C por 24 horas (Waterman y Mole 1994), y después de moler el tejido seco, realicé tres tipos de análisis. Es necesario aclarar que, con el equipo disponible, la cantidad de tejido requerido para estos análisis era mayor a aquella con la que podía contar en cada planta. Es por esta razón que no pude realizar dichos análisis para cada individuo, por lo que me vi en la necesidad de mezclar el tejido de todas las plantas en cada población. Como consecuencia, las diferencias entre las concentraciones de los metabolitos encontrados no pueden ser analizadas estadísticamente, y sólo las presento como un resultado indicativo de las tendencias de esta variable, y con el fin de explorar si los resultados de esta variable son consistentes con las tendencias encontradas en el resto de este estudio.*

### **Cromatografía de gases y espectrometría de masas**

Para evaluar la diversidad de metabolitos mezclé tres gramos de tejido seco de cada población con 100 ml de una solución de diclorometano-metanol 1:1 y así extraer los metabolitos secundarios. Después de una semana, filtré el extracto al vacío y lo concentré en un rotavapor (Brinkmann RE III, baño de agua: Buchi 461). Una vez obtenido el extracto concentrado, llevé una muestra de 6 mg de cada población al laboratorio de la Dra. Rachel Mata de la facultad de Química, UNAM, en donde realizaron una cromatografía de gases y una espectrometría de masas, con base en sus procedimientos establecidos para la búsqueda de metabolitos en extractos vegetales,

utilizando como disolvente diclorometano-metanol 1:1. Sin embargo los resultados obtenidos no arrojaron ninguna información valiosa, ya que no pudo definirse la naturaleza de los metabolitos, además de que existe la posibilidad de que cada pico corresponda a varios metabolitos que no hayan sido separados por la cromatografía. Por otro lado, al haber realizado solo una repetición, no puede sacar ninguna conclusión confiable de estos análisis.

### **Fenoles totales**

Si bien la diversidad de metabolitos defensivos es muy grande y sus funciones aún no han sido esclarecidas con exactitud, los fenoles constituyen un grupo que ha sido identificado como adaptativo, al disminuir o evitar el ataque por herbívoros y patógenos, gracias a su toxicidad en general y por sus propiedades antibióticas (Marquis *et al.* 1978). Es por esta razón que para obtener una estimación de la asignación de recursos a la defensa en ambas poblaciones de *D. guianense* cuantifiqué la concentración de fenoles totales siguiendo el método de Price y Butler (Waterman y Mole 1994). Este método se basa en reacciones REDOX donde los iones de fenolatos son oxidados e iones férricos son reducidos a su estado ferroso, formando un complejo de azul Prusiano con un reactivo cianogénico, detectable en un espectrofotómetro a 720 nm (Waterman y Mole 1994). Extraje los fenolatos de 30 mg de tejido seco y molido con 3 ml de metanol; agité por un minuto, filtré esta solución y agregué otros 3 ml de metanol. Aforé esta solución a 50 ml con agua destilada. Justo antes de la lectura en el espectrofotómetro (Beckman DU 650) agregué a la solución 3 ml de  $\text{FeCl}_3$  y 3 ml de  $\text{K}_3\text{Fe}(\text{CN})_6$ ; agité y medí la absorbancia a 720 nm. Realicé este análisis diez veces tomando submuestras de una muestra compuesta del follaje de cada población.

Calculé la concentración de fenoles totales a partir de una curva patrón que realicé bajo el siguiente protocolo. Pesé 10 mg de ácido gálico, que aforé con metanol a 10 ml. De esta solución tomé 0.1, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8 y 1 ml que aforé a 10 ml con agua destilada. De cada una de estas soluciones tomé 1 ml y aforé a 50 ml con agua

destilada. Agregué las mismas cantidades de  $\text{FeCl}_3$  y de  $\text{K}_3\text{Fe}(\text{CN})_6$  y medí su absorbancia a 720 nm.

Para preparar la solución de  $\text{FeCl}_3$  pesé 1.3172 g de este compuesto y aforé con HCl 0.1M a 50 ml; para la solución de  $\text{K}_3\text{Fe}(\text{CN})_6$  pesé 0.1325 g de este compuesto y aforé con agua destilada a 50 ml (Waterman y Mole 1994).

### **Taninos condensados**

Analicé el contenido relativo de taninos condensados en ambas poblaciones mediante el método de protoantocianidina (Waterman y Mole 1994). Este método consiste en la despolarización de los taninos condensados en butanol, para dar lugar a un producto rojo de antocianina, que puede ser detectado por espectrofotometría a 550 nm. Debido a que la curva patrón de este método se realiza con quebracho natural con contenidos de taninos no estandarizados, el cálculo de la concentración de taninos condensados es relativo a la muestra de quebracho que se tiene. Para estudios comparativos, Waterman y Mole (1994) recomiendan hacer referencia a las absorbancias de la lectura a 550 nm.

Para realizar este análisis, pesé 100 mg de tejido seco y molido y agregué 5 ml de metanol acuoso al 50%. Dejé reposar esta mezcla durante 24 horas para la extracción de los metabolitos. Filtré la muestra, tomé 0.5 ml y la mezclé con 7 ml del reactivo de butanol. Calenté la muestra en un tubo con tapa de teflón durante una hora a 95°C en un baño María, y después de enfriadas leí su absorbancia a 550 nm en un espectrofotómetro (Beckman DU 650).

Para preparar el reactivo de butanol pesé 0.7 g de  $\text{Fe}_2\text{S}$  heptahidratado, y lo disolví en 50 ml de HCl 1N. Aforé con butanol a un litro. Realicé este análisis ocho veces tomando submuestras de una muestra compuesta del follaje de cada población.

### **Herbivoría**

Para conocer las repercusiones de la asignación de recursos al crecimiento y a la defensa de las plantas de *D. guianense* en su interacción con los herbívoros, estimé la

incidencia de la herbivoría en 20 individuos escogidos al azar de ambas poblaciones en la época de lluvias de 1997 (agosto) de manera general para cada población, y en dos ocasiones en 1998; una en época de secas (junio) y otra en época de lluvias (septiembre), en las que cuantifiqué la herbivoría por planta en cada población. En las estimaciones de 1998 los individuos fueron los mismos que utilicé para evaluar el crecimiento. Para evitar que la estimación de la incidencia de la herbivoría estuviera afectada por el daño foliar ocurrido previo a este estudio, en las estimaciones de 1998 realicé una preselección en el mes de febrero de 1998 en la que escogí al azar diez folíolos por planta a partir de los que presentaran niveles de daño nulos o mínimos.

Calculé los niveles de herbivoría por planta, y en ambas poblaciones mediante el establecimiento de categorías visuales de daño foliar en 10 folíolos de cada individuo. Las categorías de daño corresponden a las utilizadas por Dirzo y Domínguez (1995), presentadas en la Tabla 2. Después de definir la categoría de daño, calculé un índice de herbivoría IH, que pondera la intensidad de daño y la frecuencia de cada categoría para expresar un nivel global del daño presente en cada planta o población (Tabla 2).

Tabla 2. Categorías de daño con base en el área foliar consumida por folíolo. Tomado de Dirzo y Domínguez (1995).

Categoría de daño	Porcentaje de área Consumida
0	0
1	0-6
2	6-12
3	12-25
4	25-50
5	50-100

El promedio ponderado de los folíolos en cada categoría de daño (por población en 1997 o por planta en 1998) permite calcular un índice de herbivoría (IH) como:  $IH = \sum (i \cdot n_i) / N$ ; donde  $i$  = categoría;  $n_i$  = número de folíolos en la categoría  $i$ , y  $N$  = número total de folíolos.

Para comparar las diferencias en la herbivoría entre ambas poblaciones realicé un análisis de  $\chi^2$  para las estimaciones de 1997. Para realizar el análisis de contingencia y calcular los valores esperados utilicé el número de hojas de cada categoría de daño (cf. Tabla 7), para las plantas de ambas poblaciones. Comparé los valores observados con los esperados bajo la hipótesis nula de independencia entre las categorías de daño y las dos poblaciones, mediante una prueba de  $\chi^2$ . En las estimaciones de 1998 obtuve los índices de herbivoría por planta, lo que me permitió estimar, mediante un análisis de varianza (Zar 1996) las diferencias en la herbivoría a partir de los promedios y la varianza de cada población. En estos casos, estimé los índices de herbivoría de las plantas que como mínimo tuvieran cinco folíolos y así evitar que el índice de herbivoría sobrestimara los niveles del daño al tener sub-representadas las categorías de daño por un número de muestra muy reducido (menor a cinco). Comparé las diferencias en los índices de herbivoría en cada población bajo la hipótesis nula de que los promedios de los mismos eran indistinguibles en las dos poblaciones.

### **Pruebas de preferencia y aceptabilidad**

Para comparar la aceptabilidad del tejido de las plantas de ambas poblaciones a herbívoros generalistas, y evaluar la eficiencia de los metabolitos encontrados en el follaje o de algún otro carácter no identificado como mecanismos de defensa química anti-herbívoros, realicé dos pruebas de preferencia y aceptabilidad de tipo cafetería. Estas pruebas consistieron en ofrecer a herbívoros generalistas simultáneamente el follaje de ambas poblaciones, para que expresaran alguna preferencia por alguno de ellos (Dirzo 1980). Para estas pruebas utilicé como herbívoros generalistas larvas de tercer estadio de *Spodoptera fugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) bajo el siguiente protocolo.

Con el propósito de estandarizar el apetito de los herbívoros antes de someterlos a las pruebas de aceptabilidad, tres días antes de cada experimento los alimenté *ad libitum* con lechuga (experimento 1) y con una dieta preparada con maíz, frijol, soya y sorgo molidos (experimento 2), utilizada en los laboratorios del CIMMYT (F. Meraz com. pers.). Las diferencias en estas dietas fueron determinadas por la disponibilidad del alimento en cada ocasión, ya que en la primera no tuve acceso a la dieta estándar y por esa razón utilicé la lechuga como alimento. Para estos experimentos, 12 h antes de iniciar las pruebas las larvas fueron mantenidas en ayuno. Analicé estas pruebas de dos maneras, una usando pruebas de elección (preferencia) y otra usando estimaciones del área consumida (aceptabilidad).

### **Pruebas de preferencia**

Los experimentos que en adelante llamaré 1 y 2 corresponden a pruebas de elección, con oferta simultánea del follaje de plantas jóvenes de ambas poblaciones. Sistemáticamente, en cada población escogí el foliolo terminal de la segunda hoja más joven (completamente expandida) de un número de plantas, seleccionadas al azar, similar al de las repeticiones de cada experimento. Para estos ensayos, coloqué un herbívoro en el centro de una caja Petri que contenía un foliolo proveniente de una planta de cada población. Previamente dibujé el contorno original de los foliolos en un papel filtro colocado en la base de la caja Petri, para facilitar la cuantificación del área consumida al final del experimento; también coloqué una porción de algodón húmedo en cada caja para que las larvas y los foliolos no se deshidrataran. Para realizar estas pruebas utilicé 18 y 43 repeticiones y la duración de la oferta del follaje fue de 40.5 y 21 h, en los experimentos 1 y 2 respectivamente. Determiné el número de réplicas en función de la cantidad de larvas disponibles y el tiempo de duración de cada experimento a partir de las tasas de consumo de los herbívoros. Una vez concluidos estos periodos retiré los herbívoros de las cajas Petri y cuantifiqué el área consumida en cada foliolo, utilizando un acetato con una cuadrícula milimétrica y tomando como referencia el área original dibujada sobre el papel filtro.

Para conocer las diferencias en la elección de los herbívoros por el follaje de ambas poblaciones, realicé análisis de contingencia de 2 x 2 en los que utilicé el número de folíolos preferidos y de folíolos no preferidos en cada población. Comparé los valores observados con los esperados bajo la hipótesis nula de independencia entre la preferencia por algún tejido y las dos poblaciones de origen de los folíolos mediante una prueba de  $\chi^2$ . Definí como *preferencia* el folíolo con mayor área consumida por cada larva.

### **Pruebas de aceptabilidad**

Para evaluar las diferencias en los promedios del área consumida de los folíolos de ambas poblaciones utilicé pruebas de *t* pareadas, comparando el área consumida por folíolo en cada réplica, bajo la hipótesis nula de que el consumo fue independiente de la población de origen de cada folíolo.

### **Trasplantes recíprocos**

Para explorar si las diferencias en el crecimiento, los metabolitos defensivos y la herbivoría de las dos poblaciones de estudio de *D. guianense* son atribuibles a la plasticidad fenotípica de la especie, o bien a la posible diferenciación genética de ambas poblaciones, realicé un experimento de trasplantes recíprocos, bajo el siguiente protocolo.

En los dos sitios de estudio escogí un espacio de 6 x 10 metros que tuviera condiciones de luz homogéneas y sin una microtopografía accidentada. En cada parcela cavé 40 hoyos de 30 cm de profundidad, separados cada uno por 1 m del vecino más próximo y, en su caso, de las orillas de la parcela.

De un total de 150 brinzales de cada población, que escogí a partir de aquellas presentes en cada sitio, y que tuvieran al menos diez folíolos, seleccioné 40 individuos al azar, de los cuales destiné 20 individuos para la parcela de su propio sitio y 20 individuos para la parcela del otro sitio. Una vez seleccionadas las plantas de cada

población éstas fueron desenterradas con una pala tratando de no lastimar sus raíces y colocadas en bolsas de plástico con su tierra original para evitar su desecación durante el transporte. Las plantas fueron transportadas a las instalaciones de la EBCH en donde las regué y mantuve por una tarde y una noche en el sotobosque. Al día siguiente fueron trasplantadas en las parcelas correspondientes, previa eliminación de la tierra de su sitio original presente entre las raíces. También determiné al azar el destino de las plantas y su ubicación dentro de las parcelas. Después de este proceso, cada parcela quedó conformada por 20 individuos provenientes del sitio Aluvión y 20 individuos provenientes del sitio Lomerío, todos sometidos al mismo proceso de trasplante y manipulación.

Después de un periodo de recuperación y aclimatación de cinco meses, inicié la estimación del crecimiento y de los índices de herbivoría en las plantas de estas parcelas, bajo los mismos protocolos que describí anteriormente. La inversión en la defensa de estos individuos fue inferida a partir de la incidencia en la herbivoría, dada la correlación negativa entre estas variables que encontré en la primera parte del estudio (ver resultados). Realicé la estimación de la herbivoría en dos fechas (septiembre de 1998 y abril de 1999), pues en la primera de ellas muchas plantas trasplantadas aún no se recuperaban y tenían menos de cinco folíolos. Las estimaciones realizadas en abril de 1999 permitieron aumentar el número de muestra y obtener mayor claridad en los análisis estadísticos.

Para inferir la existencia de plasticidad fenotípica o la posible diferenciación genética de ambas poblaciones a partir de las variables evaluadas, realicé un análisis de varianza de dos vías (Zar 1996) con cada variable, considerando la población de origen y la parcela como variables independientes, así como su interacción. Comparé los resultados de este análisis con las predicciones del modelo expresado en la Figura 1.

Llevé a cabo todos los análisis estadísticos de este trabajo con los programas de estadística JMP, versión 3.1.6.2 (SAS Institute Inc. 1996), Estadística para Windows, versión 4.3 (Stat Soft, Inc. 1993) y SYSTAT 5.03 para Windows (SYSTAT Inc. 1993).

## RESULTADOS

### Crecimiento

Una regresión cuadrática, obtenida para calcular el área foliar producida ( $\text{mm}^2$  de tejido fotosintético) a partir de la longitud de los folíolos, resultó altamente significativa ( $R^2=0.91$ ,  $P=0.001$ ; Fig. 3). Por lo tanto, las mediciones de la longitud de los folíolos podrían usarse para inferir el área foliar de las plantas de las dos poblaciones y evaluar las posibles diferencias en crecimiento mediante esta variable.

Durante el período de abril a septiembre de 1998 (174 días) las plantas del sitio Aluvión tuvieron un crecimiento mayor que las plantas establecidas en el sitio Lomerío. El número de hojas producidas en este período de tiempo fue significativamente diferente en ambas poblaciones (ANDEVA y comparación con la corrección de Bonferroni:  $F_{(1,36)} = 5.58$ ,  $P_{(\alpha=0.025)} = 0.024$ ; Fig. 4A), mientras que la diferencia en el número de folíolos producidos fue significativa pero no tan marcada (ANDEVA y comparación con la corrección de Bonferroni:  $F_{(1,36)} = 4.28$ ,  $P_{(\alpha=0.025)} = 0.046$ ; Fig. 4B). El área foliar también fue significativamente diferente entre ambas poblaciones ( $F_{(1,36)} = 4.38$ ,  $P_{(\alpha=0.05)} = 0.04$ ; Fig. 4C). La producción de hojas, de folíolos y de área foliar fue 1.47, 1.58 y 2 veces más alta, respectivamente, en las plantas del Aluvión que en las del Lomerío (Fig. 4). Estas diferencias fueron independientes del potencial fotosintético inicial de cada planta, estimado a partir del número de folíolos al iniciar las mediciones en el mes de abril de 1998. Las plantas del Aluvión tenían en promedio  $21.21 \pm 3.51$  folíolos y las del Lomerío  $17.79 \pm 2.24$ , y estas diferencias son estadísticamente indistinguibles ( $F_{(1,36)} = 0.67$ ,  $P = 0.42$ ). El tamaño inicial estimado por la altura de las plantas tampoco presentó diferencias significativas ( $F_{(1,36)} = 1.85$ ,  $P = 0.18$ ).

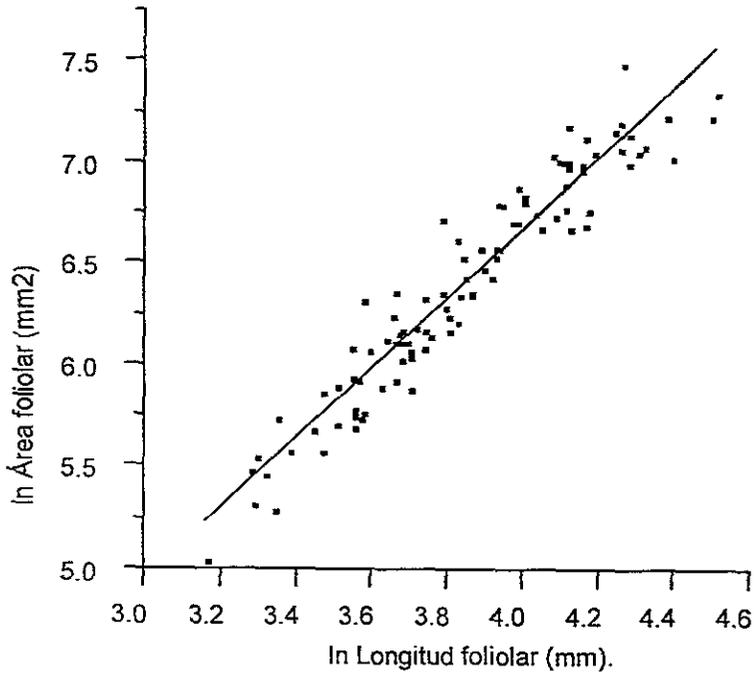


Figura 3. Relación entre la longitud (L) y el área foliar (AF) de folíolos de *D. guianense*. Las variables están relacionadas mediante la función  $\ln AF = 0.19112 + 1.716 \ln L$ .  $N = 98$  ( $R^2 = 0.91$ ,  $P < 0.001$ ).

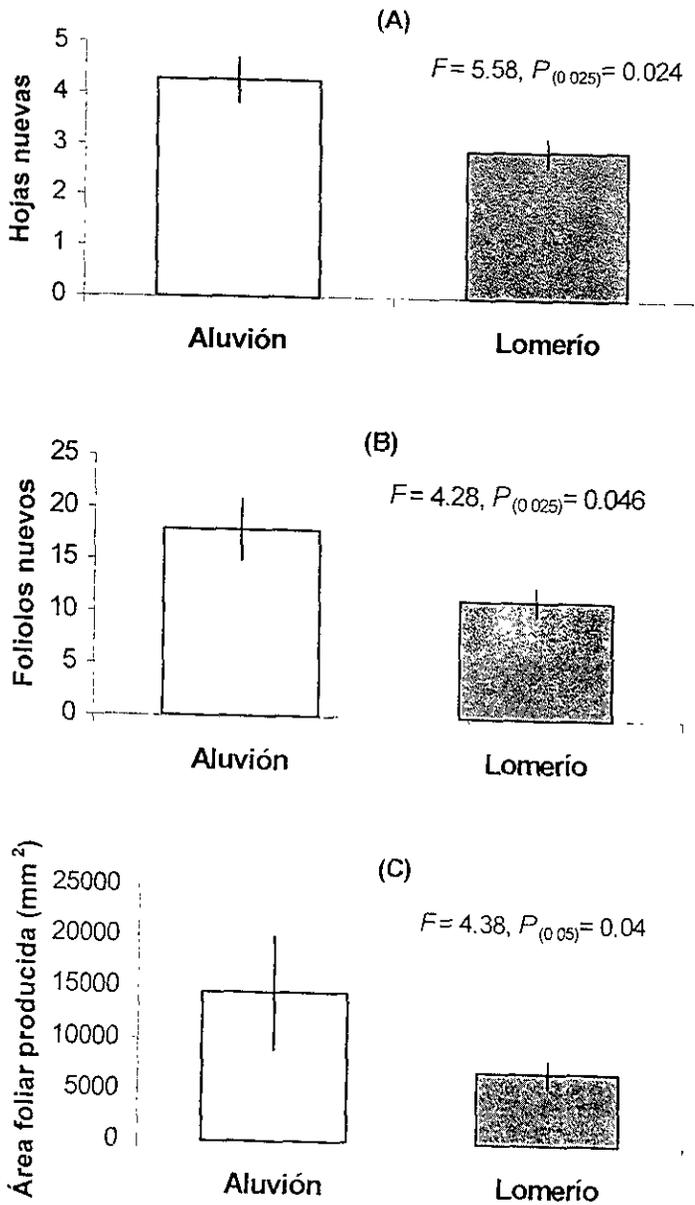


Figura 4. Crecimiento de los individuos de ambas poblaciones de *D. guianense* expresado por el promedio  $\pm$  error estándar del número de hojas (A), foliolos nuevos (B) y el área foliar (C) producidos en un período de 174 días.  $N = 19$  plantas de cada población. En el caso de A y B, estimé la hipótesis nula con la corrección de Bonferroni ( $0.05/2$ ).

Al parecer, las plantas de *D. guianense* del sitio Aluvión tienen una disponibilidad mayor de recursos, que asignan a la producción de tejidos fotosintéticos, que las plantas del sitio Lomerío.

La sobrevivencia de plantas en los dos sitios fue similar, ya que a lo largo del período de estudio (entre los meses de febrero y septiembre de 1998) en cada sitio sólo murió un individuo, probablemente por causas de manipulación.

### **Metabolitos secundarios**

#### **Fenoles totales y taninos condensados**

La concentración de fenoles totales fue mayor en las plantas que crecen en suelos relativamente pobres (Lomerío) que en las que crecen en el sitio de suelos más ricos (Aluvión; Fig. 5A). Por otro lado, los contenidos relativos de taninos condensados fueron 1.81 más altos en el follaje del sitio Lomerío que en el del Aluvión (Fig. 5B).

Pruebas cualitativas adicionales evidenciaron la presencia de alcaloides en ambas poblaciones, sin embargo, éstos no pudieron ser cuantificados para evaluar si existen diferencias en la concentración de los mismos en ambas poblaciones. Así mismo, pruebas preliminares indicaron la ausencia de taninos hidrolizables en *D. guianense* (K. Boege, datos no publicados).

### **Herbivoría**

La incidencia de la herbivoría, en términos del IH, fue consistentemente mayor en las plantas del Aluvión (Fig. 6). En el censo correspondiente a la época de lluvias de 1997 aglutiné los datos de todas las plantas de cada población en las categorías de daño. El análisis de  $\chi^2$  con el que comparé la distribución de frecuencias de los folíolos de ambas poblaciones en las cinco categorías de daño (Tabla 3), reveló claramente la naturaleza de las diferencias. Es notable un exceso de folíolos intactos en las plantas del Lomerío, mientras que en el Aluvión hubo un déficit de los mismos. En contraste,

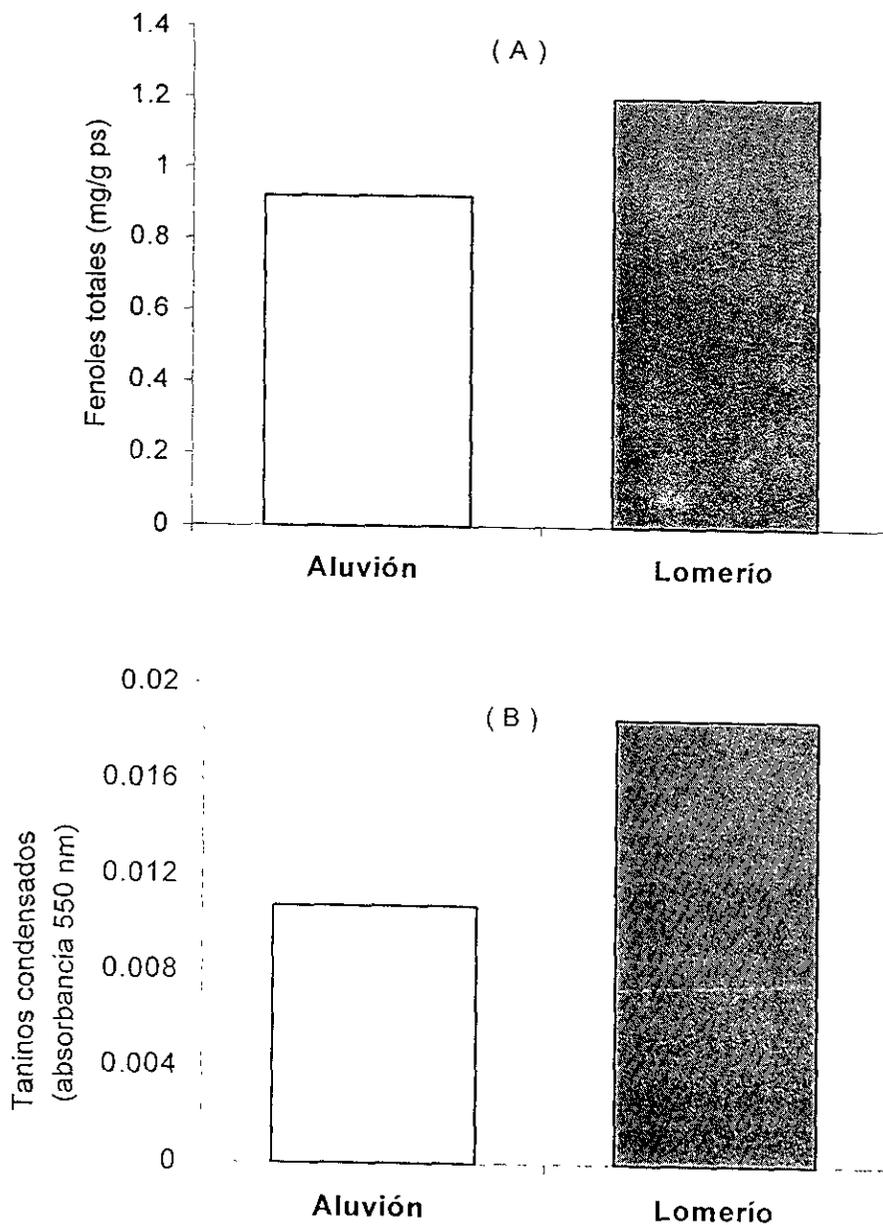


Figura 5. Promedio de la concentración de fenoles totales (A) y de taninos condensados (B) en las plantas del sitio Aluvión y del Lomerío.

los folíolos con daño intermedio (12-25% del área foliar dañada) y alto ( $\geq 25\%$  del área consumida) fueron escasos en las plantas del Lomerío, mientras que los folíolos de las plantas del Aluvi3n estuvieron sobre-representadas en estas categorías de daño. El contraste en estas distribuciones fue altamente significativo ( $\chi^2 = 14.09$ ,  $P = 0.002$ ) y se refleja en el IH global de ambas poblaciones (Fig. 6).

Tabla 3. Número de folíolos de las plantas de las dos poblaciones de *D. guianense* en cada categoría de daño. Los números sobre la diagonal corresponden a los valores observados en agosto de 1997; los números bajo la diagonal son los valores esperados bajo la hipótesis nula de independencia entre categorías de daño y las poblaciones de la especie en estudio.

Sitio	Porcentaje de daño foliar					$\Sigma$
	0	1-6	6-12	12-25	25-100	
Aluvi3n	36/46	32/29	6/7	10/6	11/8	95
Lomerío	56/46	25/29	8/7	2/6	4/8	95
$\Sigma$	92	57	14	12	15	190

Este patr3n fue similar en las dos estimaciones de la herbivoría que realicé en la época de secas de 1998 ( $F=6.71$ ,  $P=0.01$ ) y en la de lluvias de 1998 ( $F=2.32$ ,  $P=0.03$ ; Fig. 6). En estos dos casos pude cuantificar el IH por planta, lo que me permitió comprobar, mediante un análisis de varianza, que la variación entre ambas poblaciones fue mayor que entre los individuos de una misma población en ambos casos.

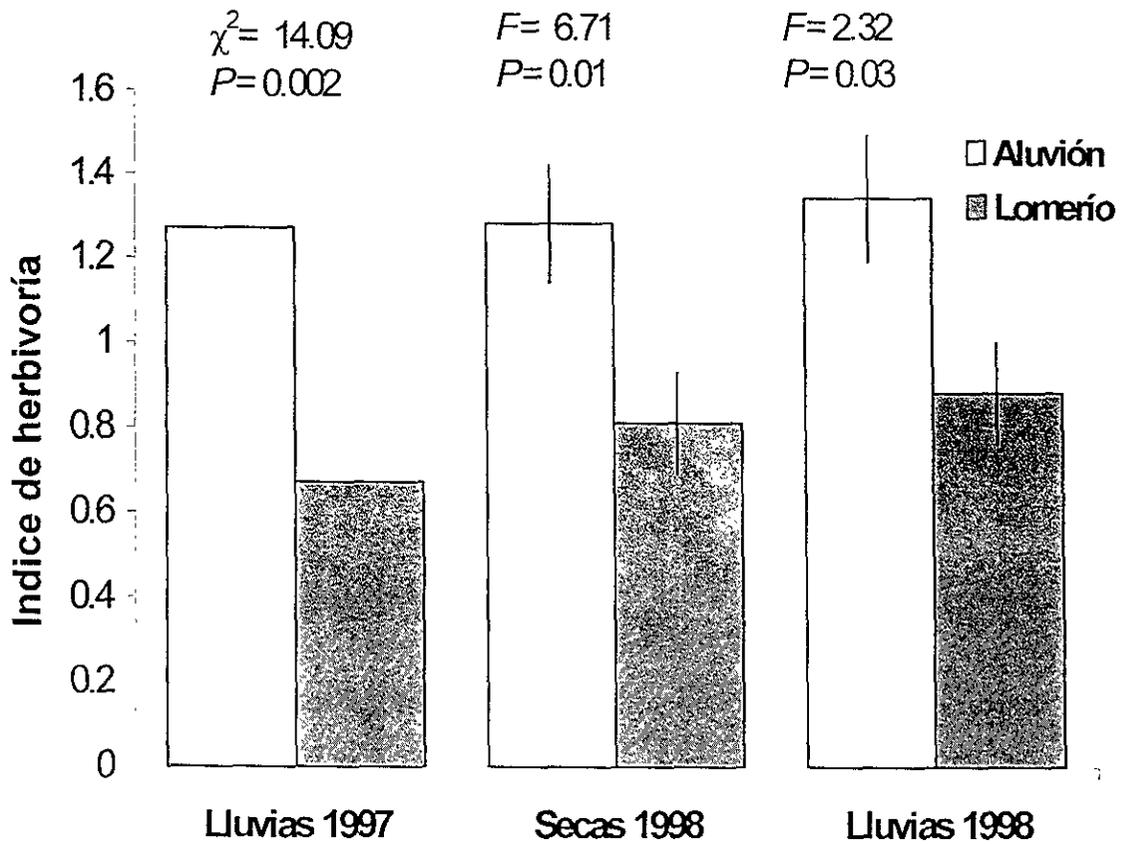


Figura 6. Índices de herbivoría estimados en las poblaciones del Aluvión y del Lomerío en dos épocas de lluvias y en una de secas. En 1997, estimé el índice en general para cada población, ( $N = 20$  plantas en cada sitio), es por eso que las barras no tienen ningún estadístico que represente la variación dentro de cada población. En junio de 1998,  $N = 18$  en el Aluvión y  $N = 16$  en el Lomerío; y en septiembre de 1998,  $N = 17$  en el Aluvión y  $N = 14$  en el Lomerío; los valores que se presentan para 1998 corresponden al promedio  $\pm$  error estándar de los índices de herbivoría por planta

## Pruebas de preferencia y aceptabilidad

En el primer experimento, las larvas de *Spodoptera fugiperda* no tuvieron ninguna preferencia por el follaje de alguno de los dos tipos de planta, pues consumieron los folíolos con una frecuencia aproximadamente similar; la ligera superioridad de la preferencia por el follaje del Aluvión no fue significativa ( $\chi^2 = 0.44$ ,  $P = 0.51$ ; experimento 1, Fig. 7). Sin embargo, al repetir este experimento con un número mayor de repeticiones, en 63.8 % de los casos, las larvas ingirieron una cantidad mayor de tejido de los folíolos del Aluvión que de los del Lomerío ( $\chi^2 = 5.64$ ,  $P = 0.02$ ; experimento 2, Fig. 7).

En un segundo nivel de análisis, comparé la cantidad de área foliar consumida del follaje de cada población (Fig. 8). En ambos experimentos el consumo del follaje del Aluvión fue 1.44 y 1.45 veces mayor, respectivamente, que el del Lomerío. Sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (experimento 1:  $t_{(34)} = 1.57$ ,  $P = 0.13$  y experimento 2:  $t_{(84)} = 1.16$ ,  $P = 0.11$ ).

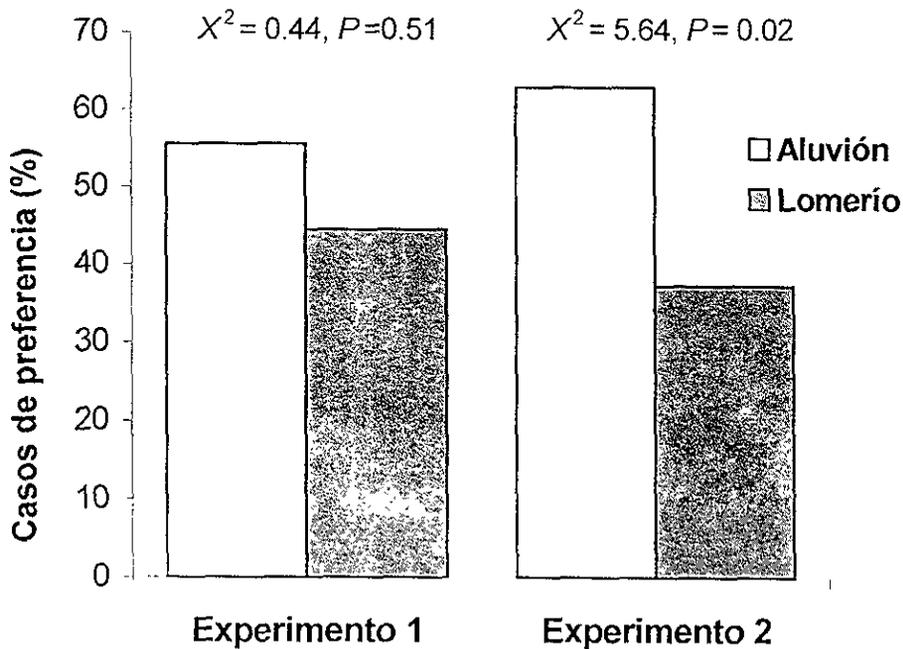


Figura 7. Porcentaje de casos en que hubo preferencia por algún tipo de follaje. En el experimento 1,  $N=18$  y en el experimento 2,  $N= 43$  repeticiones.

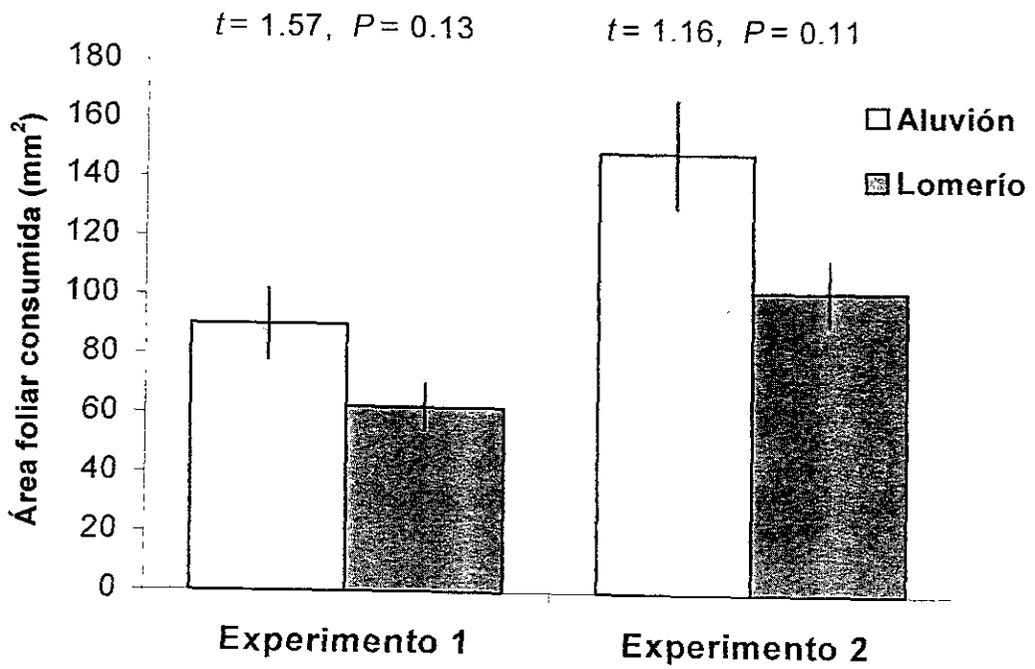


Figura 8. Promedio y error estándar del área foliar consumida por las larvas en el follaje de los sitios Aluvión y Lomerío. En el caso del experimento 1,  $N = 18$  y en el caso del experimento 2,  $N = 43$  repeticiones.

## Trasplantes recíprocos

### Crecimiento

En el caso de la producción de hojas por planta (Fig. 9), el ANDEVA de dos vías detectó un efecto significativo del sitio al que fueron trasplantados los individuos ( $P= 0.003$ ), mientras que ni la población de origen ni la interacción de ambos factores tuvieron efectos significativos en la misma variable de respuesta ( $P= 0.22$  y  $P= 0.98$ , respectivamente; Tabla 4).

Tabla 4. ANDEVA de dos vías par analizar el efecto del sitio del trasplante y la población de origen sobre la producción de hojas en el experimento de trasplantes recíprocos de plantas de *D. guianense*.

Fuente	GL	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Sitio de trasplante	1	13.72	13.72	9.35	0.003
Población de origen	1	2.29	2.29	1.56	0.22
Sitio * Población	1	0.001	0.001	0.00	0.98
Error	68	99.78	1.47		

En el caso de la producción de folíolos, los efectos del sitio y de la población de origen presentaron las mismas tendencias. El sitio donde las plantas fueron trasplantadas tuvo un efecto significativo en la producción de folíolos ( $P= 0.001$ ), mientras que la población de origen y la interacción de ambos factores no tuvieron una influencia significativa en esta variable ( $P= 0.06$  y  $P= 0.58$ , respectivamente; Tabla 5).

Tabla 5. ANDEVA de dos vías para evaluar el efecto del sitio del trasplante y la población de origen sobre la producción de folíolos en el experimento de trasplantes recíprocos de plantas de *D. guianense*.

Fuente	GL	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Sitio de trasplante	1	238.50	238.50	12.0	0.001
Población de origen	1	70.80	70.80	3.56	0.06
Sitio * Población	1	6.00	6.00	0.30	0.59
Error	68	1352.08	19.88		

Los individuos de ambas poblaciones desplegaron un crecimiento significativamente mayor, en la parcela del sitio con mayor disponibilidad de recursos (Aluvión) que en el que presenta un estrés edáfico mayor (Lomerio), crecimiento reflejado en la producción de hojas (Fig. 9) y de folíolos (Fig. 10).

Estos resultados pueden ser evaluados bajo el modelo propuesto al inicio de este trabajo para predecir las posibles causas de la variación en el crecimiento de los individuos de *D. guianense*. La magnitud del crecimiento de ambas poblaciones en cada sitio, es compatible con la dirección de las flechas del modelo que interpretan dicha variación como producto de una respuesta plástica de los individuos de *D. guianense* (cf. Fig. 1).

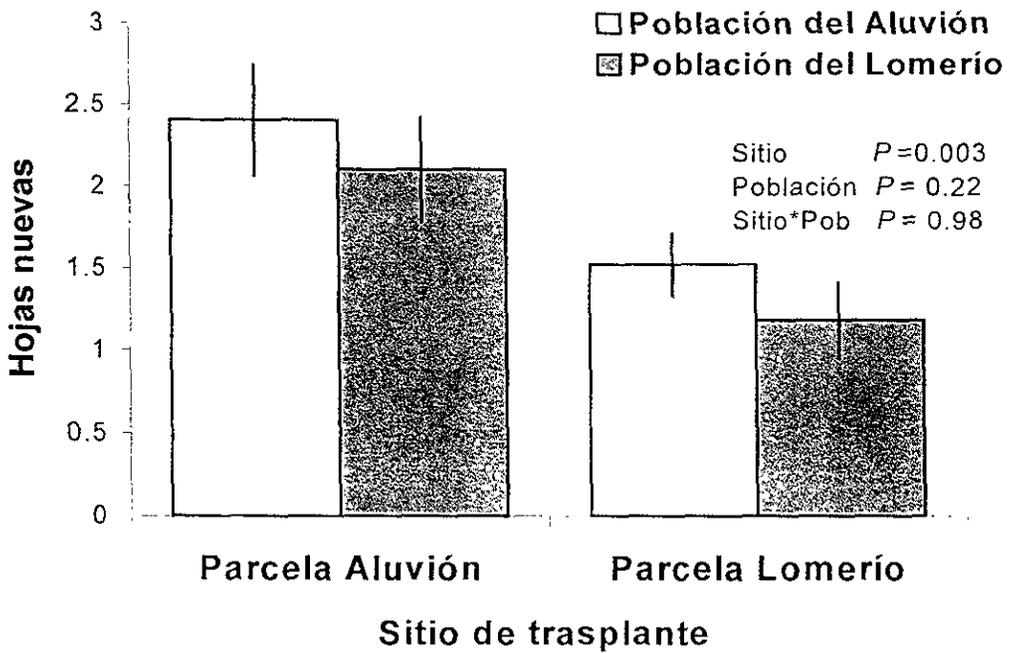


Figura 9. Crecimiento de los individuos de ambas poblaciones en cada una de las parcelas, expresado por el promedio  $\pm$  error est3andar del n3mero de hojas producidos en 174 d3as. En la parcela del Aluvi3n,  $N=15$  repeticiones del Aluvi3n y  $N=17$  repeticiones del Lomer3o. En la parcela del Lomer3o,  $N=16$  repeticiones del Aluvi3n y  $N=17$  repeticiones del Lomer3o.

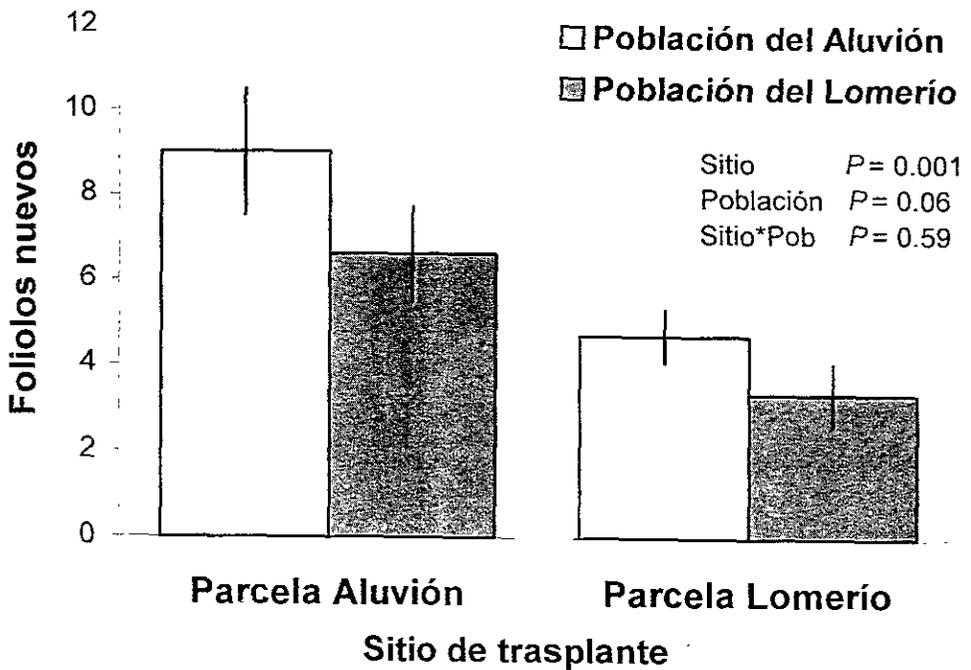


Figura 10. Crecimiento de los individuos de ambas poblaciones en cada una de las parcelas, expresado por el promedio  $\pm$  error estándar en el número de foliolos producidos en 174 días. En la parcela del Aluvión  $N=15$  repeticiones del Aluvión y  $N=17$  repeticiones del Lomerío. En la parcela del Lomerío  $N=16$  repeticiones del Aluvión y  $N=17$  repeticiones del Lomerío.

### Herbivoría

A partir de la diferencia que encontré en los patrones de crecimiento y en la producción de metabolitos secundarios de los individuos de ambas poblaciones, esperarí que la asignación de recursos para la producción de compuestos defensivos fuera en sentido opuesto al crecimiento. De acuerdo a la primera parte de este estudio, esta inversión de recursos tendría que verse reflejada en los niveles de herbivoría de ambas poblaciones.

El análisis de varianza de dos vías no detectó efectos significativos del sitio ( $P= 0.14$ ), de la población de origen de las plantas ( $P= 0.49$ ), ni de la interacción de ambos factores ( $P=0.6$ ) en los niveles de herbivoría de los individuos de *D. guianense* estimados en septiembre de 1998. Sin embargo, en las estimaciones realizadas en abril de 1999, con un número de muestra mayor, el sitio del trasplante tuvo un efecto altamente significativo en los niveles de herbivoría de ambas poblaciones ( $P < 0.0001$ ), mientras que la población de origen de las plantas y la interacción de ambos factores no tuvieron efectos significativos ( $P=0.68$  y  $P=0.64$ , respectivamente) en la magnitud de la herbivoría (Tabla 7).

Tabla 7. Análisis de varianza de dos vías para detectar los efectos del sitio del trasplante y de la población de origen, así como de la interacción de ambos factores sobre el índice de herbivoría estimado en abril de 1999 en las plantas trasplantadas. En la parcela del Aluvión  $N= 13$  plantas del Aluvión y  $N= 13$  plantas del Lomerío; y en la parcela de Lomerío  $N= 14$  plantas del Aluvión y  $N= 15$  plantas del Lomerío.

Fuente	GL	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Sitio de trasplante	1	6.84	6.84	27.41	0.0001
Población de origen	1	0.04	0.04	0.17	0.68
Sitio* Población	1	0.06	0.06	0.22	0.64
Error	51	12.74	0.25		

Las estimaciones de la herbivoría en abril de 1999 permiten definir las posibles causas de la variación en los patrones de asignación de recursos de las poblaciones de *D. guianense* estudiadas (Fig. 11). Al comparar estas tendencias con el modelo para predecir los mecanismos que promueven la variación en los patrones de asignación de recursos, propuesto en los objetivos de este trabajo (Fig. 1), es factible que los resultados obtenidos sean compatibles con la interpretación de una respuesta plástica de las plantas de *D. guianense* para producir metabolitos defensivos, que tienen un efecto directo en los niveles de herbivoría.

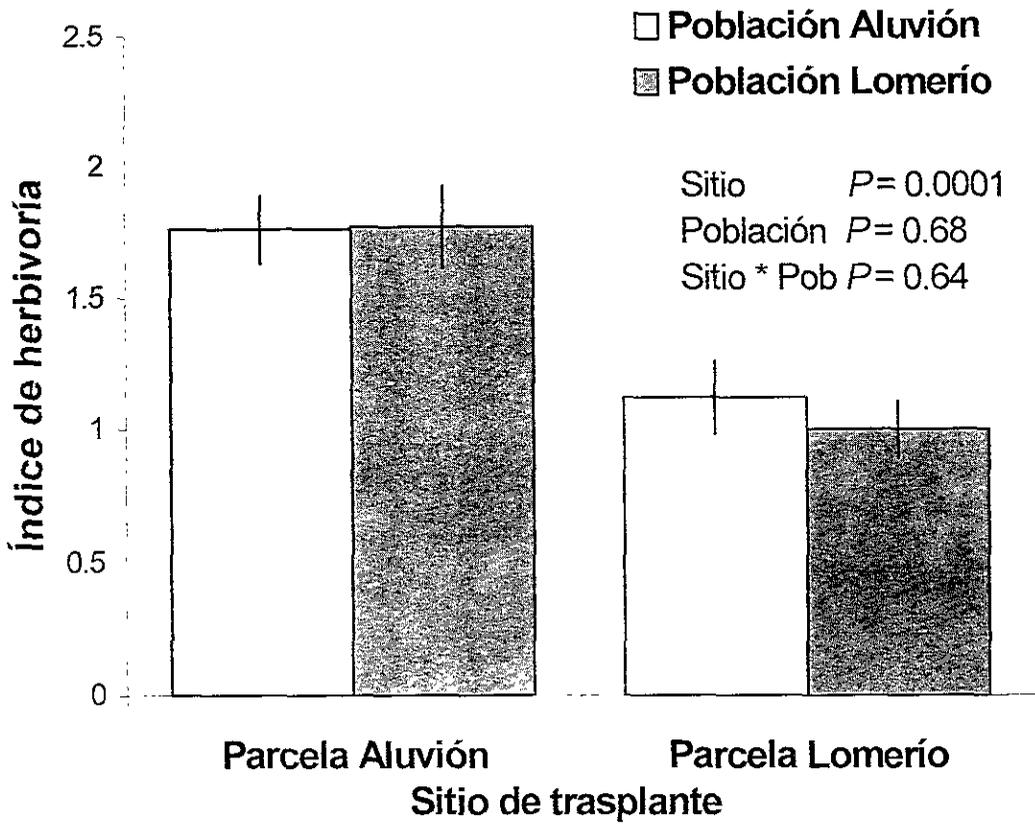


Figura 11. Promedio  $\pm$  error estándar de los índices de herbivoría estimados en abril de 1999 en cada una de las poblaciones trasplantadas en ambos sitios.

## DISCUSIÓN

La variación edáfica entre los sitios Aluvión y Lomerío tuvo una influencia importante en los patrones de crecimiento y en la producción de caracteres defensivos en ambas poblaciones de *D. guianense*. El hecho de que ambos sitios se encuentran bajo el mismo régimen climático y bajo condiciones de disponibilidad lumínica similares, junto con las pruebas de aceptabilidad, reducen las posibilidades de que las diferencias observadas sean ocasionadas por factores distintos a la heterogeneidad edáfica. Los resultados de este trabajo constituyen una evidencia más de la influencia que puede ejercer el ambiente abiótico sobre las respuestas ecofisiológicas de las plantas, como el crecimiento y la producción de metabolitos secundarios. Como en otros trabajos (Bryant *et al.* 1987, McKey *et al.* 1978), la producción de compuestos fenólicos estuvo correlacionada negativamente con la cantidad de nutrientes en el suelo y el crecimiento de las plantas. Así mismo, los niveles de herbivoría observados en ambas poblaciones, junto con las pruebas de preferencia y aceptabilidad realizadas con un herbívoro generalista, sugieren que la asignación de recursos al crecimiento y a la producción de caracteres defensivos tiene el potencial de alterar la relación de las plantas con sus herbívoros a partir de la modificación de la calidad de los tejidos vegetales como alimento para los mismos.

Los resultados del experimento de trasplantes recíprocos resaltaron la capacidad que tienen las plántulas de *D. guianense* de manifestar cierta plasticidad fenotípica en la asignación de sus recursos al crecimiento y a la producción de caracteres defensivos, en función de la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

Cada una de las partes de este estudio se complementan para conformar una contribución hacia el entendimiento de los patrones de variación en la defensa de las plantas, en función de la calidad edáfica y de sus normas de reacción para responder a distintas posibles presiones de selección.

## Crecimiento

La calidad edáfica parece ser un elemento determinante para las tasas de crecimiento de los individuos de ambas poblaciones de *D. guianense*. Las plántulas del Aluvión, establecidas bajo una abundancia de recursos mayor, expresaron tasas de crecimiento más rápidas en términos de la producción de hojas y folíolos, que las plantas que crecen bajo un mayor estrés de recursos edáficos en el Lomerío. La mayor disponibilidad de algunos elementos como potasio, fósforo, materia orgánica y agua son condiciones más aptas para promover el crecimiento de las plantas (Chapin 1991a, Killham 1994). Esta es la situación correspondiente al sitio Aluvión, en contraste con las características edáficas del sitio Lomerío. Por otra parte, la capacidad de carga del suelo tiene una gran influencia en la disponibilidad de nutrientes (Stark 1994). La textura del suelo del sitio Lomerío, compuesta mayoritariamente por arena (66%) debería tener una capacidad baja de retener agua y minerales, mientras que la acumulación de arcillas, limos y materia orgánica en el sitio Aluvión tienen un potencial mayor de proporcionar a las plantas un buen reservorio de nutrientes para su crecimiento.

La correlación positiva entre las tasas de crecimiento y la disponibilidad de nutrientes en ambos sitios, podría ser un reflejo de la respuesta ecolofisiológica o adaptativa al estrés ambiental al que estén sujetas (Chapin 1991b), y así mantener su competitividad bajo condiciones de escasez de recursos. El desarrollo de tasas de crecimiento lentas puede ser explicado por tres mecanismos fisiológicos: *i*) una capacidad baja de capturar recursos, *ii*) una asignación menor de recursos para el crecimiento, debido a una inversión mayor en otras funciones que favorecen su sobrevivencia (como la defensa) o *iii*) impedimentos internos que limitan el crecimiento, como la presencia o la ausencia de algunas hormonas (Chapin 1991b). Para conocer cuál de éstas es la causa de las diferencias observadas en las tasas de crecimiento de los individuos del Lomerío y del Aluvión, es necesario evaluar primero cómo fue su asignación de recursos para otras funciones fisiológicas, y las implicaciones de ésta en su interacción con los herbívoros. Esta evaluación podría ser un componente importante para elucidar en qué medida la

asignación de recursos está sujeta a presiones de selección ejercidas en parte por la actividad de los herbívoros en las dos poblaciones de estudio de *D. guianense*.

### **Metabolitos secundarios**

La relación negativa entre la cantidad de compuestos fenólicos presentes en cada población y la disponibilidad de nutrientes en sus sitios es congruente con las predicciones de las hipótesis del balance carbono/nutrientes (Bryant *et al.* 1983, Richardt *et al.* 1991) y de la disponibilidad de recursos/tasa de crecimiento (Coley *et al.* 1985). Los resultados de este estudio sugieren que las plantas que crecen bajo un estrés edáfico mayor en el Lomerío produjeron más metabolitos secundarios con potencial defensivo (fenoles y taninos condensados) que las plantas que se encuentran establecidas en sitios con mejor disponibilidad de nutrientes en el Aluvi6n. Sin embargo, sería recomendable realizar estos análisis por planta, para poder tener una estimaci6n de la variaci6n intrapoblacional y así comprobar estadísticamente las diferencias sugeridas por los resultados del presente estudio. No obstante, las tendencias detectadas son consistentes con otros trabajos que han demostrado un incremento en la producci6n de compuestos fenólicos cuando las plantas se encuentran bajo estrés hídrico o de nutrientes (Gershenson 1983, McKey *et al.* 1978).

Para comprobar el potencial defensivo de los fenoles y los taninos condensados encontrados en el follaje de *D. guianense*, sería necesaria la extracci6n de estos metabolitos y la realizaci6n de pruebas de aceptabilidad y de desempeñ6 alimentando algùn herbívoro con una dieta neutra adicionada con distintos niveles de dichos metabolitos. Por otro lado, para conocer en su totalidad los metabolitos secundarios que confieren alguna defensa a los individuos de *D. guianense*, sería necesario realizar un perfil químico completo de la especie, que incluyera la detecci6n de compuestos volátiles, y después verificar la eficacia de los compuestos encontrados contra el ataque por herbívoros. Con la cromatografía de gases que realicé en este estudio no pude obtener dichos alcances.

Si bien es difícil deducir los mecanismos ecofisiológicos o evolutivos que promueven una correlación negativa entre la disponibilidad de nutrientes y la producción de metabolitos secundarios con algún potencial defensivo, bajo el supuesto de un costo inherente de los mismos (*cf.* Chapin *et al.* 1987, Herms y Mattson 1992, Simms 1992) es posible intuir la magnitud de dicho costo en función de la capacidad de las plantas para compensar las pérdidas del tejido consumido por los herbívoros. En el caso de *D. guianense*, las plantas del Lomerío, que crecen bajo un estrés edáfico mayor, podrían tener una capacidad de compensación menor que las del sitio Aluvi3n, como se reflej3 en sus tasas de crecimiento. Seg3n los supuestos de la teor3a de la defensa 3ptima (Rhoades 1979) y de disponibilidad de recursos/tasa de crecimiento (Coley *et al.* 1985), las plantas defender3an sus tejidos en proporci3n directa a las consecuencias de la p3rdida de los mismos, y en proporci3n inversa a su capacidad de compensaci3n (Herms y Mattson 1992). Las variaciones en los caracteres defensivos entre poblaciones indicar3an que los efectos (*i.e.*, los costos ecol3gicos de la p3rdida de tejidos) pueden ser diferentes, dependiendo de la capacidad de compensaci3n y de la importancia que los tejidos consumidos tienen para la adecuaci3n de las plantas de cada poblaci3n (English-Loeb *et al.* 1997, Simms 1992). A partir de la asignaci3n de recursos al crecimiento y a la producci3n de algunos compuestos secundarios que detect3 en ambas poblaciones, sugiero que el costo de la p3rdida de tejido podr3a ser mayor para las plantas del sitio Lomer3o, que te3ricamente tendr3an una capacidad de compensaci3n menor que las del sitio Aluvi3n. Un estudio adicional dirigido a evaluar experimentalmente el impacto de la herbivor3a sobre el desempe3o de las plantas de ambas poblaciones (*cf.* Barajas 1998) podr3a arrojar luz sobre esta predicci3n.

Si las diferencias observadas en la asignaci3n de recursos en ambas poblaciones se mantienen bajo los supuestos de la teor3a de defensa 3ptima (Rhoades 1979), los beneficios de esta relaci3n tendr3an que verse reflejados en su interacci3n con los herb3voros en condiciones de campo.

## Herbivoría

El grupo de los compuestos fenólicos es conocido por sus eficiencia como defensa de las plantas al reducir la digestibilidad de los tejidos vegetales (Harbone 1993, McKey 1978). Particularmente, los taninos son considerados como importantes reductores de digestibilidad, ya que forman complejos con las proteínas vegetales, de manera que éstas quedan en estado indigerible para los herbívoros (Rosenthal y Janzen 1979, McKey *et al.* 1978, Rhoades 1979). Sin embargo, la detección de fenoles totales y taninos condensados en este estudio debe ser interpretada con precaución. Es necesario considerar que dentro del grupo de los fenoles existen una gran cantidad de grupos de compuestos con distintos efectos en los herbívoros; es por esta razón que las concentraciones de fenoles totales aportan una estimación general que puede tener múltiples interpretaciones, dependiendo de la presencia de compuestos como flavonoides, taninos y/o cumarinas, entre otros. Así mismo, muchos herbívoros han desarrollado adaptaciones para poder alimentarse de tejidos vegetales con contenidos de metabolitos secundarios, sin que estos les causen daño alguno. Por otro lado, también es posible que existan otros factores reductores de la calidad nutricional de los tejidos, como otros tipos metabolitos secundarios, defensas inducidas (Karban y Baldwin 1997, Weis 1992), o bien la concentración de algunos metabolitos primarios (Bercmbaum 1995), que no hayan sido cuantificados en el presente estudio y que sean determinantes en las tendencias que observé en la herbivoría.

Los índices de herbivoría en las épocas de secas y lluvias fueron significativamente mayores en las plántulas del Aluvión, las cuales presentaron concentraciones menores de compuestos fenólicos que las del Lomerío. Esta relación sugiere la presencia de caracteres defensivos en el follaje de *D guianense*, presentes en mayor cantidad o concentración en los individuos del Lomerío. Sin embargo, es necesario hacer énfasis en que con los datos obtenidos en este estudio no es posible descartar de los índices de herbivoría sean reflejo de que las plantas del Aluvión posean una calidad nutricional superior a las plantas del Lomerío, en términos de los contenidos de nitrógeno, fósforo y potasio asimilables para los herbívoros o de moléculas más complejas como aminoácidos, lípidos y vitaminas

(Berembaum 1995). Para poder descartar esta posibilidad, sería necesario realizar análisis químicos de los contenidos de dichos compuestos en los tejidos de ambas poblaciones de *D. guianense* y así verificar si existen diferencias en su calidad nutricional.

Es necesario hacer la observación de que en el presente estudio algunas variables que pueden tener influencia en los niveles de herbivoría no fueron evaluadas, tales como la productividad, arquitectura y cobertura de las comunidades vegetales presentes en ambos sitios así como la concentración de nutrientes en relación a las plantas vecinas de las plantas estudiadas (Grubb 1992). Sin embargo, si existen diferencias en dichas variables, éstas pueden ser interpretadas como producto de los contrastes edáficos de ambos sitios, variable propuesta como determinante en los patrones de asignación de recursos de las plantas del presente estudio.

Algunos autores han propuesto que el nivel de resistencia en las plantas refleja la disyuntiva entre los beneficios de reducir la herbivoría y los costos de producción de las defensas (Simms 1992). La variación en los niveles de metabolitos secundarios con algún potencial defensivo y en la incidencia de la herbivoría en ambas poblaciones podría considerarse como un indicador más de los costos de la herbivoría para los individuos de cada población, en función de su capacidad para compensar los tejidos perdidos. Se podría esperar que el costo de la herbivoría fuese mayor para las plantas del Lomerío, en donde parecen estar mejor defendidas químicamente que en el sitio Aluvión. Nuevamente, un experimento de herbivoría controlada (p. ej. defoliación artificial) podría arrojar luz a esta predicción.

A pesar del contraste en los metabolitos secundarios en las dos poblaciones, no hay que descartar la posibilidad de que los distintos niveles de herbivoría sean producto de una diferencia en la composición y abundancia de herbívoros en ambos sitios. Para desechar esta posibilidad, tendrían que realizarse censos de la composición y abundancia de la comunidad de herbívoros en ambos sitios. Sin embargo, aún cuando existieran tales diferencias, esta condición podría ser consecuencia de la calidad nutricional del follaje disponible para los herbívoros, correlacionada a su vez con la calidad del hábitat influenciada por las condiciones edáficas del sitio. La mayor incidencia de herbivoría en

los individuos del Aluvión podría ser un indicador de que en este sitio el follaje tiene una mayor aceptabilidad (p. ej. menor defensa o mayor valor nutricional) que en el Lomerío.

Bajo este raciocinio, se esperaría que los experimentos de preferencia y aceptabilidad como los realizados con el herbívoro generalista *S. fugiperda* mostrasen una tendencia compatible con el argumento anterior. El follaje de la población del Aluvión fue preferido sobre el follaje del Lomerío. Sin embargo, esta preferencia se reflejó tan sólo con una tendencia clara, aunque marginalmente significativa en términos del área consumida. Así como otros trabajos han evidenciado una relación directa entre la aceptabilidad de los tejidos y la defensa química (p. ej. compuestos cianogénicos; Dirzo y Harper 1982), estos datos también podrían ser una evidencia del potencial defensivo que los metabolitos secundarios de *D. guianense* podrían tener sobre los herbívoros (Dirzo y Harper 1982, Pimentel 1988, Rhoades 1979, Waterman y Mole 1989).

Los experimentos de preferencia realizados (al menos en parte) y las diferencias químicas observadas son una evidencia de que, independientemente de la composición de la comunidad de herbívoros presente en ambos sitios, el follaje de ambas poblaciones tiene caracteres defensivos o nutricionales contrastantes, probablemente responsables de la variación observada en la herbivoría de *D. guianense* en el sitio de estudio. Sería recomendable realizar el mismo tipo de pruebas con herbívoros especialistas de *D. guianense*, para evaluar si también mantienen los mismos patrones de preferencia. Por otro lado, para determinar la eficiencia del sistema de defensa en *D. guianense* también es recomendable la realización de pruebas de desempeño y adecuación de los herbívoros sometidos a una dieta constante del follaje de ambas poblaciones.

La evaluación de la magnitud del crecimiento y de la producción de caracteres defensivos, como podrían ser los compuestos fenólicos detectados, así como las implicaciones de ésta en la interacción de *D. guianense* con sus herbívoros, permite suponer que el desarrollo de tasas de crecimiento lentas en los individuos de la población del Lomerío podría ser originada por el desvío de recursos para la producción de metabolitos secundarios u otros compuestos defensivos que, al parecer, contribuyen a la disminución en los niveles de herbivoría detectada en condiciones naturales. Esta

tendencia sería compatible con las expectativas de la teoría de la asignación de recursos, siempre y cuando dicha producción sea costosa (ver Begon *et al.* 1995).

### **Origen de la variación: ¿Plasticidad fenotípica o diferenciación genética?**

Para determinar el grado en que la heterogeneidad edáfica y la herbivoría representan presiones de selección para las plántulas de *D. guianense*, y así conocer el origen de la variación encontrada en los patrones de asignación de recursos, sería necesaria la identificación de los siguientes elementos: *i*) variación intraespecífica en el daño por herbivoría y la calidad nutricional del suelo, *ii*) variación intraespecífica en los patrones de asignación de recursos, en este caso destinados a la defensa química y al crecimiento; y *iii*) una correlación entre éstos caracteres y la adecuación de los individuos (Marquis 1992). La primera parte de este estudio ofrece evidencias de que en ambas poblaciones de *D. guianense* se cumplen los dos primeros requisitos. Si bien la tercera condición no fue analizada en este proyecto, es importante considerar que la disponibilidad de recursos y la herbivoría son conocidas como factores que pueden afectar la adecuación de las plantas (McKey 1979, Weis 1992).

A pesar de que en este estudio no evalué la adecuación de las plantas de *D. guianense*, la asignación diferencial de recursos que se manifiesta en ambas poblaciones podría ser un indicio de la importancia de un balance adecuado de dicha asignación, para obtener una adecuación máxima en un ambiente heterogéneo. Factores como la herbivoría y la disponibilidad de recursos podrían ejercer cierta presión de selección hacia la expresión diferencial de la asignación de recursos. Cuando estas presiones de selección son de magnitud variable, dependiendo de la combinación de factores bióticos y abióticos con los que las plantas tienen que lidiar, el área de distribución que una especie puede abarcar depende del grado de diferenciación genética o de plasticidad de los individuos para sobrevivir en un ambiente heterogéneo (Harper 1977).

La especie de estudio, *D. guianense*, es una especie codominante y de alta frecuencia en la Selva Lacandona, y se encuentra establecida bajo una gran diversidad de

condiciones ambientales (Pennigton y Sarukhán 1998). Es posible que, para abarcar un ámbito tan amplio, esta especie tenga un sistema genético basado en la expresión de cierta plasticidad fenotípica, como consecuencia de determinadas normas de reacción expresadas bajo condiciones ambientales específicas, o bien de polimorfismos, producto de procesos microevolutivos que implican la fijación genética de ciertos caracteres.

Los experimentos de trasplantes recíprocos de plántulas de *D. guianense* permitieron explorar bajo qué mecanismos se mantiene la variación observada en la asignación de recursos de ambas poblaciones. Reiterando las predicciones del modelo propuesto en los objetivos del presente trabajo (Fig.1), si la variación en los patrones de asignación de recursos depende fundamentalmente de la disponibilidad de los mismos, esto es, del sitio del trasplante, el crecimiento y la herbivoría observados podrían ser explicados como producto de una respuesta plástica de las plantas de *D. guianense* (Fig. 12A); si por el contrario, la variación se origina en función de la población de origen de las plántulas, independientemente de la disponibilidad de recursos en el sitio del trasplante, podría suponerse algún nivel de diferenciación genética entre ambas poblaciones (Fig. 12B).

		(A)				(B)	
		SITIO				SITIO	
POBLACIÓN DE ORIGEN		Aluvión	Lomerío	POBLACIÓN DE ORIGEN		Aluvión	Lomerío
Aluvión		↑	↓	<b>Aluvión</b>		^	^
Lomerío		↑	↓	<b>Lomerío</b>		↓	↓

Figura 12. Predicciones de las magnitudes del crecimiento y la herbivoría en las poblaciones de *D. guianense* trasplantadas, como producto de una respuesta plástica de las plantas (A) o de la diferenciación genética entre las dos poblaciones (B). En ambas posibilidades, las negritas indican el factor determinante para la variación en la asignación de recursos al crecimiento y en la herbivoría observadas.

## **Crecimiento**

El despliegue de crecimiento de los individuos trasplantados, expresado en el número de hojas y de folíolos producidos, fue mayor en el Aluvión, sitio con más disponibilidad de recursos, que en el Lomerío, en donde las plantas se encuentran bajo un estrés edáfico mayor. Por otro lado, el despliegue en el crecimiento de estas plantas fue independiente de su población de origen. Estas tendencias coinciden con las predicciones del modelo propuesto para explicar la variación de los patrones de crecimiento como producto de la plasticidad fenotípica de *D. guianense* (Fig. 12A).

Ante las evidencias de la existencia de cierto grado de plasticidad fenotípica, que permite a los individuos de *D. guianense* expresar tasas de crecimiento diferentes de acuerdo a la cantidad de recursos disponibles, es posible descartar la posibilidad de que, en este sistema de estudio, exista alguna fijación genética de los patrones de crecimiento de las plántulas, bajo los parámetros evaluados en este estudio. La existencia de normas de reacción para las tasas de crecimiento, definidas en función de los recursos que estén a su disposición, coincide con la afirmación de Bazzaz *et al.* (1987) de que la variación intraespecífica en el tamaño de las plantas se encuentra determinada por la disponibilidad de recursos, más que por diferencias genéticas entre los individuos.

## **Resistencia contra los herbívoros**

Los resultados de la primera parte de este proyecto reflejaron una relación consistente entre la cantidad de daño y la concentración de metabolitos secundarios con algún potencial defensivo. Además, ante la posibilidad de que existan otros caracteres de las plántulas de *D. guianense* que les confieran alguna resistencia contra el ataque de los herbívoros, inferí la asignación de recursos para la defensa en los individuos trasplantados a partir de la estimación del daño foliar, que finalmente refleja la calidad de los tejidos como alimento para los herbívoros.

El efecto significativo del sitio del trasplante en los índices de herbivoría observados en las plántulas de *D. guianense* apunta hacia la existencia de cierto grado de plasticidad fenotípica en la expresión de caracteres que determinan la calidad del follaje

para los herbívoros. En el Aluvión, los herbívoros consumieron más follaje de las plantas de *D. guianense* trasplantadas, independientemente de su población de origen, que en el Lomerío. Comparando estas tendencias con las predicciones sobre las causas de la variabilidad en la asignación de recursos, coinciden con la parte del modelo que explica dicha variación por la existencia de plasticidad fenotípica en la expresión de caracteres, como la producción de metabolitos secundarios o algún otro carácter defensivo, que influyen en los niveles de herbivoría observados en el campo (Fig. 12A).

### **Evaluación de las teorías e hipótesis sobre los patrones defensivos de las plantas en el sistema de estudio**

Los resultados obtenidos en este trabajo constituyen una evidencia de la influencia de la disponibilidad de recursos en los patrones de asignación de recursos para la defensa de las plantas. Al comparar estos resultados con las predicciones de las teorías mencionadas en la introducción, es evidente de que los patrones encontrados para *D. guianense* en el sistema de estudio sólo coinciden con algunas de ellas, mientras que no son compatibles con otras, como describo a continuación.

Bajo los supuestos de la teoría de la apariencia (Feeny 1976), las plantas de ambas poblaciones de *D. guianense* tendrían la misma probabilidad de ser encontradas y consumidas por los herbívoros, relación que debería verse reflejada en la producción de defensas químicas y, como consecuencia, en niveles de herbivoría similares. El contraste tentativo en la producción de metabolitos secundarios y en los índices de herbivoría encontrados en las poblaciones del Aluvión y del Lomerío, refleja una carencia en dicha similitud, por lo que podemos descartar que la teoría de la apariencia explique los patrones de variación observados en el sistema de estudio.

La teoría de la defensa óptima (Rhoades 1979) supone una relación directamente proporcional entre la inversión en defensas y los costos por la pérdida de los tejidos consumidos por los herbívoros. Bajo el supuesto de que dichos costos son menores en las plantas con una capacidad de recambio de tejidos mayor, los patrones observados en las

poblaciones de *D. guianense* coinciden con esta teoría. Las plantas del Aluvión, que tendrían un costo menor atribuible a la pérdida de tejidos, invirtieron una cantidad relativamente menor de recursos en la producción de defensas químicas, en comparación con los individuos del Lomerío que, ante su tasa de crecimiento reducida, tendrían una capacidad menor de compensación, y por lo tanto un costo mayor por la pérdida de tejidos. Sin embargo, la teoría de la defensa óptima también postula que, ante los costos de la producción de los metabolitos secundarios, las plantas que se encuentran bajo algún tipo de estrés tendrían una capacidad reducida de asignar recursos para las defensas del tipo reductoras de digestibilidad, en comparación con plantas que se encuentran bajo condiciones ambientales menos limitantes. Esta relación no se reflejó en los niveles de compuestos fenólicos encontrados en la población del Lomerío, establecida bajo condiciones relativamente más estresantes, que fueron mayores que los de la población del Aluvión, establecida bajo condiciones ambientales menos limitantes.

Bajo las predicciones de la teoría del estrés ambiental (White 1984), la asignación de recursos para la defensa en las plantas del Lomerío, sometidas a cierto estrés ambiental, tendría que haber sido menor que la de las plantas del Aluvión, establecidas bajo condiciones menos estresantes. Sin embargo, los resultados de este trabajo apuntan exactamente en la dirección contraria, pues la población establecida bajo un estrés ambiental mayor (Lomerío) produjo tentativamente más compuestos con potencial defensivo que la población que crece bajo condiciones menos limitantes (Aluvión). Por esta contradicción, la teoría del estrés ambiental tampoco explica la variación en los patrones de defensa encontrados en el sistema de estudio.

Debido a que en este estudio no fue posible la evaluación de la diversidad química del follaje de ambas poblaciones, la hipótesis de la diversidad química no pudo ser evaluada bajo los supuestos de la misma.

Tanto la teoría de la disponibilidad de recursos/tasa de crecimiento (Coley *et al.* 1985), como la del balance carbono/nutrientes (Bryant *et al.* 1983) predicen, aunque como consecuencia de procesos distintos, que la producción de defensas químicas reductoras de digestibilidad es inversamente proporcional a la disponibilidad de

nutrientes. La asignación de recursos al crecimiento y a la producción de metabolitos secundarios en *D. guianense* en los sitios Aluvión, con una disponibilidad de recursos alta, y Lomerío, con una disponibilidad de recursos menor, corresponden con dichas predicciones.

Para definir bajo cuál de las dos teorías puede ser explicada la variación encontrada en los patrones de asignación de recursos en la especie de estudio, fue necesario explorar si tal variación se origina como consecuencia de una respuesta plástica de los individuos de la especie o bien, por la existencia de algún grado de diferenciación genética entre ambas poblaciones. Si los patrones de asignación de recursos para la defensa se explicaran por la teoría del balance carbono/nutrientes, podría esperarse, al igual que con las tasas de crecimiento, una plasticidad similar en la producción de defensas de acuerdo a las predicciones de la misma (Fig. 12A); las plantas con alguna restricción en el crecimiento producirían más defensas basadas en carbono, que aquellas con menos limitaciones para crecer. Si por el contrario, la variación en los niveles de defensa es producto de la presión de selección de la herbivoría, a pesar de la costosa inversión en metabolitos secundarios, se esperaría que los patrones de defensa en las plántulas de ambas poblaciones no se modificaran, a pesar del cambio en la disponibilidad de recursos al ser trasplantadas (Fig. 12B).

Los resultados del experimento de trasplantes recíprocos representan la posibilidad de que la variación en los patrones de defensa fuera ocasionada por la plasticidad fenotípica de la especie, esto es, bajo los supuestos de la teoría del balance carbono/nutrientes (Bryant *et al.* 1983). No obstante, los resultados también tienen una implicación de selección natural, pues para que la plasticidad encontrada en los patrones de asignación de recursos de *D. guianense* sea de relevancia evolutiva es requisito que exista alguna variación de dicha plasticidad entre los individuos y que ésta sea heredable (Bell 1989).

El presente estudio no abarcó la evaluación de la genética de poblaciones de *D. guianense*, ni de la heredabilidad de la variación en los patrones de asignación de recursos. Sin embargo, algunos resultados podrían ser indicio de la importancia evolutiva

de la plasticidad encontrada en *D. guianense*. La existencia de cierta variación en los patrones de producción de metabolitos secundarios, al ser compuestos que pueden disminuir la aceptabilidad de los tejidos vegetales, podría promover una presión de selección de los herbívoros hacia la expresión de dichos caracteres. Si esta expresión depende a su vez del grado de plasticidad presente en los individuos, ésta puede ser considerada como un carácter independiente, sujeto a las mismas presiones de selección (Bell y Lechowicz 1994, Thompson 1991).

La diferencia en la magnitud de las presiones de selección ejercidas sobre los patrones de asignación de recursos y sobre la plasticidad fenotípica en ambas poblaciones puede tener repercusiones evolutivas importantes, como el inicio de procesos de divergencia evolutiva dentro de la especie (Bell 1989), o bien la promoción de la aparición de ecotipos, si existen las barreras ambientales necesarias para ello (Futuyma 1986).

Sin embargo, para conocer la dinámica evolutiva de dicha plasticidad fenotípica es necesario conocer las bases genéticas de la misma, así como sus respuestas potenciales a la selección (Weis 1992).

La variación en los patrones de asignación de recursos en las plántulas de *D. guianense*, así como las normas de reacción en función de la calidad edáfica, son evidencias de la importancia de las estrategias ecofisiológicas de esta especie para adaptarse a un ambiente heterogéneo, y del papel de éste para promover la variabilidad dentro de las poblaciones vegetales. Este tipo de respuesta de las plantas es conocida en varias especies, pero es significativo que en este estudio la heterogeneidad ambiental parece trascender hasta, y covariar con, la interacción de las plantas con sus herbívoros.

Para poder generalizar los patrones observados en la asignación diferencial de recursos en *D. guianense*, tendrían que realizarse las mismas estimaciones y experimentos en un número mayor de sitios con características similares a las del Aluvión y Lomerío, y así obtener réplicas de las estimaciones por población. Asimismo, para dilucidar la adaptabilidad de esta especie a un ambiente heterogéneo sería recomendable realizar estudios de flujo génico, así como de los factores ecológicos que tienen alguna

injerencia en su reproducción y distribución, como sus mecanismos de polinización y dispersión.

## LITERATURA CITADA

- Barajas, N. 1998. Respuestas ecológicas y fisiológicas de plantas pioneras y tolerantes a la defoliación en la selva Lacandona, Chis., México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Bazzaz, F.A., N.R. Chiarello, P.D. Coley y L.F. Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience* 37: 58-67.
- Bell, E.A. 1989. The possible significance of secondary compounds in plants. En Bell, E.A. y B.V. Charlwood (eds). *Secondary Plant Products. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series* 8: 13-19.
- Bell, G. y M.J. Lechovicz. 1994. Spatial heterogeneity at small scales and how plants respond to it. En Caldwell, M.M. y R.W. Pearcy. (eds). *Exploration of Environmental Heterogeneity by Plants*. Academic Press, Nueva York, pp. 391-411.
- Begon, M.E., J.H. Harper y C.R. Townsend. 1995. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Science, Oxford.
- Berendbaum, M.R. 1985. Brenttown revisited: interactions among allelochemicals in plants. *Recent Advances in Phytochemistry* 19:139-171.
- Berendbaum, M.R. 1995. Turnabout is fair play: secondary roles for primary compounds. *Journal of Chemical Ecology* 21: 925-937.
- Bryant, J.P., F.S. Chapin y D.R. Klein. 1983. Carbon nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.
- Bryant, J.P., T.P. Clausen, P.B. Reichardt, M.C. Carthy y R.A. Werner. 1987. Effect of nitrogen fertilization upon the secondary chemistry and nutritional value of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx) leaves for the large aspen tortix (*Choristoneura conflictana* (Walker)). *Oecologia* 73:513-517.
- Chapin, F.S. 1991a. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. En Mooney, H.A., W.E. Winner y I.J. Pell (eds). *Response of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, Nueva York, pp. 67-89.

- Chapin, F.S. 1991b. Integrated responses of plants to stress. A centralized physiological responses. *BioScience* **41**: 29-36.
- Chapman, G.P. 1970. *Patterns of Change in Tropical Plants*. University of London Press, Londres.
- Coley, P.D. 1982. Rates of herbivory on different tropical trees. En Leigh, E.G., A.S. Rand y D.M. Windsor (eds). *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., pp. 123-132.
- Coley, P.D. 1987a. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: The role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist* **106** (suppl. 1): 251-263.
- Coley, P.D. 1987b. Patrones en las defensas de las plantas, ¿Porqué los herbívoros prefieren ciertas especies? *Revista de Biología Tropical* **106** (suppl. 1): 152-164.
- Coley, P.D., J.P. Bryant y F.S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* **230**: 895-899.
- Coley, P.D. y J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology Systematics* **27**: 305-35.
- Crawley, M.J. 1997. Plant-herbivore dynamics. En Crawley, M.J. (ed). *Plant Ecology*. Blackwell Science, Oxford, pp. 401-475.
- Denslow, J.S., J.C. Shultz, P.M. Vitousek y B.R. Strain. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* **71**: 165-179.
- Dirzo, R. 1980. Experimental studies on slug-plant interactions. 1: The acceptability of thirty plant species to the slug *Agrolimax carvanae*. *Journal of Ecology* **68**: 981-998.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: A phytocentric overview. En R. Dirzo y J. Sarukhán (eds). *Perspectives on Plant Ecology*. Sinauer, Sunderland Massachusetts, pp. 141-165.
- Dirzo, R. 1991. La vegetación, exhuberancia milenaria. En Lacandonia, El último refugio. Sierra Madre-UNAM, México, pp. 52-74,
- Dirzo, R y J. Harper. 1982. Experimental studies on slug-plant interactions IV. The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* in the field. *Journal of Ecology* **70**:119-138.

- Dirzo, R. y C.A. Domínguez 1995. Plant herbivore interactions in mesoamerican tropical dry forests. En S.H., Bullock, A. Mooney y E. Medina (eds). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 304-309.
- Edmunds, G.F. y D.N. Alstad. 1978. Coevolution in insect herbivores and conifers. *Science* **199**: 941-945.
- English-Loeb, G.E, M.J. Stout y S.S. Duffey. 1997. Drought stress in tomatoes: Changes in plant chemistry and potential non linear consequences for insect herbivores. *Oikos* **79**: 456-468.
- Espinoza-García, F.J. (en prensa). La diversidad de los metabolitos secundarios y la teoría de la defensa vegetal. En Anaya, A.L., F.J. Espinosa-García y R. Cruz-Ortega. *Interacciones Químicas entre Organismos. Aspectos Básicos y Perspectivas de su Aplicación*. UNAM y Fondo de Cultura Económico, México D.F.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry* **19**:1173-1182.
- Fox, L.R. 1981. Defense and dynamics in plant-herbivore systems. *American Zoologist* **21**: 853-864.
- Futuyma, D.J. 1986. *Evolutionary Biology*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Gershenzon, J. 1983. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. En Tiemermann B.N., C. Steelink y F.A. Loewos (eds). *Phytochemical Adaptations to Stress, Recent Advances in Phytochemistry*. Plenum Press, Nueva York, pp. 273-303
- Gómez- Pompa, A. y R. Dirzo. 1995. *Reservas de la Biósfera y otras Áreas Naturales Protegidas de México*. CONABIO/SEMARNAP/INE, México.
- Grubb, P.J. 1992. A positive distrust in simplicity-lessons from plant defenses and from competition among plants and animals. *Journal of Ecology* **80**: 585-610.
- Harbone J.B. 1993. *Introduction to Ecological Biochemistry*. Academic Press, San Diego.
- Harper J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Nueva York.

- Hartley, S.E. y C.G. Jones. 1997. Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. En Crawley, M.J (ed). Plant Ecology. Blackwell Science, Oxford, pp. 284-324.
- Herms, D.A. y W.J. Mattson. 1992. The dilemma of plants: To grow or defend. The Quarterly Review of Biology 67: 283-335.
- Houghton, P.J., A. Adelusi, L. Sanderson, O.A. Odukoya, E.K. Omogbai y P.J. Whitfield. 1997. Control water-borne parasitic diseases with natural products: The potential of *Dialium guianense* as a molluscicide. Tropical Doctor 27 (suppl. 1): 26-29.
- Hunter, M.D. y J.C. Shultz. 1995. Fertilization mitigates chemical induction and herbivore responses within damaged oak trees. Ecology 76: 1226-1232.
- Janzen, D.H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals and mast fruit by the Dipterocarpaceae. Biotropica 6: 69-103.
- Janzen, D.H. 1979. New horizons in the biology of plant defense. En Rosenthal, G.A. y D.H. Janzen (eds). 1979. Herbivores, Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, Nueva York, pp. 331-350.
- Jones, C.G. y R.D. Firms. 1991. On the evolution of plant secondary chemical diversity. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 333: 273-280.
- Karban, R. 1989. Fine-scale adaptation of herbivorous thrips to individual host plants. Nature 340: 60-61
- Karban, R. e I.T. Baldwin. 1997. Induced responses to herbivory. Chicago Press, Chicago.
- Killham, K. 1994. Soil Ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Langenheim, J.H. y W.H. Stubblebine. 1983. Variation in leaf resin composition between parent tree and progeny in *Hymenea*: implications for herbivory in the humid tropics. Biochemical Systematics and Ecology 11: 97-106.
- Larcher, W. 1995. Physiological Plant Ecology. Springer-Verlag, Berlin.
- Louda S. y S.K. Collinge 1992. Plant resistance to insect herbivores: a field test of the environmental stress hypothesis. Ecology 73:153-169.

- Marquis, R. J. 1991. Evolution of resistance in plants to herbivores. *Evolutionary Trends in Plants* 5: 23-28.
- Marquis, R.J. 1992. Selective impact of herbivores. En Fritz, R.S. y E.L. Simms (eds). *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens. Ecology, Evolution and Genetics*. Chicago Press, Chicago, pp. 301-322.
- Martínez, E., C.H. Ramos y F. Chiang. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 54: 99-177
- McKey, D. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. En Rosenthal, G.A. y D.H. Janzen (eds). *Herbivores, Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, Nueva York, pp. 55-122.
- McKey, D., P.G. Waterman y J.S. Gartlan. 1978. Phenolic content of vegetation in two African rain forests: ecological implications. *Science* 202: 61-63.
- McNaughton, S.J. 1983. Physiological and ecological implications of herbivory. En Lange, O.L., P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds). *Physiological Plant Ecology III. Encyclopedia of Plant Physiology. New Series* 12: 657-678.
- Medellín, R.A. 1986. Murciélagos de Chajul. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Mendoza-Ramírez E. 1997. Análisis de la deforestación de la Selva Lacandona: patrones, magnitud y consecuencias. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles Tropicales de México. Manual para la Identificación de las Principales Especies. Fondo de Cultura Económica, México.
- Pimentel, D. 1988. Herbivore population feeding pressure on plants hosts: feedback evolution and host conservation. *Oikos* 53:289-302
- Price, P.W. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62: 244-251.
- Roohomäki, K., F.S. Chapin, E. Haukioja, S. Neuvonen y J. Somela. 1996. Delayed inducible resistance in mountain and birch in response to fertilization and shade. *Ecology* 77: 2302-2311.

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- Richardt, P.B., F.S. Chapin, J.B. Bryant, B.R. Mattes, y T.P. Clausen. 1991. Carbon/nutrient balance as a predictor of plant defense in Alaskan balsam poplar: potential importance of metabolite turnover. *Oecologia* 88: 401-406.
- Rhoades, D.F. 1979. Evolution of plant chemical defenses against herbivores. En Rosenthal, G.A. y D.H. Janzen (eds). *Herbivores, Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, Nueva York, pp. 1-48.
- Rhoades, D.F. y R.G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant anti-herbivore chemistry. En Wallance J.W. y E.L. Mansell (eds). *Biochemical Interaction Between Plants and Insects*. Plenum Press, Nueva York, pp. 168-213.
- Rich, P.M. 1998. *A Manual for Analysis of Hemispheric Canopy Photography*. National Photography of New Mexico, Los Alamos.
- Rosenthal, G.A. y D.H. Janzen (eds). 1979. *Herbivores, Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, Nueva York.
- Scriber, J.M. 1977. Limiting effects of low-leaf water content on the nitrogen utilization, energy budget and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae). *Oecologia* 28: 269-287.
- Simms, E.L. 1992. Costs of plant resistance to herbivory. En Fritz, R.S. y E.L. Simms (eds). *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens. Ecology, Evolution and Genetics*. Chicago Press, Chicago, pp. 392-425.
- Snyder M.A. 1992. Selective herbivory by Albert's squirrel mediated by chemical variability in ponderosa pine. *Ecology* 73: 1730-1741.
- Stearns, S.C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience* 39: 436-445.
- Stark, J.M. 1994. Causes of soil nutrient heterogeneity at different scales. En Caldwell M.M. y R.W. Pearcy (eds). *Exploration of Environmental Heterogeneity by Plants*. Academic Press, Nueva York, pp. 255-282.
- Thompson, J.D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 246-249.

- Waterman, P.G. y S. Mole. 1989. Soil nutrients and plant secondary compounds. En Proctor, J. (ed). *Mineral Nutrients in Tropical Forest and Saavana Ecosystems*. Blackwells Scientific Publications, Oxford, pp. 241-254.
- Waterman P.G. y S. Mole. 1994. *Analysis of Phenolic Plant Metabolites*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 66-103.
- Weis, A.E. 1992. Plant variation and the evolution of phenotypic plasticity in herbivore performance. En Fritz, R.S. y E.L. Simms (eds). *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens. Ecology, Evolution and Genetics*. Chicago Press, Chicago, pp. 140-171.
- Waisel, Y., E. Amram y O. Kafkaf. 1991. *Plant Roots. The Hidden Half*. Marcel Dekker, Nueva York.
- White, T. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* **63**: 90-105
- Zangerl, A.R. y F.A Bazzaz. 1992. Theory and pattern in plant defense allocation. En Fritz, R.S. y E.L. Simms (eds) *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens. Ecology, Evolution and Genetics*, Chicago Press, Chicago, pp. 363-391.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Nueva Jersey.