



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

Fenología invertida en *Jacquinia nervosa*:  
Un mecanismo de escape de la herbivoría  
en una selva estacional

## TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

LUIS OCTAVIO SÁNCHEZ LIEJA

DIRECTOR DE TESIS: DR. RODOLFO DIRZO

MÉXICO, D. F.

MAYO, 2006



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.

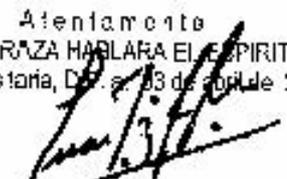
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 21 de noviembre del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno **Sánchez Lieja Luis Octavio** con número de cuenta **504008821** con la tesis titulada: **"Fenología invertida en Jacquintha nervosa: Un mecanismo de escape de la herbivoría en una selva estacional"**, bajo la dirección del **Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez**.

Presidente:	Dr. Mauricio Quesada Avendaño
Vocal:	Dr. Mark Carl Olson
Secretario:	Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez
Suplente:	Dr. Juan Enrique Fomoni Agnelli
Suplente:	Dra. Patricia Guevara Fefel

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 03 de octubre de 2006

  
Dr. Juan Núñez Farián  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

## AGRADECIMIENTOS

A Rodolfo Dirzo, por apoyarme en la realización de este proyecto y sobretodo por su gran paciencia y guía durante mi formación académica. Te estoy enormemente agradecido.

A Mauricio Quesada, por brindarme su apoyo incondicional durante el desarrollo de la tesis y por contagiarme de su entusiasmo.

A Patricia Guevara, por su apoyo sincero e incondicional en todo momento. Gracias.

Al Dr. Juan Fornoni y al Dr. Mark Olson, por sus acertados comentarios y sugerencias que enriquecieron este trabajo.

A Karina Boege, por su apoyo incondicional para que esta tesis alcanzara su fin. Gracias por tu interés y compromiso que quedaron plasmados en esta tesis, gracias a un sin número de horas que dedicaste en la revisión de varias versiones anteriores. Infinitamente gracias.

Al Dr. Eduardo Aranda y Laura Lina del Centro de Investigación en Biotecnología de la UAEM, por la donación de las larvas para los experimentos de palatabilidad.

A. Rocío Cruz, por su invaluable ayuda, consejos y generosidad que siempre me ha brindado desde mi llega al Instituto de Ecología.

A todo el personal de la Estación de Biología Chamela por brindarme las óptimas condiciones para realizar mi trabajo de campo. En especial, a la Sra. Eva y Elena cuyas delicias culinarias hacían todo un lujo las salidas a campo, así como a la Sra. Lucia, Norma y Nachita.

A Paula, Rul y Rubén Pérez por su ayuda en el campo la cual fue crucial para llevar a cabo la tesis.

A mis compañeros de laboratorio que durante todo este tiempo han aportado algo a esta tesis: Adriana, Betsa, Laura, Gabriel, Lalo, Fernando, Felipe, Sarita, Jessica, Verónica, Karla, Valentina, Armando, Elvia, Raúl Iván, Rúbic, Lluvia, Paula S, Eli, César A, Cesar D, Mariano y Karina.

Al los amigos del CIECO, especialmente a Gume que con su infinita amabilidad y sencillez siempre me recibió en su casa durante mis estancias en Morelia.

A Paula, por tu entrega total.

A mis papas y hermana, que siempre me han apoyado en todo. Simplemente me queda decirles; que los llevo siempre conmigo.

A Rul, por tu buen ánimo, ayuda en el campo y principalmente por tu valiosa amistad.

A Betsa por tu ayuda en el laboratorio y principalmente por tu invaluable amistad.

A todos mis primos y tíos que poco los veo, pero que siempre los recuerdo con alegría y mucho cariño.

A mis entrañables amigos: Beto, Paulo, Daniel, Karina, Bruno, Ofelia, Fanny, Betsa, Rul, y Paula.

Al personal de la biblioteca del Instituto de Ecología. Especialmente a Lupita Estrada, Alejandro Guzmán, Rocío Granel y Carmen Martínez.

A Carolina Espinosa por su ayuda en todos los trámites enfadosos que implica estar en un posgrado y por las charlas tan amenas.

A los amigos del Instituto de Ecología.

Al virus de la hepatitis A contraído en el baño de la playa Negritos.

A todos aquellos que no mencione por el apuro.

Gracias.

## ÍNDICE

	<b><u>Pág.</u></b>
Agradecimientos.....	<i>vi</i>
Resumen.....	<i>viii</i>
Abstract.....	<i>x</i>
Introducción.....	1
1. Bosques Tropicales Caducifolios.....	3
2. Interacciones planta-herbívoro en BTC.....	4
Objetivos.....	8
Predicciones.....	9
Metodología	
1. Sitio de Estudio.....	10
2. Especie de Estudio.....	13
3. Selección de sitios e individuos.....	15
4. Consecuencias de fenología invertida en los niveles de herbivoría.....	17
5. Defensas químicas en el tejido foliar.....	19
a. Determinación de fenoles y taninos totales.....	19
b. Pruebas de aceptabilidad.....	20
6. Impacto de la herbivoría en el desempeño de la planta.....	21
7. Papel de la espina foliar en la herbivoría por vertebrados.....	22
Análisis de datos.....	23
Resultados	
1. Caracterización de las poblaciones.....	25

2. Consecuencias de la fenología invertida en los niveles de herbivoría.....	25
3. Defensas químicas en el tejido foliar	
a. Concentración de fenoles y taninos totales.....	28
b. Pruebas de aceptabilidad.....	29
4. Impacto de la herbivoría en el desempeño de la planta.....	31
5. Papel de la espina foliar en la herbivoría por vertebrados.....	32
 Discusión	
1. Consecuencias de la fenología invertida en los niveles de herbivoría.....	33
2. Consecuencias de de la fenología invertida en la concentración de metabolitos secundarios.....	36
3. Impacto de la herbivoría en el desempeño de la planta.....	42
4. Papel de la espina foliar en la herbivoría por vertebrados.....	46
5. Fenología invertida ¿Adaptación o exaptación?.....	50
Conclusión.....	52
Literatura citada.....	54

## INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales (BT) se caracterizan por tener una complejidad e infinidad de interacciones bióticas (Janzen, 1970; Dirzo, 1984). Particularmente, la interacción planta-herbívoro se considera como un componente fundamental en la promoción y mantenimiento de la biodiversidad en estos ecosistemas (Burslem *et al.*, 2001; Dirzo y Raven, 2003; Leigh *et al.*, 2004; Gorenflo y Brandon, 2005), dada la gran diversidad de asociaciones entre estas dos formas de vida (Dirzo, 2001; Feeley y Terborgh, 2005). Una estimación de la importancia ecológica de esta interacción son los niveles de herbivoría que presenta la comunidad vegetal por el forrajeo de herbívoros fitófagos. En particular, los BT presentan una tasa anual de herbivoría del 10.9%. (Coley y Aide, 1991). Diversos estudios han señalado el impacto negativo de la interacción planta-herbívoro en el desempeño de las plantas como por ejemplo, en su supervivencia y crecimiento (Gerhardt, 1998), éxito reproductivo (Mutikainen y Delph, 1996; Strauss *et al.*, 2001; Dyer, *et al.*, 2004), caracteres florales y atractivos para polinizadores (Quesada *et al.*, 1995; Strauss *et al.*, 1996), y en su interacción con polinizadores (Mothershead y Marquis, 2000).

Las restricciones fisiológicas y compromisos con la adecuación han tenido como consecuencia la convergencia evolutiva de distintas estrategias defensivas (Dirzo, 1984; Rosenthal y Kotanen, 1994). Por consiguiente, las plantas han desarrollado tres mecanismos para reducir el impacto negativo en la interacción con herbívoros fitófagos (Dirzo, 1984; Coley, 1983; Coley y Aide, 1991; Herms y Mattson, 1992; Coley y Barone, 1996, Kursar y Coley, 2003). 1) El escape.- caracteres que reducen la probabilidad de ser encontrado por los herbívoros; principalmente por la fenología foliar (Aide, 1988, 1992, 1993; Kursar y Coley, 1992; Murali y Sukumar, 1992; Coley y

Barone, 1996; Itioka y Yamauti, 2004) y arquitectura de las plantas (Vila *et al.*, 2002).

2) La defensa.- caracteres que reducen la calidad de las plantas como alimento para los herbívoros; producción de metabolitos secundarios defensivos (p.ej. taninos y fenoles) (Fraenkel, 1959; Sagers y Coley; 1995; Constabel, 1999), variación en la dureza y contenidos de fibra de las hojas (Coley *et al.*, 1985; Lucas *et al.*, 2000), presencia de espinas y tricomas (Brown, 1979; Cooper *et al.*, 1986; Janzen, 1986; Potter y Kimmerer, 1988; Milewski *et al.*, 1991; Gowda, 1996; Valverde *et al.*, 2001), la variación en la calidad nutricional foliar (Coley y Barone, 1996; Campo y Dirzo, 2003), y caracteres que influyen en la eficiencia y ataque de enemigos naturales de los herbívoros (Berenbaum *et al.*, 1986; Sabelis *et al.*, 2001; del-Val y Dirzo, 2004).

3) La tolerancia.- caracteres que reducen el impacto de los herbívoros en la adecuación de las plantas; crecimiento compensatorio (Paige y Whitham, 1987; Rosenthal y Kotanen, 1994; Strauss y Agrawal, 1999), incremento en la capacidad fotosintética (Morrison y Reekie, 1995; Tiffin, 2000), supervivencia (del-Val y Crawley, 2004) y reasignación de recursos (Bilbrough y Richards, 1993; Weis *et al.*, 2000).

El nivel de daño por herbívoros en plantas tropicales presenta una gran variación entre los distintos tipos de BT (Dirzo y Boege, en prensa). Por una parte, las plantas de bosques tropicales húmedos (BTH) presentan niveles de herbivoría que pueden variar de acuerdo a la estrategia de regeneración de las especies. Por ejemplo, la especies tolerantes a la sombra presentan una tasa diaria de herbivorismo promedio de 11.1%, mientras que las especies demandantes de luz, presentan tasas diarias en promedio de 48.0% (Coley *et al.*, 1985; Coley y Aide, 1991; Aide, 1993). En cambio, en los bosques tropicales caducifolios (BTC) se observan tasas diarias de herbivorismo promedio de 14.2 % (Barone y Coley, 2002). La disimilitud que se observa en los niveles de daño entre diferentes especies en estos dos tipos de bosques puede llegar a ser 3 veces mayor

en los BTH que en los BTC. La inversión en defensas químicas está intrínsecamente relacionada con la historia evolutiva de las interacciones de las plantas con sus herbívoros (Fraenkel, 1959; Ehrlich y Raven, 1964; Futuyma y Gould, 1979; Dirzo, 1984; Coley y Kursar, 1996), reflejándose principalmente en los niveles actuales de herbivoría y en la comunidad de herbívoros presente en los distintos bosques tropicales (Mckey, 1979; Coley y Aide, 1991; Sagers y Coley, 1995; Coley y Barone, 1996; Waterman y Mole, 1994).

*Bosques Tropicales Caducifolios.*- Estos ecosistemas se caracterizan por presentar un patrón de lluvias marcadamente estacional (más de cuatro meses secos), así como una flora que consta de pequeños árboles, arbustos, y lianas, donde se distinguen dos tipos de estratos vegetativos; *i*) árboles de entre 15-25 m y *ii*) un sotobosque que va de los 5-15 m de altura y pequeños arbustos (Murphy y Lugo, 1986; Dirzo, 2001). La marcada estacionalidad producto de la precipitación tiene un efecto en la producción de hojas, flores y frutos. La fenología de la mayoría de las especies vegetales presenta una gran variación espacio-temporal, donde se pueden distinguir cuatro patrones fenológicos en la producción de estructuras reproductivas y del follaje de las plantas; *i*) continuo (con pequeños brotes esporádicos); *ii*) sub-anual (en más de un ciclo por año); *iii*) anual (solo un ciclo al año); y *iv*) supra-anual (un ciclo en más de un año) (Berlin *et al.*, 2000). La presencia de patrones fenológicos en las plantas se ha atribuido principalmente a dos tipos de factores: *i*) factores abióticos como la disponibilidad de humedad (Wright, 1995), precipitación (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Borchert, 1994; Justiniano y Fredericksen, 2000; Borchert *et al.*, 2002; Prior *et al.*, 2003), irradiación lumínica (Wright y Shaik, 1994; Kitajima y Mulkey, 1997; Berlin *et al.*, 2000) y a la disponibilidad de nutrientes (Borchert, 1994; Wright, 1995; Lal, 2001); y *ii*) factores

originados por las interacciones bióticas como la polinización (Janzen, 1967; Adler y Kielipinski, 2000; Aizen, 2003; Lobo *et al.*, 2003), la depredación (Janzen, 1970), los patógenos (Coley y Barone, 1996; Fritz *et al.*, 1999 García-Guzmán y Dirzo, 2001, 2004) y la herbivoría (Janzen, 1981; Aide, 1988, 1992, 1993; Murali y Sukumar, 1993; Coley y Barone, 1996; Pilson, 1999).

*Interacciones planta-herbívoro en BTC.*- En los BTC los efectos de los herbívoros ocurren en una gran variedad de formas de daño, intensidad y variación espacio-temporal, con un promedio de área removida del 17 %, existiendo casos extraordinarios donde una especie puede presentar hasta el 73% de área foliar dañada (Filip *et al.*, 1995). Estos niveles de daño pueden resultar en una gran presión ecológica y selectiva ejercida por los herbívoros en estos ecosistemas (Coley y Barone, 1996).

El régimen estacional de los BTC tiene un gran efecto sobre la variación temporal y espacial de los niveles de daño causados por herbívoros invertebrados. El momento en que se presenta el mayor pico de daño es a principios de la estación de lluvias, cuando la abundancia de estos organismos es mayor, y cuando se presenta la mayor producción primaria del bosque (Aide, 1992). Varios estudios hacen evidente que la herbivoría medida como tasa disminuye al final de la estación de lluvias (Dirzo y Domínguez, 1995; Filip *et al.*, 1995; Boege, 2005). Sin embargo, no existe evidencia inequívoca de que este patrón esté determinado exclusivamente por cambios en las características nutritivas o digestivas de las plantas, ya que la presencia de enemigos naturales de los herbívoros se atribuye como una posible causa de esta variación estacional (Angulo-Sandoval y Aide, 2000). Existe evidencia de la ventaja que ofrecen los patrones fenológicos de las plantas como estrategia para reducir el daño causado por herbívoros fitófagos (Aide, 1992, 1993; Coley y Barone, 1996). Por ejemplo, el retraso

en la expansión foliar así como la fenología foliar de especies de plantas del sotobosque actúan como una estrategia eficaz, al reducirse los niveles de daño en hojas que emergen sincrónicamente y en especies que muestran una producción foliar durante la temporada seca (Aide, 1988, 1991, 1993; Kursar y Coley, 1992, 2003).

De esta manera, plantas que producen sincrónicamente flores, frutos y hojas, o que producen hojas durante la época de menor abundancia de insectos, escapan temporal y espacialmente la herbivoría (Aide, 1992; Coley y Barone, 1996) consiguiendo que una porción de las flores, frutos y hojas producidas puedan evadir temporalmente a sus depredadores (Dirzo y Domínguez, 1995; Pilon, 1999). Este mecanismo defensivo ha mostrado tener un efecto positivo en la eficiencia de las plantas, por ejemplo al aumentar el número de polinizadores y disminuir el daño ocasionado por los herbívoros (Aide, 1992; Coley y Aide, 1991; Coley y Barone, 1996; Dirzo y Domínguez, 1995). Sin embargo, existen pocos estudios que describan las ventajas adaptativas de este mecanismo defensivo (Aide, 1993; Coley y Barone, 1996).

En la literatura se conoce la presencia de un reducido número de especies con un patrón fenológico invertido en el cual las plantas producen sus hojas exclusivamente durante la temporada seca (Janzen, 1970b, 1983; Roupsard *et al.*, 1999). Particularmente, en los BTC se conocen tres especies con este patrón fenológico: *Coccoloba liebmannii* Lindau (Polygonaceae); *Forchhammeria pallida* Liebm (Capparaceae); y *Jacquinia nervosa* (Theophrastaceae), anteriormente *Jacquinia pungens* A. Gray. Estas especies producen sus hojas nuevas exclusivamente durante el inicio de la temporada seca, y permanecen sin hojas y con los meristemos latentes durante toda la temporada de lluvias hasta la próxima temporada seca (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Janzen, 1983).

La evolución de este patrón fenológico inverso podría conferir una ventaja anti-herbívoro a nivel próximo en las interacciones planta-herbívoro (Janzen y Wilson, 1974; Dirzo, 1984). Janzen (1970b) señala que la fenología foliar invertida en particular de *Jacquinia nervosa*, podría deberse a la coevolución de la planta y sus herbívoros. En este caso, el hecho de que *J. nervosa* esté presente durante la temporada seca cuando prácticamente no existen herbívoros invertebrados (Wolda, 1978; Futuyma y Gould, 1979; Angulo-Sandoval y Aide, 2000), le puede conferir una menor probabilidad de encuentro y ataque por herbívoros. Esto podría tener repercusiones en la cantidad y calidad de defensas químicas en comparación con especies de fenología normal con producción de follaje exclusivamente durante la época de lluvias. De esta manera, siguiendo la lógica anterior, una de las ventajas de la fenología invertida en *J. nervosa*, al evitar el daño escapando temporalmente de los herbívoros, podría ser percibido en términos de su adecuación.

Por otra parte, la importancia que confieren las espinas y otras estructuras como defensas físicas contra herbívoros vertebrados ha sido ampliamente reportada en la literatura (Janzen, 1986; Potter y Kimmer, 1988; Lindroth, 1989; Belovsky *et al.*, 1991; Valverde *et al.*, 2001; Wilson y Kerley, 2003). Diversos estudios han encontrado mayores niveles de daño en plantas que no presentan estas defensas físicas que en aquellas que las exhiben (Brown, 1979; Cooper y Owen-Smith, 1986; Milewski *et al.*, 1990; Belovsky *et al.*, 1991; Gowda, 1996). Asimismo, algunas características xeromórficas (p.ej. acumen en forma de espina pungente en las hojas y hojas coriáceas) probablemente han persistido debido a factores ambientales de tipo físico (p. ej. la prolongada época de secas). Sin embargo, es concebible que secundariamente las espinas ayuden a reducir los niveles de daño foliar producidas por herbívoros vertebrados, principalmente el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus sinaloae*),

que es el folívoro con mayor potencial de consumir esta especie del BTC. Por lo tanto, la función y efectividad de la espina foliar de *J. nervosa* podría evidenciarse en los niveles de herbivoría por vertebrados durante la temporada seca.

La presencia de este patrón fenológico invertido en el BTC de Chamela, México, proporciona la oportunidad para estudiar las posibles consecuencias y ventajas de este patrón en la interacción planta-herbívoro. De esta manera, este trabajo busca contribuir al conocimiento de la evolución de caracteres influenciados por la interacción con herbívoros.

## RESUMEN

La interacción entre plantas y herbívoros en los bosques tropicales ha dado como resultado que las plantas hayan desarrollado tres mecanismos principales para resistir el impacto negativo de los herbívoros: *i*) el escape.- conjunto de caracteres que reducen la posibilidad de encuentro con herbívoros, *ii*) la defensa.- caracteres que reducen la calidad de la planta o que influyen en el ataque de enemigos naturales, y *iii*) la tolerancia.- caracteres que reducen el impacto negativo en la adecuación. Además, los patrones fenológicos de las plantas se han propuesto como un posible mecanismo defensivo, en el que la producción sincrónica y/o desfasada de hojas y frutos que ocurre en individuos de la misma especie, proporciona un escape temporal del ataque por herbívoros. En particular, un patrón fenológico invertido, en el que se produce follaje únicamente durante la época seca, podría conferir un escape permanente de los herbívoros fitófagos presentes durante la época de lluvias.

En el bosque tropical caducifolio de Chamela se ha reportado la presencia de una especie con un patrón fenológico invertido: *Jacquinia nervosa* (Theophrastaceae). Esta planta permanece sin hojas y latente durante la época de lluvias, y produce follaje exclusivamente durante la época seca.

El objetivo principal de este trabajo fue poner a prueba la hipótesis que la fenología invertida de *J. nervosa* tiene consecuencias en la interacción planta-herbívoro. Específicamente, evalué si la fenología invertida tiene efectos sobre los niveles de herbivoría, la concentración de metabolitos secundarios en el tejido foliar y la palatabilidad de las plantas ante un herbívoro generalista. Además, exploré el posible valor de la fenología invertida como mecanismo de escape mediante un experimento de

defoliación artificial. Finalmente, exploré el potencial papel defensivo de la espina foliar contra herbívoros vertebrados.

*Jacquinia nervosa* mostró una tasa de área foliar consumida muy baja, de  $0.0064 \pm 0.0026 \text{ cm}^2/\text{día}$ , sólo comparable con la tasa que presentan las especies de fenología normal al final de la época lluvias. El porcentaje promedio de área foliar consumida fue de  $1.37 \pm 0.26$ , mientras que en una muestra representativa de especies de Chamela el promedio fue  $6.78\% \pm 0.99$  ( $F = 92.85$ ;  $g.l = 9$ ;  $P < 0.0001$ ) de daño foliar. Por su parte, los niveles de daño conocidos de Chamela resultaron significativamente más altos que los niveles de *J. nervosa* durante el año 2004 ( $Z = 9.97$ ;  $P = 0.0001$ ). Encontré que el tejido foliar de *J. nervosa* contiene una menor concentración de fenoles totales que el promedio de las especies presentes durante la época de lluvias, ( $Z = 2.86$ ;  $P = 0.0042$ ). No obstante, en los experimentos de palatabilidad esta especie resultó menos preferida por el herbívoro generalista *S. frugiperda* ( $F = 295.3$ ;  $g.l = 2$ ;  $P = 0.0001$ ). En el experimento de defoliación artificial, observé una tendencia negativa en el crecimiento anual en plantas que recibieron mayor daño. En el caso del papel defensivo de la espina foliar, no observé ningún efecto en los niveles de daño por vertebrados al remover las espinas de las plantas ( $\chi^2 = 0.34$ ;  $P = 0.5611$ ).

Este trabajo es la primera evidencia en el que una especie escapa naturalmente al ataque por herbívoros a través de un patrón fenológico invertido. Sugiero que este patrón en *J. nervosa* está asociado a una menor inversión en defensas químicas en comparación con especies de fenología normal expuestas al ataque por herbívoros durante la época de lluvias, y posiblemente a niveles altos de tolerancia. Finalmente, discuto el posible origen adaptativo de la fenología invertida a través de la teoría evolutiva vigente en la literatura.

## ABSTRACT

The interaction between plants and herbivores in tropical forests has given result that plants have developed three main mechanisms to resist the negative impact of herbivores: the escape, defense and tolerance. An inverted phenology pattern could confer a permanent escape from herbivory. In the tropical dry forest *Jacquinia nervosa* displays an inverted phenology pattern. The aim of this work was to test the hypothesis that inverted phenology in *J. nervosa* has consequences in plant-herbivore interactions. Specifically, I evaluated its effects on the levels of herbivory, concentration of secondary compounds and its palatability to a generalist herbivore. In addition, I explored its possible value as an escape mechanism and the defensive role of the foliar thorn.

*Jacquinia nervosa* showed a very low rate of herbivory of 0.0064 cm square per day. The average of the percentage of foliar area consumed was 1.37 whereas for the average of species was 6.78. *J. nervosa* contained lower concentrations of total phenols compare with the average of species with normal phenology. In the palatability experiment this species was the less preferred. The defoliation experiment showed a negative tendency in the annual growth of plants that received higher damage. Finally, I did not observe any effect of the thorns in the levels of damage by vertebrates.

This work is the first evidence where a species escapes naturally to the attack of herbivores through an inverted phenological pattern. I suggest, this pattern is associated to a lower investment in chemical defenses and possibly to high levels of tolerance.

## OBJETIVOS

El objetivo principal de este trabajo fue estudiar las posibles consecuencias de la fenología invertida de *J. nervosa* en la interacción planta-herbívoro. De este objetivo surgen los siguientes objetivos particulares:

1. Evaluar si la fenología invertida de *Jacquinia nervosa* tiene consecuencias sobre los niveles de herbivoría.
2. Evaluar si el escape a los herbívoros por la fenología invertida de *J. nervosa* se traduce en una menor inversión de defensas químicas.
3. Evaluar si la menor inversión en defensas químicas se traduce en una mayor aceptabilidad del follaje por un herbívoro generalista comparada con una especie de fenología no invertida.
4. Evaluar el posible impacto de la herbivoría sobre el desempeño de la planta, bajo la perspectiva de que un pulso de daño que ocurra en la época seca tendrá repercusiones sobre el crecimiento de esta especie.

Como objetivo adicional para explorar la interacción *Jacquinia nervosa*- vertebrado:

5. Evaluar si la espina foliar tiene algún papel en la herbivoría por vertebrados durante la época seca.

## PREDICCIONES

1. Si el follaje de *Jacquinia nervosa* permanece disponible en la época seca cuando la abundancia de insectos herbívoros es menor, se espera que los niveles de herbivoría sean bajos comparados con los de especies de fenología normal (presentes durante la época de lluvias).
2. Si *Jacquinia nervosa* escapa a la herbivoría por su fenología invertida, se predice que no hace inversiones en metabolitos secundarios defensivos.
3. Si *Jacquinia nervosa* no invierte en defensas químicas, se espera que su aceptabilidad a un herbívoro generalista sea mayor, comparado con una especie de fenología normal.
4. Si *Jacquinia nervosa* escapa a la herbivoría por su fenología invertida, se predice que la defoliación artificial tendrá un impacto negativo en el desempeño de la planta.
5. Si las espinas foliares tienen un papel importante en la herbivoría, se espera que en la ausencia de ellas el daño por un herbívoro vertebrado aumentase.

## METODOLOGÍA

*Sitio de estudio.*- Este estudio fue realizado en el bosque tropical caducifolio de la costa del pacífico mexicano, dentro de la Estación de Biología Chamela (EBCH) en el Estado de Jalisco. La estación forma parte de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, cuya extensión es de 13,200 ha. Se localiza en la zona intertropical del hemisferio norte a 19° 29' N de latitud y 105° 01' O de longitud (Figura 1). La EBCH se ubica en la Provincia Fisiográfica de la Sierra Madre del Sur, que constituye un sistema de bloques montañosos que se extiende aproximadamente por 1,100 km a lo largo de la costa (Lugo-Hubp, 1990). El área de la EBCH presenta cinco unidades de relieve; montaña, lomeríos, superficies de erosión, superficies de nivelación y valle, que se distinguen por su litología, morfología y procesos morfogenéticos, los cuales dan como resultado características edáficas particulares, originando 14 unidades morfo-edáficas (Lugo-Hobp, 1989; 1990). La precipitación promedio anual en la EBCH es de 788 mm (1977-2000), con una gran variación interanual que va de los 453 mm, en el año más seco (1985) a 1393 mm en el año más lluvioso (1992) (Maass *et al.*, 2002). La época de lluvias ocurre entre los meses de agosto y octubre, y la época de secas se extiende desde febrero hasta junio. Se llegan a presentar lluvias esporádicas después de la época de lluvias (cabañuelas) entre los meses de diciembre y enero, cuya intensidad varía entre años, pero los eventos más fuertes son extraordinariamente importantes en la fenología del bosque tropical caducifolio (Bullock y Solís-Magallanes, 1990). El tipo de vegetación predominante corresponde al bosque tropical caducifolio en las serranías, que pierde sus hojas y produce flores durante la época de secas, y al bosque tropical semi-decíduo en sitios de arroyo, que conserva sus hojas durante la época de secas (Lott, 1985; Lott *et al.*, 1987). La diversidad florística del bosque tropical caducifolio de

la costa del pacífico mexicano es particularmente alta en el país (Trejo y Dirzo, 2002) y en el continente Americano a lo largo del gradiente latitudinal de 0°- 40° N (Quigley y Platt, 2003). Las características físicas del suelo y la topografía juegan un papel determinante en la estructura, composición y función de la vegetación, así como en la dominancia de algunas especies. Igualmente, pueden alterar la fenología de la vegetación como la floración, foliación y la producción de hojarasca. Determinada principalmente a la estacionalidad climática y a la asociación de factores como la humedad del suelo, las concentraciones de nutrientes del suelo y su variabilidad estacional, y a la fauna asociada al suelo la cual es de suma importancia en el establecimiento de la vegetación y su supervivencia durante la época de secas (Cotler *et al.*, 2002).

En relación a la biodiversidad en la Reserva la Biosfera de Chamela-Cuixmala, se han registrado 125 familias de plantas vasculares, donde las familias con mayor número de especies son Leguminosae y Euphorbiaceae con 160 y 94 especies, respectivamente. La flora de la región comprende 555 géneros y  $\approx 1,146$  especies entre árboles, arbustos, lianas y trepadoras, epífitas y hierbas. (Lott, 1985; Lott *et al.*, 1987; Lott y Atkinson, 2002). En relación a la fauna se han registrado 72 especies de mamíferos, 27 de ellas exclusivamente mexicanas (endémicas). Los estudios sobre invertebrados incluyen un listado de 1,877 artrópodos, y se han registrado 110 especies de peces. La herpetofauna consiste de 87 especies, 68 de reptiles (32 endémicas) y 19 de anfibios (10 endémicos). Por su parte, las aves están representadas por 270 especies, donde el 60% son residentes y el resto especies migratorias (Noguera *et al.*, 2002).

La temperatura media anual es de 24.6° C (1978-2000), los valores más altos de radiación se presentan entre abril y julio ( $> 22 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), que corresponden a los meses de finales de secas e inicio de la temporada de lluvias. La humedad relativa se

mantiene arriba del 65% durante todo el año. De acuerdo a la clasificación de Köppen modificado por García (1988), el clima de la EBCH es Aw<sub>0</sub>i, con un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano y régimen isotermal (García-Oliva *et al.*, 2002).



Figura 1. Localización geográfica de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala.

*Especie de estudio.*- El género *Jacquinia* fue nombrado por Lineo en 1763 como reconocimiento al botánico austriaco Nicolaus Joseph Jacquin, el cual fue el primero en ilustrar y coleccionar especies de este género. El género comprende 32 especies de arbustos xerófilos y pequeños árboles que se distribuyen principalmente en zonas secas y áridas de las Antillas, Centro América y el norte de Sudamérica (Sthål, 1995). El género *Jacquinia* forma parte del orden Ericales y pertenece a la familia Theophrastaceae en la cual se incluyen siete géneros y aproximadamente 110 especies. La mayoría de las Theophrastaceae son arbustos o pequeños árboles neotropicales que crecen a altitudes por debajo de los 2500 m en bosques secos estacionales, así como en algunos bosques húmedos relativamente estacionales (Källersjö y Sthål, 2003).

*Jacquinia nervosa* (anteriormente, *Jacquinia pungens* A. Gray, *c.f.* Källersjö y Sthål, 2003) es una planta heliófila de forma arbustiva del sotobosque, presente en los bosques caducifolios y semi-caducifolios a lo largo del Pacífico de América Central. Presenta una distribución que se extiende desde el sur del estado de Jalisco en México hasta el noroeste de Costa Rica (Janzen, 1970b; Sthål 1989, 1995). Los reportes de nuevas especies dentro del género *Jacquinia* en México (Castillo-Campos y Medina, 1998; Fernández-Concha *et al.*, 2003) señalan la gran variabilidad morfológica dentro de este género anteriormente reportada por Sthål (1989). Se caracteriza por presentar hojas coriáceas, simples, alternas, con el ápice modificado en forma de espina, pero se caracteriza principalmente por producir sus hojas a principios de la época de secas y tirarlas después de presentarse las primeras lluvias (Janzen, 1970b, 1983; Källersjö y Sthål, 2003). Presenta flores rígidas, cerosas de color anaranjado-rojo con una ligera fragancia, que emergen cuando la planta produce todas sus hojas durante las primeras semanas de la temporada seca. Existe variación en el tamaño y el número de flores entre individuos reproductivos, posiblemente por la falta de recursos suficientes para producir

frutos. Presuntamente, sus flores son polinizadas por colibríes aunque no existe evidencia confirmada sobre este hecho (Janzen, 1970b). Los frutos son de forma esférica de 2 a 3 cm de diámetro, los cuales aparecen después de la floración y empiezan a madurar de color amarillo al final de la temporada seca. Los frutos maduros son indehiscentes y tienen una cáscara gruesa y un endocarpo o arilo dulce y jugoso. En el interior del fruto maduro se llegan a presentar entre 2 y 10 semillas lisas achatadas ovales. Algunos frutos no maduran sino varios meses después de comenzada la estación de lluvias. (Janzen, 1970b; 1983).

*Jacquinia nervosa* presenta una raíz pivotante larga y gruesa que penetra a varios metros de profundidad. Sus raíces laterales se extienden de los 0.5 a 1.5 m de profundidad en contraparte de otras especies arbustivas del mismo tamaño que expande sus raíces laterales en los primeros 50 cm de suelo. La raíz principal se extiende por debajo de los 1.5 m llegando a hasta una profundidad de 3 metros en tan solo individuos de 2 m de altura, donde, aparentemente, existe una mínima competencia entre sus raíces y plantas adyacentes pertenecientes al sotobosque (Janzen, 1970b). Sus raíces presentan un alta infección por hongos micorrízicos con una gran dinámica estacional (20-60% de infección) explicada principalmente por su fenología (Allen *et al.*, 1998).

Por su parte, las principales reservas se encuentran en tallos y raíces las cuales están constituidas en gran parte por carbohidratos, entre ellas el almidón, que se reduce progresivamente durante la estación de lluvias (Janzen y Wilson, 1974).

Finalmente, se ha registrado un número muy reducido y selecto de orugas herbívoras que se alimentan del tejido foliar de esta especie. Se han observado 10 especies de orugas de las cuales solo cinco han podido ser identificadas hasta familia (Blastobasidae, Cucurlionidae, Gelechiinae, Geometridae y Limacodidae) y una sola hasta género y especie (*Acharia sarans*: Limacodidae), y cinco micro orugas que solo

han podido ser identificadas hasta orden; Lepidoptera (4) y Coleoptera (1), respectivamente (Janzen y Hallwachs, 2005).

**Selección de sitios e individuos.-** En el mes de mayo del año 2004 elegí 105 plantas de *J. nervosa*, en tres sitios de la EBCH, en las cuales medí la herbivoría puntual, la tasa de herbivoría, los efectos de la herbivoría en el desempeño de las plantas y la inversión en defensas químicas (Figura 2).

El criterio que seguí para definir y elegir los sitios de estudio surgió de la observación que *J. nervosa* presenta una distribución agregada con individuos de todas las categorías de edades. Las agregaciones se encontraban a distancias de  $\approx 1\text{km}$  o más. Estas observaciones son consistentes con las relaciones denso-dependientes reportadas entre la mortalidad y el reclutamiento de especies en los BTC (Robert *et al.*, 2002). Los sitios se ubicaron dentro de la misma unidad morfo-edafológica (laderas convexas sobre tobas), donde el suelo predominante son Regosoles eútricos (Cotler *et al.*, 2002).

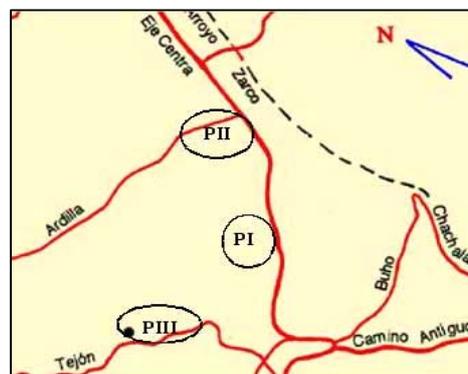


Figura 2. Ubicación espacial de los tres sitios muestreados en la Estación de Biología Chamela.

En cada sitio seleccioné 35 plantas y con el fin de tratar de controlar la posible variación asociada al tamaño y/o la ontogenia, agrupé las plantas en 3 categorías de acuerdo a su altura: 15 pequeñas (0.5 – 1.5 m); 10 intermedias (1.5 – 2.5 m); y 10 grandes (> 3m) (ver Figura 3).

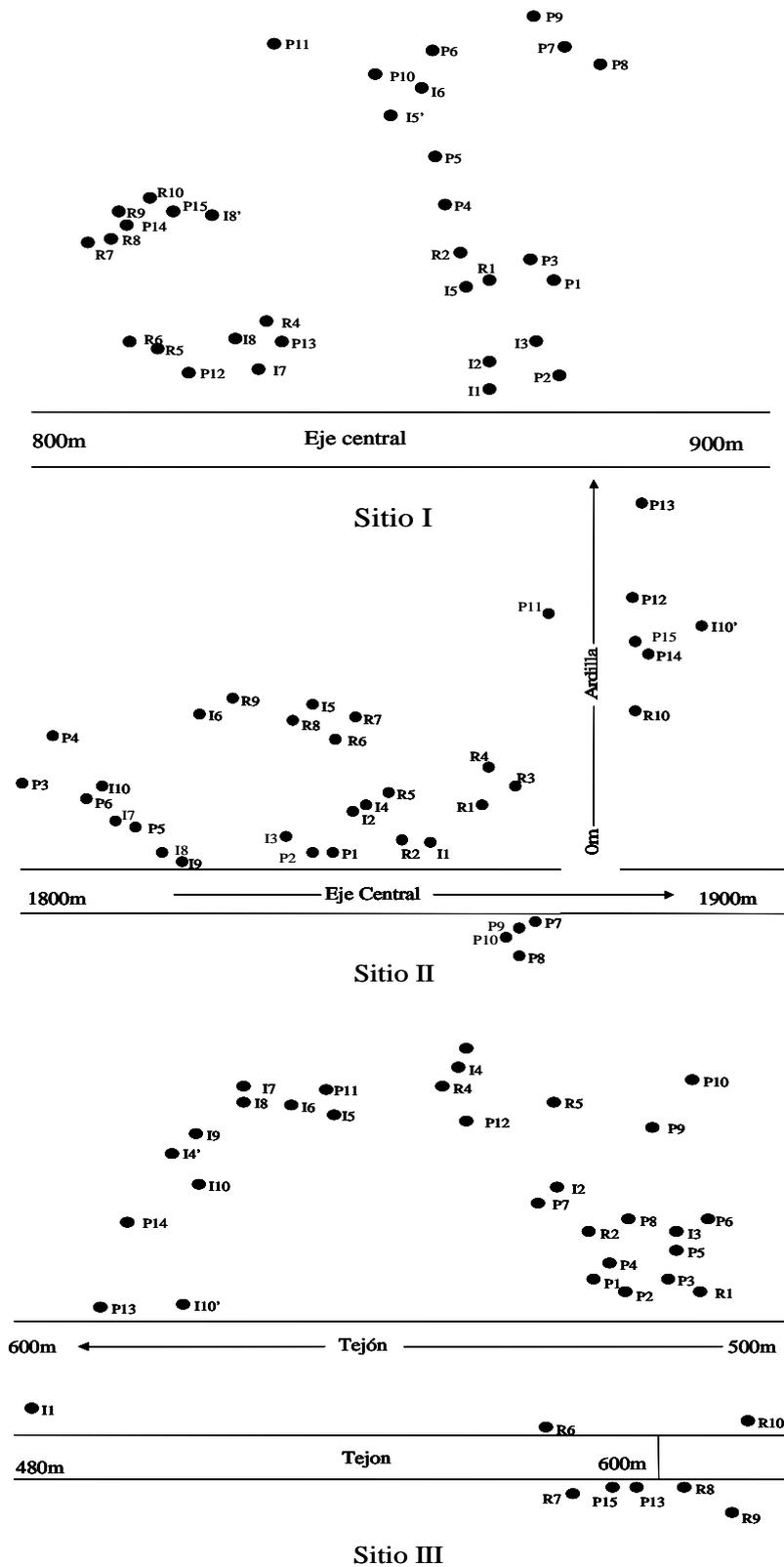


Figura 3. Ubicación espacial de todos los individuos dentro de cada sitio con respecto a los senderos de la Estación de Biología Chamela. P = planta pequeña, I = planta intermedia y R = planta grande.

**Consecuencias de la fenología invertida en los niveles de herbivoría.-** Evalué la cantidad de daño en *Jacquinia nervosa* usando dos medidas: *i*) medida a largo plazo (tasa de herbivoría).- donde calculé los niveles de daño por día que sufren las hojas durante la época seca por herbívoros invertebrados, y *ii*) medida discreta (herbivoría puntual).- donde medí la herbivoría puntual o acumulada sufrida por herbívoros durante la época seca.

**Tasa de herbivoría.-** Durante el mes de febrero del 2004 (inicio de la temporada seca) seleccioné 20 hojas sin daño de cada uno de 10 individuos intermedios, las cuales marqué con un anillo metálico para seguirlas en el tiempo. Seleccioné plantas de categoría intermedia debido a que su altura (1.5 – 2.5 m) facilitaba la manipulación de las hojas y al mismo tiempo lograba evadir el efecto de herbívoros vertebrados. Colecté las hojas seleccionadas al final de la época de secas (N= 90 días transcurridos), durante el mes de mayo cuando iniciaron las primeras lluvias (11.93 mm de precipitación). Medí el área foliar dañada, usando un medidor de área foliar (Delta-T Devices, Cambridge, UK). Posteriormente, calculé la tasa de herbivoría (TH) para cada individuo como el porcentaje de área foliar consumida por día usando la siguiente fórmula:

$$TH = \frac{[(AF_o - AF_f) / AF_o] * 100}{N}$$

donde;

AF<sub>f</sub> = Área foliar final;

AF<sub>o</sub> = Área foliar inicial;

N = Número de días.

**Herbivoría puntual.-** Colecté una muestra de aproximadamente 500 hojas de la parte inferior, intermedia y superior de la copa de 10 individuos “grandes” para cada sitio usando una garrocha podadora. Siguiendo el mismo protocolo que Filip y colaboradores

(1995), seleccioné plantas de categoría grande para medir la herbivoría acumulada en *J. nervosa*. Calculé la herbivoría acumulada por sitio de una sub-muestra de 250 hojas. Esta muestra fue obtenida al numerar todas las hojas individualmente dentro de una matriz, y usando números al azar para la selección de las hojas para evitar cualquier sesgo. Calculé el porcentaje de área consumida para cada hoja, a partir de la medición del área inicial y final, usando el programa medidor de área foliar WinDias versión 2.0 (Delta-T Devices, Cambridge, UK).

Los niveles de daño registrados anteriormente en la literatura por Filip y colaboradores (1995) establecen un primer precedente de la variación y de los niveles promedio de daño que presentan los BTC, en particular para la región de Chamela. Por consiguiente, utilicé estos datos para comparar los niveles de daño que presenta actualmente *J. nervosa*, con los niveles de daño registrados en la literatura para las especies caducifolias con follaje presente durante la época de lluvias.

*Medición puntual en especies de fenología normal.*- Para poder comparar la herbivoría de *J. nervosa* con especies de fenología normal durante el mismo año, medí la herbivoría puntual en un grupo de 9 especies de fenología normal al final de la temporada de lluvias del 2004 empleando la misma metodología que Filip y colaboradores (1995). De las especies medidas por Filip *et al.* (1995), seleccioné las tres especies que presentan valores máximos, intermedios y mínimos de área foliar consumida, para incluir toda la variación posible. De cada especie, mostré entre cinco y siete individuos elegidos al azar, de los cuales colecté una muestra de hojas al final de la época de lluvias con el propósito de detectar el mayor daño acumulado, siguiendo el mismo protocolo que para *J. nervosa*. En el laboratorio de la estación de campo, tomé una muestra al azar de 80 hojas del total de la muestra colectada de cada especie para

determinar el área removida por los herbívoros. Esta muestra fue obtenida al numerar todas las hojas individualmente dentro de una matriz, y usando números al azar para la selección de las hojas para evitar cualquier sesgo. Calculé el porcentaje de área consumida para cada hoja de cada especie de fenología normal, a partir de la medición del área inicial y final, usando el programa medidor de área foliar disponible en el laboratorio de la EBCH, Sigma Scan Pro versión 5.0 (SPSS, 1999). Estimé el área foliar inicial ( $AF_o$ ) a partir de la reconstrucción de la hoja usando hojas intactas que se ajustaran mejor a la forma del área remanente cuando era necesario. Estimé el área foliar final ( $AF_f$ ) directamente a partir del tejido remanente. Con estos datos calculé el porcentaje del área removida (%AFR) para *J. nevosa* y las especies elegidas durante la época de lluvias a partir de la siguiente fórmula:

$$\% \text{ AFR} = \frac{[(AF_o - AF_f)]}{AF_o} * 100$$

***Defensas químicas en el tejido foliar.***- Evalué la concentración de fenoles y taninos totales en el tejido foliar de *J. nevosa*, así como la preferencia de un herbívoro generalista a la planta estudio con respecto a otras dos especies. Para evaluar la inversión de defensas químicas de *J. nevosa* con respecto a otras especies del BTC, colecté tejido foliar de *J. nevosa* para determinar la concentración promedio de fenoles totales en cada sitio. Finalmente, comparé la concentración promedio de fenoles y taninos totales de *J. nevosa* con la concentración promedio de fenoles recopilada para los BTC (Dirzo y Boege, en prensa).

***Determinación de fenoles y taninos totales.***- Durante el mes de mayo y junio del 2004, colecté en cada sitio, respetando su filotaxia, 6 hojas de cada 14 plantas de *J. nevosa* de

tamaño intermedio (1.5–2.5m) para su posterior análisis químico. Las hojas colectadas se transportaron en un contenedor térmico con hielo para evitar la oxidación de los compuestos fenólicos. En el laboratorio, se liofilizaron y molieron para su posterior procesamiento siguiendo el procedimiento propuesto por Waterman y Mole (1994). Los extractos se realizaron por triplicado para las determinaciones de fenoles y taninos totales.

<sup>1</sup>*Fenoles Totales.*- Las concentraciones de fenoles totales se obtuvieron siguiendo la técnica modificada de azul de Prusia (Waterman y Mole, 1994). Los valores de las concentraciones de fenoles totales se obtuvieron al sustituir los valores de las absorbancias registradas en el espectrofotómetro en la ecuación de la curva patrón, que se generó a partir de una solución madre de ácido tánico;  $y = 0.5899 x$  ( $R^2 = 0.998$ ).

\**Taninos Totales.*- Las concentraciones de taninos totales se obtuvieron a través del método de protoantocianidina (Waterman y Mole, 1994) y se expresan como la absorbancia registrada a 550 nm en el espectrofotómetro, ya que fue imposible calcular la curva patrón para este compuesto fenólico.

*Pruebas de aceptabilidad.*- Como medida indirecta de la inversión en defensas realicé bioensayos tipo cafetería modificando el diseño de Dirzo (1980). Estas pruebas consistieron en ofrecer al herbívoro generalista *Spodoptera frugiperda*, (Lepidoptera, Noctuide) del cuarto estadio, un área conocida de 4 cm<sup>2</sup> del follaje de tres especies distintas; especie control ajena al sistema (*Lactuca sativa*), especie de fenología normal (*Jatropha standleyii*), y especie de fenología invertida (*Jacquinia nervosa*). Al no existir otra especie del género *Jacquinia* en Chamela, con la cual poder comparar distintos

---

<sup>1</sup> Para mayor detalle de las técnicas empleadas ver Apéndice.

patrones fenológicos, opté por una especie con fenología normal de la cual se tienen antecedentes de niveles altos de herbivoría. Debido a que *J. nervosa* presenta hojas angostas (1-2 cm de ancho) ofrecí dos rectángulos de 1x2 cm, los cuales sumaban la misma área foliar ofrecida de las otras especies. Las larvas se sometieron a un ayuno de 10 horas previo al experimento el cual duró 9 horas en condiciones controladas de humedad (80% HR) y temperatura (25° C) en una cámara de crecimiento (Del Val y Dirzo, 2003). Calculé la preferencia del herbívoro generalista a partir del área foliar total consumida (AFTC) de cada especie en cada caja de petri a partir de la siguiente fórmula:

$$AFTC = \frac{[(AF_o - AF_f)]}{AF_o}$$

donde;

AFTC = Área foliar consumida de la especie *i*;

AF<sub>f</sub> = Área foliar final de la especie *i*;

AF<sub>o</sub> = Área foliar inicial de la especie *i*.

***Impacto de la herbivoría en el desempeño de la planta.***- Esperando que un pulso de daño tuviera un efecto marcado en el desempeño de las plantas. Seleccioné en cada sitio 15 plantas de tamaño pequeño (0.5 – 1.5 m) donde cada cinco plantas asigné aleatoriamente un tratamiento distinto de defoliación. Elegí este estadio bajo el supuesto que sería el más vulnerable al daño foliar, debido a la inversión que realiza la planta en su transición a la siguiente categoría de edad (Gerhardt, 1998; Boege, 2005, 2005b; Boege y Marquis, 2005). Apliqué tres tratamientos de defoliación artificial controlada: 0%, 25% y 75% de área foliar removida en cada hoja de todas las plantas usando unas

tijeras. Como una medida del desempeño de la planta medí el crecimiento expresado en términos del incremento del diámetro basal (DAB) durante un año, después de haber aplicado los tratamientos a todas las plantas.

### ***Papel de la espina foliar en la herbivoría por vertebrados***

*Experimento de remoción de la espina.-* Evalué el papel de la espina foliar usando un diseño pareado en 30 pares de plantas pequeñas (0.5 - 1.5m) ubicadas a una distancia no mayor de 5 metros. Este diseño me permitió reducir al máximo los efectos del microclima y microtopografía dentro de cada par experimental (Figura 4). En cada par de plantas asigné al azar uno de dos tratamientos: 1) *planta experimental.-* en el cual removí con una tijera la espina foliar de todas las hojas de uno de los pares, y 2) *planta control.-* en el que deje intacta la espina foliar y removí una pequeña porción del área foliar para compensar el área foliar perdida al cortar la espina foliar de la planta experimental. Cuantifiqué y marqué todas las ramas de cada par con anillos plásticos para cuantificar el daño por herbívoros vertebrados. Finalmente, como medida control del tamaño de los pares medí la altura de cada una de las plantas.

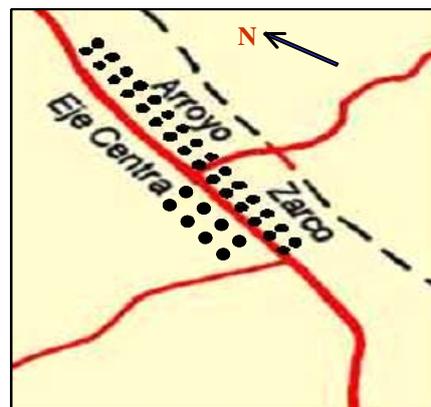


Figura 4. Ubicación del experimento pareado de desespina, donde se evaluó el papel de la espina foliar.

## ANÁLISIS DE DATOS

Los datos de herbivoría puntual y de las tasas de herbivoría fueron transformados al arcoseno de la raíz cuadrada usando las proporciones del área foliar consumida. Sin embargo, todos los datos de herbivoría que se muestran en las figuras son los porcentajes de área foliar removida sin transformar. El patrón fenológico (invertido y normal) fue la primera fuente de variación en la herbivoría analizada a través de un ANOVA de una vía, usando modelos lineales generalizados (MLG) empleando el Sistema de Análisis Estadístico (SAS, 1999). Las comparaciones de los niveles de herbivoría entre las especies de fenología normal y *J. nervosa*, así como las comparaciones de las tasas de herbivoría entre los sitios fueron analizadas aplicando un ANOVA de dos vías con un MLG, las fuentes variación fueron la fenología y los sitios respectivamente. Las comparaciones entre los niveles de daño entre *J. nervosa* y los niveles de daño registrados por Filip y colaboradores (1995) se analizaron a través de la prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

La variación en las concentraciones de metabolitos secundarios entre sitios de muestreo e individuos de *J. nervosa*, se analizó usando MLG. Los taninos se analizaron comparando las absorbancias obtenidas en el espectrofotómetro, mientras que los fenoles se analizaron como la concentración de fenoles totales expresada en equivalentes de ácido tánico. Estos análisis permitieron incluir los tres sitios de muestreo como una sola población de *J. nervosa* en la comparación con la concentración promedio de fenoles totales de especies de fenología normal reportada en la literatura. La comparación de la concentración de fenoles totales de *J. nervosa* con respecto a otras especies del BTC se realizó a través de una prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

Las pruebas tipo cafetería fueron analizadas usando MLG empleando dos procedimientos: *i*) usando una distribución binomial se analizó la preferencia de las especies por un herbívoro generalista, donde se asignó el valor de cero a las especies que no fueron elegidas por el herbívoro generalista y de uno a las especies que fueron preferidas por el herbívoro; *ii*) usando el área foliar consumida de las especies se analizó la preferencia de las especies.

El efecto de la defoliación artificial entre tratamientos y sitios se analizó a través de un ANOVA de dos vías, empleando el programa estadístico JMP versión 4.0.4 (SAS, 2001). Las fuentes de variación del modelo usado fueron los tratamientos, los sitios y la interacción entre sitios y tratamientos. Finalmente, el papel de la espina foliar se analizó usando un modelo general con una distribución binomial, donde se asignó el valor numérico de cero a las plantas que no sufrieron daño por herbívoros vertebrados y de uno a las que sufrieron alguna clase de daño en ambos tratamientos.

## RESULTADOS

**Caracterización de las poblaciones.-** En la Tabla 1 se muestran la media  $\pm$  error estándar del diámetro basal (DB) y la altura que obtuve para caracterizar a la especie de estudio a principios de la época de secas de 105 individuos en tres sitios diferentes.

Tabla 1. Atributos medidos en *Jacquinia nervosa* en tres sitios distintos. Las características medidas sirvieron para categorizar a la planta estudio en tres categorías. Los datos se presentan como los promedios  $\pm$  EE.

Planta	Sitio 1		Sitio 2		Sitio 3	
	DB	Altura (m)	DB	Altura (m)	DB	Altura (m)
Pequeñas	12.5 $\pm$ 4	0.9 $\pm$ 0.3	12 $\pm$ 3	0.8 $\pm$ 0.3	10.9 $\pm$ 4	0.8 $\pm$ 0.2
Intermedias	39.4 $\pm$ 9	2.2 $\pm$ 0.4	47.3 $\pm$ 13	2.1 $\pm$ 0.4	43.4 $\pm$ 23	2.3 $\pm$ 0.5
Grandes	80.5 $\pm$ 39	3.6 $\pm$ 1	120.2 $\pm$ 73	4.1 $\pm$ 2	138.7 $\pm$ 79	5.7 $\pm$ 2

**Consecuencias de la fenología invertida en los niveles de herbivoría.-** Los patrones fenológicos mostraron un efecto significativo en los niveles de daño que presentan las especies por herbívoros fitófagos ( $F = 431.04$ ;  $gl = 1$ ;  $P < 0.0001$ ). Indiscutiblemente, la especie de fenología invertida presentó niveles menores de daño que la comunidad de especies de fenología normal (Figura 5). *Jacquinia nervosa* presentó un porcentaje promedio de área foliar removida de  $1.37 \pm 0.26$  EE, mientras que el resto de las especies mostró en promedio  $6.78\% \pm 0.99$  de área foliar removida (Figura 5a).

El promedio del área foliar removida registrado por Filip y colaboradores (1995) para 16 especies en los dos primeros años y 12 en el tercer año de muestreo fue de  $7.88 \pm 0.71$  EE, mientras que para *J. nervosa* fue de  $1.37 \pm 0.26$  EE. El análisis estadístico mostró que existen diferencias significativas entre los niveles de daño registrados por Filip y colaboradores (1995) y los niveles registrados para *J. nervosa* durante el año 2004 ( $Z = 9.97$ ;  $P = 0.0001$ ). Esto indica que los primeros registros de los niveles de

daño por herbívoros invertebrados en el BTC de Chamela (Filip *et al.*, 1995), son significativamente más altos que los niveles de daño estimados actualmente para *J. nervosa* (Figura 5b).

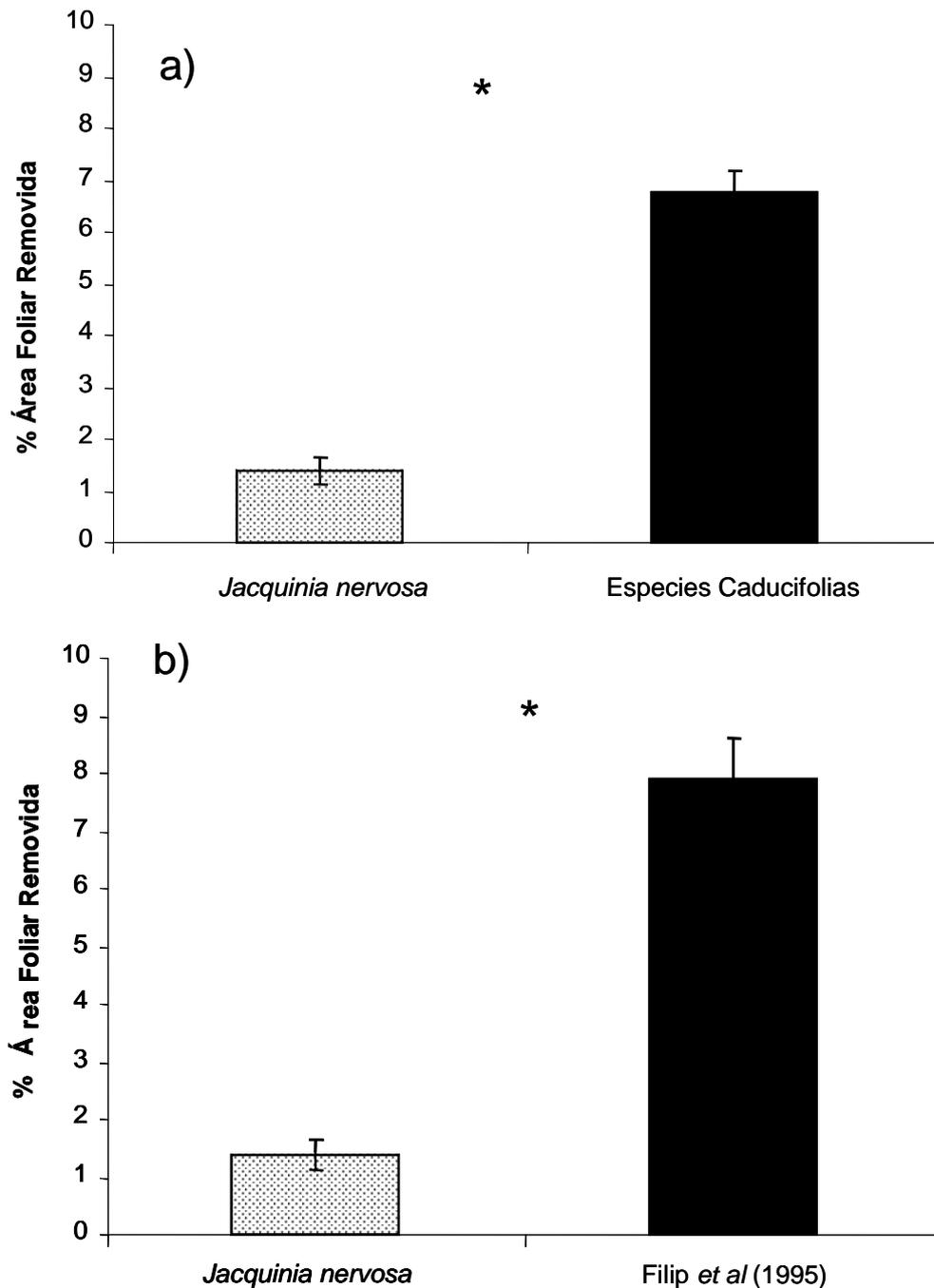


Figura 5. Diferencias encontradas en el porcentaje de área foliar consumida (%AFC) de la comunidad de especies caducifolias presentes en la época de lluvias y *J. nervosa* especie de fenología invertida presente únicamente durante la época seca. a) Comparación del %AFC registrado durante el año 2004; b) Comparación del %AFC registrado por Filip *et al* (1995) y *J. nervosa* (2004). Los valores corresponden a promedios  $\pm$  EE. Significancia de las diferencias encontradas: \*  $P < 0.0001$ .

El análisis estadístico mostró que existen diferencias significativas en el porcentaje de área removida del 2004 entre las especies de fenología normal y *J. nervosa* ( $F = 92.85$ ; g.l.= 9;  $P < 0.0001$ ). La especie que presentó el mayor porcentaje de área removida durante la temporada de lluvias fue *Casearia sp.* ( $13.1 \pm 1.5\%$ ), y la especie con el menor porcentaje de área foliar removida fue *Lonchocarpus eirocarinalis* ( $0.93 \pm 0.26\%$ ). De igual forma, se observó que existen diferencias altamente significativas entre casi todas las especies presentes durante la época de lluvias y *J. nervosa*, la que presentó un porcentaje de área removida considerablemente inferior a ocho de las nueve especies caducifolias. *Lonchocarpus eirocarinalis*, presentó un área foliar removida relativamente similar al área foliar removida de *J. nervosa*, no encontrándose diferencia significativa entre estas dos especies ( $P = 0.077$ ) (Figura 6).

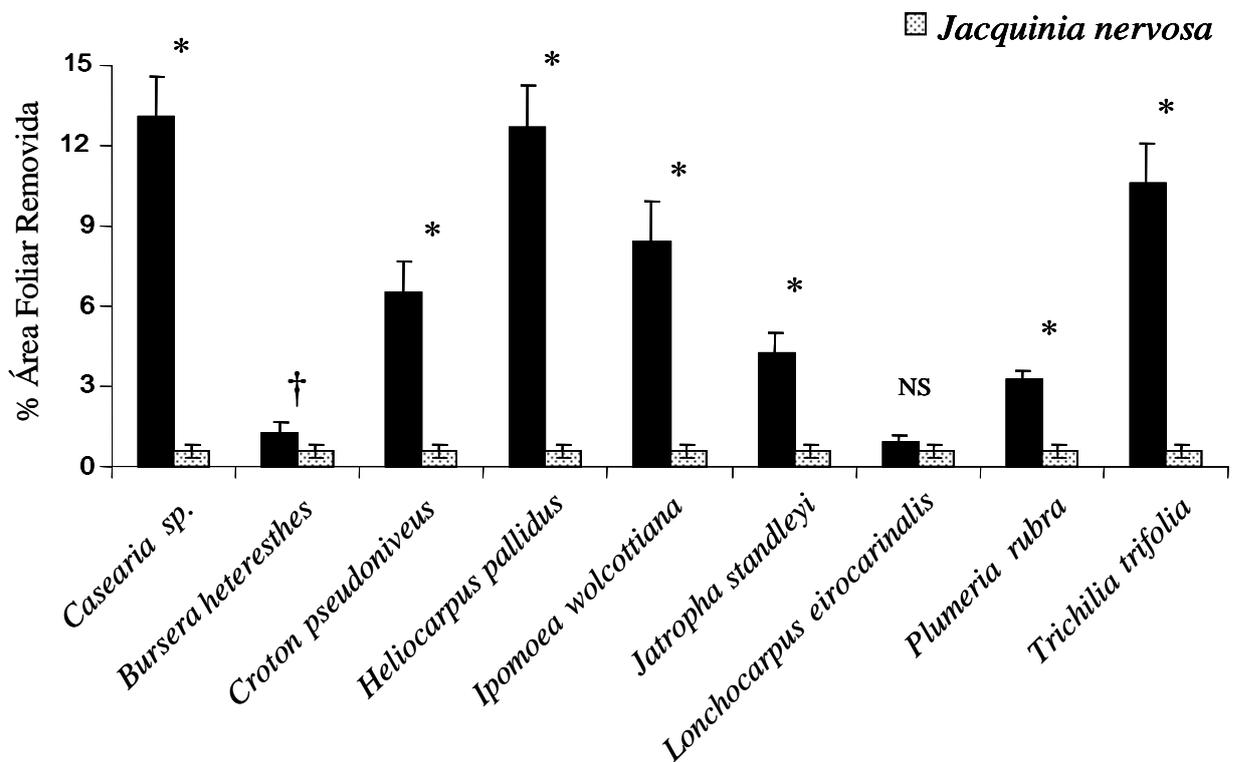


Figura 6. Diferencias entre el porcentaje de área foliar removida de las especies caducifolias y *J. nervosa*. Los valores para cada especie son promedios  $\pm$  EE. Significancia de las diferencias encontradas: \* $P < 0.0001$ , † $P = 0.0028$  y NS= no significativo.

Las mediciones a largo plazo mostraron que *J. nervosa* presentó una tasa de área foliar consumida menor que las especies de fenología normal. En promedio presenta una tasa de  $0.0064 \pm 0.0026 \text{ cm}^2/\text{día}$ , no encontrándose diferencias significativas entre los tres sitios muestreados ( $F = 2.31$ ; g.l. = 2;  $P = 0.1006$ ). La tasa para las especies de fenología normal se encuentra en un rango que va de 1.6 – 0.03% por día durante principios de la época de lluvias y de  $0.352 - 0.005 \text{ cm}^2 /\text{día}$  para el periodo final de lluvias, estos últimos datos tomados de Filip y colaboradores (1995).

### ***Defensas químicas en el tejido foliar***

*Concentraciones de fenoles y taninos totales.*- Los resultados obtenidos muestran una inversión muy baja de estos dos compuestos fenólicos en el tejido foliar de *J. nervosa*, en comparación con las especies presentes durante la época de lluvias. Por su parte, las concentraciones de fenoles totales variaron entre  $0.5 - 0.6 \times 10^{-3} \text{ mg/g}$  peso seco. El análisis de varianza no mostró diferencias significativas entre los tres sitios muestreados ( $F = 0.77$ ; g.l. = 15;  $P = 0.6948$ ). A su vez, las concentraciones de taninos totales representadas en absorbancias mostraron una variación entre 0.4 y  $0.6 \times 10^{-3}$  (550nm). El análisis de varianza mostró que no existen diferencias entre las absorbancias entre los tres sitios ( $F = 0.90$ ; g.l. = 15;  $P = 0.5726$ ). Al no existir diferencias en las concentraciones de metabolitos secundarios entre sitios, pude comparar como una sola población la concentración de fenoles totales de *J. nervosa* con la concentración promedio registrada para especies de fenología normal en el BTC.

La concentración de compuestos fenólicos de *J. nervosa* en comparación a otras especies del bosque tropical seco, muestra que esta especie invierte muy poco en defensas químicas en cuanto a fenoles totales se refiere (Figura 8). La prueba de Mann-Whitney mostró que existen diferencias significativas entre la concentración promedio

de fenoles totales de especies del BTC (Dirzo y Boege, en prensa) y *J. nervosa* ( $Z = 2.86$ ;  $P = 0.0042$ ). Los datos de las concentraciones de fenoles totales corresponden al promedio de tres únicas mediciones de fenoles totales registradas en la literatura para los BTC (Boege, 2004, 2005; Janzen y Waterman, 1984).

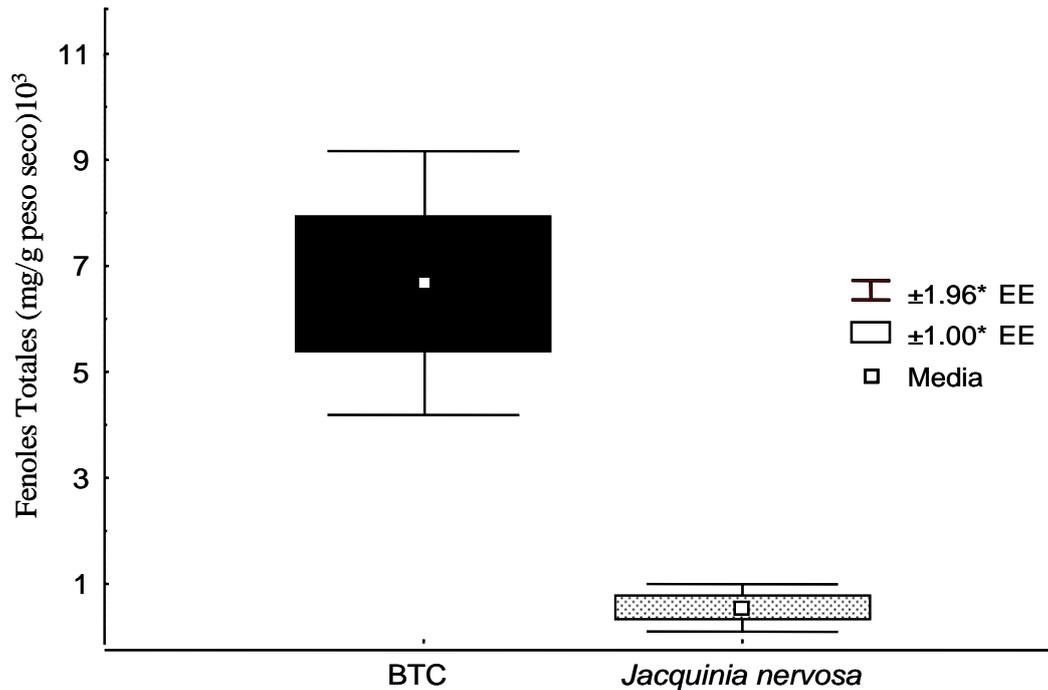


Figura 8. Diferencias en la concentración promedio de fenoles totales entre *J. nervosa* y especies presentes en el bosque tropical caducifolio (BTC). Los valores son promedios  $\pm$  EE.

*Pruebas de aceptabilidad.*- Los bioensayos tipo cafeteria realizados con *S. frugiperda*, mostraron una menor área foliar consumida de *J. nervosa* ( $0.017 \text{ cm}^2 \pm 0.006$ ) en comparación con *J. standleyi* ( $0.104 \text{ cm}^2 \pm 0.025$ ). Encontré una diferencia significativa del 600% entre el área consumida de estas dos especies ( $F = 295.3$ ; g.l.=2;  $P = 0.0001$ ) (Figura 7).

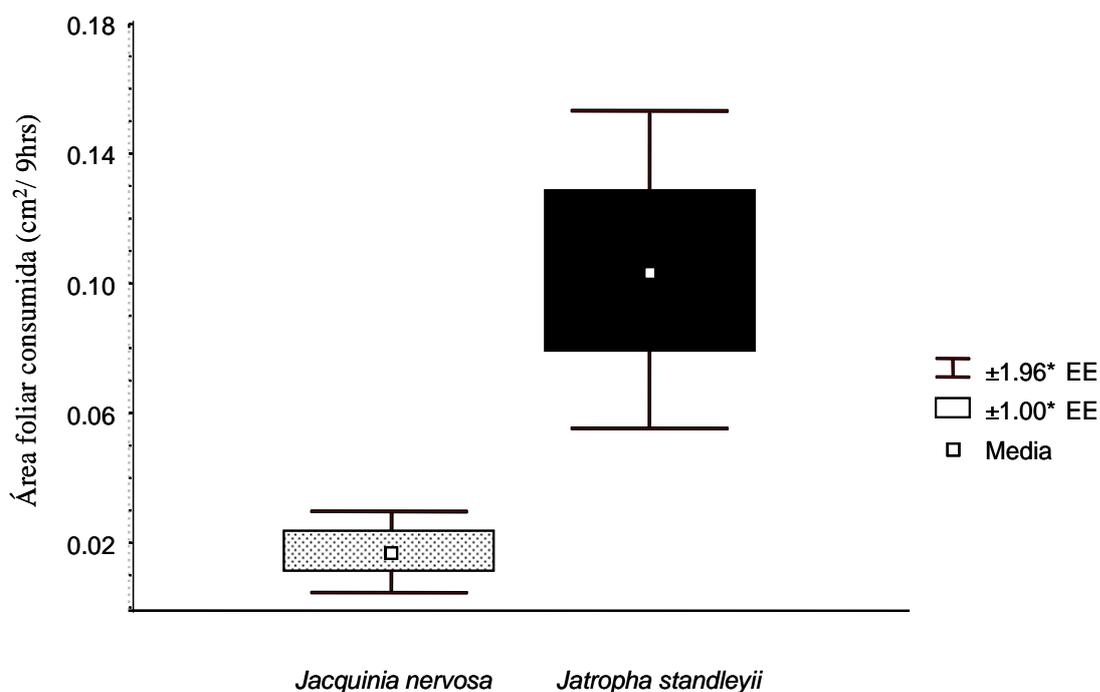


Figura 7. Diferencias en el área foliar consumida de una especie de fenología invertida (*Jacquinia nervosa*) y una especie de fenología normal (*Jatropha standleyii*) por un herbívoro generalista. \*Los resultados de *Lactuca sativa* (planta control) no se muestran en la figura para mayor contraste de las dos especies con patrones fenológicos distintos.

El análisis de preferencia mostró que a pesar de las diferencias encontradas en el área foliar consumida de las especies no hubo una mayor preferencia estadísticamente significativa entre *J. nervosa* y *J. standleyii* usando a un herbívoro que se sabe generalista ( $\chi^2 = 0.22$ ; g.l. = 2;  $P = 0.8949$ ). Estos resultados muestran que *J. nervosa* no fue la especie más preferida pero tampoco la menos preferida, por lo tanto es presumible creer que la inversión en defensas sea equivalente en comparación con otras especies de fenología normal (ver Tabla 2).

Tabla 2. Preferencia en la selección del herbívoro generalista *Spodoptera frugiperda* de dos especies de fenología contrastante.

Especie	Especie	$\chi^2$	$P$
<i>J.nervosa</i>	<i>J.standleyii</i>	0.21	0.6505
<i>J.nervosa</i>	<i>L. sativa</i>	0.11	0.7453
<i>J.standleyii</i>	<i>L. sativa</i>	0.02	0.88

**Impacto de la herbivoría en el desempeño de la planta.-** Los experimentos de defoliación artificial en plantas pequeñas (0.5-1.5m), no mostraron efecto en el crecimiento anual de las plantas al recibir distintos niveles de daño en sus hojas. Se observa una tendencia de decremento en el crecimiento conforme aumenta el porcentaje de daño (Figura 9). Por su parte, el efecto de la interacción entre los tratamientos y los sitios tampoco fue significativo (Tabla 3).

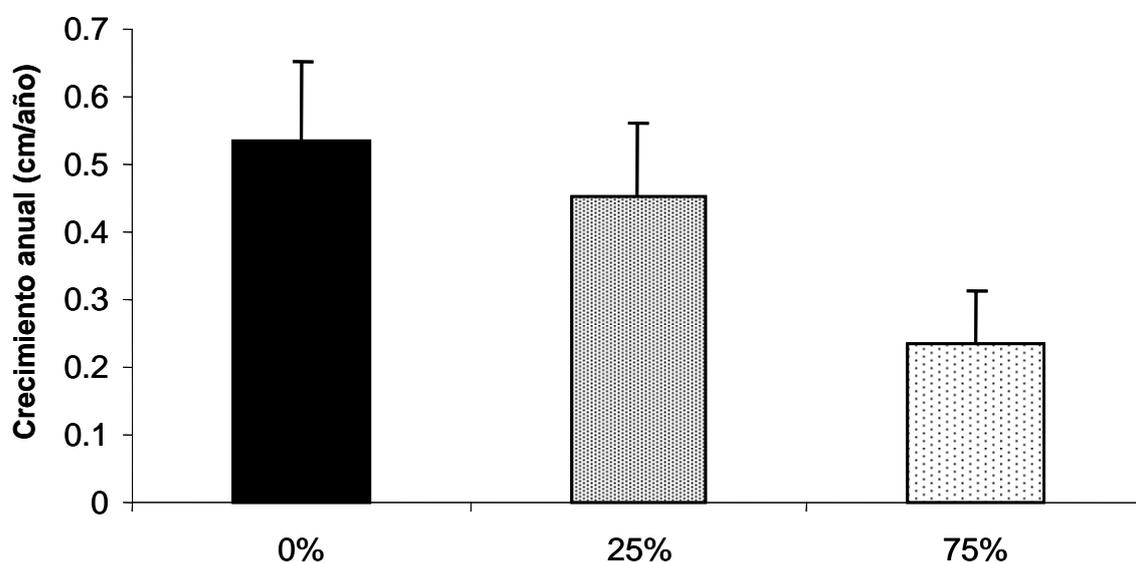


Figura 9. Efecto de tres tratamientos de defoliación artificial en el crecimiento anual  $\pm$  EE en plantas pequeñas (0.5 - 1.5m). Los valores son los promedios de todas las plantas de cada tratamiento.

Tabla 3. Análisis de varianza de dos vías del efecto de la defoliación artificial en el crecimiento de *J. nervosa*

Fuente de Variación	g.l	F	P
Tratamiento	2	1.83	0.174
Sitio	2	2.97	0.064
Tratamiento * Sitio	4	0.75	0.564

***Papel de la espina foliar en la herbivoría por vertebrados.***- Los experimentos de remoción de la espina foliar mostraron que no existe ningún efecto de la espina como un mecanismo defensivo en *J. nervosa*, por lo menos en las plantas de categoría “pequeñas”. El análisis binomial de presencia-ausencia de daño no mostró diferencias significativas entre los distintos tratamientos ( $\chi^2 = 0.34$ ;  $P = 0.5611$ ). Cabe señalar que durante la duración del experimento (época seca), solamente se registraron dos eventos independientes de daño por un herbívoro vertebrado, que constaron de un ramoneo leve en dos ramas, los cuales ocurrieron indistintamente del tratamiento. Estos resultados sugieren que, posiblemente, la espina foliar no posee una función defensiva, así como que *J. nervosa* constituya una fuente alimenticia importante en la dieta de *Odocoileus virginianus* durante la época seca.

## DISCUSIÓN

Los efectos de la fenología invertida de *J. nervosa* en la interacción planta-herbívoro sugieren que esta característica tan peculiar se traduce en un escape a la herbivoría que ocurre en especies de fenología normal. Este mecanismo de escape se había reportado anteriormente en *Hybanthus prunifolius* que responde a lluvias ocasionales durante la época seca, produciendo sincrónica y anticipadamente a la época de lluvias flores y hojas, las cuales evaden a sus herbívoros (Aide, 1992). Sin embargo, este es el primer estudio que describe cómo un patrón fenológico totalmente invertido (en el que se produce hojas exclusivamente durante la época seca), en un BTC confiere un escape natural a los herbívoros presentes en la estación de lluvias. Por otro lado, discuto el compromiso que este patrón pudiera representar entre el escape y la defensa, y la inversión en defensas químicas (Sagers y Coley, 1995; Coley y Aide, 1991; Coley y Barone, 1996; Kursar y Coley, 2003).

*Consecuencias de la fenología invertida en los niveles de herbivoría.*- Las hojas producidas por *Jacquinia nervosa* durante la temporada seca mostraron niveles de herbivoría bajos comparados con especies de fenología normal. Esto sugiere que el patrón fenológico que presenta esta especie le confiere un escape efectivo en contra de la comunidad de herbívoros presentes durante la temporada de lluvias. Aide (1993), estudiando los patrones de desarrollo de hojas en una comunidad de especies del sotobosque, encontró que las hojas jóvenes son un recurso efímero para los herbívoros y que aspectos como la fenología de las hojas pueden servir como un mecanismo defensivo en contra de herbívoros fitófagos. Esto representa evidencia de que el producir hojas durante la época de menor abundancia de herbívoros resulta en un daño

menor (Wolda, 1978; Futuyma y Gould, 1979; Angulo-Sandoval y Aide, 2000). Aide (1988), también estudió la sincronía foliar en *Gustavia superba*, encontrando que los individuos que produjeron hojas sincrónicamente recibieron menores niveles de daño que aquellos que no lo hicieron, y que los altos niveles de daño se correlacionaban negativamente con la supervivencia durante los primeros meses de expansión de las cohortes. Estos estudios han propuesto que la producción foliar sincrónica puede ser considerada como un mecanismo de escape para reducir el daño por herbívoros en hojas jóvenes (Aide, 1992). Al estudiar las características defensivas de especies de árboles en un bosque tropical Coley (1985), encontró que en el 70% de las especies las hojas jóvenes sufrían mayores niveles de herbivoría que las hojas maduras igualmente para especies pioneras y persistentes. Por su parte, Kursar y Coley (2003) demostraron que en hojas maduras el principal factor que disminuye los niveles de daño es la dureza, que sólo se completa después de la expansión total de la hoja. Asimismo, sugieren que el síndrome de escape en hojas jóvenes evolucionó en plantas que no pudieron desplegar metabolitos secundarios efectivos en contra de sus herbívoros, que habían desarrollado adaptaciones a los metabolitos secundarios de sus plantas huéspedes. De manera compensatoria, las plantas desarrollaron distintos mecanismos defensivos para escapar del ataque de herbívoros; *i*) la expansión foliar rápida, lo cual minimiza la ventana de vulnerabilidad, *ii*) retrasos en el desarrollo de cloroplastos y *iii*) sincronía en la producción foliar para saciar a los herbívoros. Kursar y Coley (1992) proponen como mecanismo defensivo el retraso del enverdecimiento de las hojas previo a la expansión total, en el que a manera de minimizar el daño por herbívoros, las plantas retardan la incorporación de recursos valiosos en las hojas (p.ej. clorofila y proteínas) hasta que se expandan en su totalidad, en el que la dureza actúa como un mecanismo más barato y efectivo en contra del ataque de herbívoros. Janzen (1967) estudió algunas de las

ventajas y desventajas de la reproducción sincrónica de árboles durante la época seca, encontrando que las fuerzas selectivas responsables de la floración y fructificación de estas especies incluyen la competencia inter-específica, los dispersores y polinizadores que se encuentran durante esta época. Un caso raro y aislado es el efecto que algunos disturbios naturales tienen en la fenología foliar y en los niveles de daño por herbívoros. Los huracanes pueden llegar a proporcionar un escape temporal de la comunidad de herbívoros, al reducir críticamente las poblaciones de insectos fitófagos. De esta forma, todas las especies que produzcan hojas nuevas durante las semanas posteriores al fenómeno natural percibirán un menor daño por herbívoros comparado con los niveles anteriores al fenómeno (Koptur *et al.*, 2002; Angulo-Sandoval *et al.*, 2004). En conjunto, estas evidencias apoyan la hipótesis de que modificaciones en la fenología foliar puede representar un escape en contra de herbívoros fitófagos (Aide, 1988, 1992, Kursar y Coley, 1992, 2003), así como de la posible influencia en la de producción foliar (Aide, 1993; Murali y Sukumar, 1994).

Adicionalmente, en este estudio las comparaciones individuales de los niveles de daño entre las especies de fenología normal, indican que la única especie que muestra niveles de daño similares a *J. nervosa* es una especie del género *Lonchocarpus* (Figura 6). Al respecto, se sabe que las especies que conforman este género invierten recursos en metabolitos secundarios defensivos, especialmente flavonoides, pero se caracterizan principalmente por presentar altas concentraciones de compuestos rotenoides, los cuales son responsables de la toxicidad de muchas especies de este género para insectos y peces (Fang y Casida, 1999). Por ejemplo, Magalhães y colaboradores (2004) hallaron que el extracto de la raíz de *L. muehlbergianus* presenta nueve flavonoides distintos, de los cuales seis son completamente nuevos en la literatura. Por su parte, en las hojas de dos especies de *Lonchocarpus*, Borges-Argáez y colaboradores (2002) hallaron la

presencia de cuatro compuestos flavonoides, así como de cinco de estos compuestos en la raíz y corteza. Por su parte, Janzen y colaboradores (1990) encontraron que las semillas de seis especies de *Lonchocarpus* presentan altas concentraciones de cuatro alcaloides y siete tipos de flavonoides. Los flavonoides son los compuestos que tienen un mayor efecto en prevenir el consumo por parte de ratones depredadores de semillas. Esta evidencia sugiere que los niveles bajos de herbivoría que presenta *L. eirocarinalis* en el BTC de Chamela, se deben a la posible efectividad de sus defensas químicas en contra de herbívoros presentes durante la época de lluvias (Coley y Barone, 1996), mientras que los niveles bajos de herbivoría que presenta *J. nervosa* se deben a que escapa por completo la presión de herbívoros al estar presente exclusivamente durante la época de menor abundancia de insectos herbívoros (temporada seca). Una posible explicación alternativa es la presencia de otros metabolitos secundarios defensivos no medidos en este estudio, aspecto que discuto en la sección siguiente.

*Consecuencias de la fenología invertida en la concentración de metabolitos secundarios.*- Las concentraciones de metabolitos secundarios defensivos en *J. nervosa*, en cuanto a fenoles totales se refiere, resultó menor comparada con las concentraciones promedio de la comunidad de especies caducifolias del BTC reportadas en la literatura. Esto sugiere ausencia de selección para la inversión en metabolitos secundarios defensivos.

Kursar y Coley (2003) proponen la existencia de un compromiso entre la defensa y el escape en hojas jóvenes, en el que el establecimiento de uno u otro síndrome defensivo estaría relacionado con la eficiencia de los metabolitos secundarios de cada especie. Las especies que evolucionaron la producción de metabolitos secundarios efectivos en contra de sus herbívoros presentan el síndrome defensivo, así

como tasas de expansión foliar lenta y un desarrollo foliar lento. Por el contrario, las especies que no hayan desarrollado metabolitos disuasivos efectivos exhibirán el síndrome de escape, el cual incluye la formación sincrónica de hojas, una rápida expansión foliar, y retardo en el desarrollo foliar.

Las concentraciones de fenoles totales observadas en el tejido foliar de *J. nervosa*, son consistentes con la hipótesis del costo/beneficio de las defensas químicas. Una especie la cual ha evolucionado un mecanismo de escape efectivo de insectos herbívoros, presenta una menor inversión en defensas químicas comparado con especies caducifolias con follaje presente durante la época de lluvias, que tan solo logran evadir ocasionalmente a los herbívoros al producir sus hojas sincrónicamente o en respuesta a lluvias esporádicas, (Aide, 1988, 1992; Coley y Barone, 1996), pero sin evitar por completo la presión de insectos fitófagos. Esto se traduce en la variación reportada en los niveles de daño entre las especies, así como en la variación del área foliar consumida por herbívoros entre años por Filip y colaboradores (1995).

La actividad y función de algunos metabolitos secundarios ha sido muy cuestionada (Dirzo, 1985). En particular se ha discutido la actividad anti-herbívoro de compuestos fenólicos como, fenoles y taninos (Jermy, 1984; Ayres *et al.*, 1997; Close y McArthur, 2002; Heil *et al.*, 2002), y su posible intervención en el metabolismo primario, principalmente como antioxidantes (Mole *et al.*, 1988) y protectores de la radiación ultravioleta (Waterman *et al.*, 1984). Por otro lado, se ha demostrado que los metabolitos secundarios presentan una gran diversidad estructural, así como una variación en su actividad anti-herbívoro dentro de cada especie (Ayres *et al.*, 1997; Brenes-Arguedas y Coley, 2005). Por ejemplo, la concentración de alcaloides en hojas de *Tabernaemontana pachysiphon* aumenta con la sequía, así como al incrementarse la disponibilidad de nutrientes (fertilización), sin embargo las concentraciones de

alcaloides se reducen con una mayor intensidad lumínica (Höft *et al.*, 1996). Existe evidencia de que las concentraciones de metabolitos secundarios y elementos pueden llegar a variar por tan solo el efecto del ciclo lunar, como es el caso de la palma *Prestoea montana*, la cual presenta una mayor concentración de metabolitos con base en C en sus hojas al presentarse la luna llena, proveyéndoles a las hojas una mayor protección contra herbívoros cuyo ciclo de vida responde al ciclo lunar, así como una mayor longevidad al ser cortadas promovida por el incremento de C y otros elementos químicos que reducen la tasa de descomposición del tejido foliar (Vogt *et al.*, 2002). Alternativamente, Close y McArthur (2002) proponen que los niveles bajos de fenoles en las plantas bajo algunas condiciones ambientales, se deben simplemente a que el riesgo de fotodaño es bajo y por lo tanto no son requeridos, y no a causa de la baja disponibilidad de recursos para producirlos (Coley *et al.*, 1985). En el supuesto que los metabolitos secundarios fenólicos en *J. nervosa* pudieran tener una relación con otras funciones, especialmente como compuestos concernientes con la protección ultravioleta y antioxidante, debido a la condición heliófila de la especie (Janzen, 1970b), se esperarían altas concentraciones de algunos de estos compuestos fenólicos en sus hojas. Contrariamente a los trabajos descritos anteriormente, este estudio no encontró una mayor concentración de compuestos fenólicos en el tejido foliar de *J. nervosa*, por lo menos de fenoles totales, que pudiera sugerir alguna relación a la protección al fotodaño. A pesar de ser una especie que está sujeta a una mayor intensidad lumínica al no existir un dosel durante la época seca (Bullock y Solís-Magallanes, 1990), y a un mayor estrés hídrico al estar presente durante la época seca (Roupsard *et al.*, 1999). Esto sugiere que la ausencia de estos compuestos fenólicos se debe principalmente al compromiso existente entre el costo y beneficio de las defensas contra herbívoros fitófagos, donde las defensas resultan costosas e innecesarias ante el escape de la

herbivoría como consecuencia de la fenología invertida. Por ejemplo, Sagers y Coley (1995) encontraron que para el arbusto neotropical *Psychotria horizontalis*, la inversión en metabolitos secundarios se traduce en un beneficio al reducir la herbivoría, sin embargo observaron un compromiso entre la concentración de taninos totales y el crecimiento. Esta evidencia podría sugerir que una mayor inversión en metabolitos secundarios defensivos en *J. nervosa* resultaría innecesaria al estar presente durante la época de menor abundancia de herbívoros y costosa cuando existen compromisos en la adecuación de la planta, principalmente por la inversión de recursos durante la época seca en el crecimiento y reproducción (Janzen, 1970b, 1983).

El bioensayo realizado con *Spodoptera frugiperda* podría parecer contradictorio con la hipótesis del costo/beneficio de las defensas, ya que *J. nervosa* fue la especie que resultó menos preferida. Esto podría sugerir que esta especie invierte en otros compuestos defensivos que pudieran estar actuando como disuasivos para este herbívoro generalista. Especialmente porque en la literatura este herbívoro ha sido un eficaz indicador indirecto de la inversión en metabolitos secundarios principalmente en fenoles y taninos totales (Del Val y Dirzo, 2003, Boege y Dirzo, 2004). Aún así, existen otras explicaciones alternativas que complican la interpretación adaptativa de estos resultados (Dirzo, 1985). Por una parte, la aceptabilidad relativa del tejido de una especie dada puede estar determinada por otros atributos intrínsecos a la planta, los cuales pueden tener o no relación adaptativa a la interacción con herbívoros, como lo puede ser la calidad nutricional, dureza y otros compuestos alternativos a los compuestos fenólicos, los cuales pudieran presentar un efecto repelente en contra de los herbívoros. Respecto a la calidad de las hojas en *J. nervosa*, no existen estudios que hayan medido estas variables nutricionales de las hojas; no obstante, aparentemente presenta un alto contenido de fibras, así como una dureza considerable (O. Sánchez *obs.*

*pers.*), sugiriendo bajas concentraciones de nitrógeno y agua en sus tejidos. Diversos trabajos han señalado que los contenidos de estos compuestos en los tejidos foliares se encuentran directamente relacionados con los niveles de herbivoría (Coley, 1983; Coley y Aide, 1991; Coley y Barone, 1996), así como la dureza se relaciona inversamente con la herbivoría (Lucas *et al.*, 2000; Dominy *et al.*, 2003). Por su parte, Underwood (2004) a través de una simulación matemática muestra que la variación en el contenido de compuestos nutricionales y su distribución en distintas especies influencia la dinámica de la herbivoría en las poblaciones. Por lo tanto, sería esperable que estas características no adaptativas disminuyan la preferencia de cualquier herbívoro. Como prueba de compuestos alternativos que afecten la preferencia de los herbívoros, Biere y colaboradores (2004) observaron que los glucósidos iridoides (un grupo de monoterpenos) presentes en *Plantago lanceolata*, muestran un efecto disuasivo en la alimentación del herbívoro generalista *Spodoptera exigua*, y además están implicados en la resistencia a patógenos después de que el tejido ha sido dañado. Existen trabajos donde la preferencia relativa de un grupo de especies ha sido evaluada idóneamente usando una sola prueba a pesar de las diferencias inter-específicas encontradas en los patrones estacionales de las especies, y de la variación en la aceptabilidad de los herbívoros generalistas a distintas especies (Elger y Barrat-Segretain, 2004; Taylor *et al.*, 2003). Asimismo, se ha observado que ciertos compuestos no fenólicos como los glucosinolatos presentes en *Alliaria petiolata*, pueden actuar como disuasivos y tóxicos para el género *Spodoptera* (Li *et al.*, 2000; Wallace y Eigenbrode, 2002; Bossdorf *et al.*, 2004). Igualmente, otros compuestos como inhibidores de proteinasas pueden tener un papel en la preferencia de *Spodoptera* (De Leo y Gallerani, 2002).

Adicionalmente a la variación del efecto de los metabolitos secundarios en la preferencia de los herbívoros, la falta de un conocimiento general de los compuestos

metabólicos existentes en la gran mayoría de las especies dificulta la interpretación de su papel adaptativo en contra de los herbívoros (Dirzo, 1985). Particularmente, *Jacquinia nervosa* podría presentar metabolitos secundarios defensivos cuya acción defensiva sea desconocida en la interacción planta-herbívoro (Janzen, 1970b, 1983; Knudsen y Sthål, 1994). Por ejemplo, el descubrimiento de nuevos metabolitos secundarios ha puesto de manifiesto la gran diversidad de compuestos químicos que pueden actuar como repelentes o disuasivos para los herbívoros. Un ejemplo es la gran diversidad de estructuras y actividad antiherbívora que Ayres y colaboradores (1997) encontraron en los taninos condensados presentes en tan solo 16 especies de árboles de seis familias distintas, donde concluyen que el amplio espectro observado de la actividad anti-herbívoro de estos compuestos no se debe en su totalidad al producto de la presión selectiva de los insectos folívoros en estas especies. En el caso de la familia Theophrastaceae, se han identificado algunos compuestos en algunas de las especies que conforman sus distintos géneros, que podrían tener un origen adaptativo en la biología de su polinización (Pichersky y Gershenzon, 2002; Pichersky, 2004). Por ejemplo, en las flores del género *Jacquinia* se han hallado bencenoides y fenilpropanoides, así como trimetilciclohexanos derivados de carotenoides, los cuales junto con la morfología floral sugieren que el género tiene características melitófilas, por lo tanto se cree que son polinizados por abejas. Mientras que el resto de los géneros que conforman la familia, aparentemente son polinizados por dípteros, lo cuales responden a características sapromiófilas de las flores originadas por la presencia de alcoholes, ésteres y piracinas, derivados de ácidos grasos, los cuales producen fragancias con olor pútrido (Knudsen y Sthål, 1994). Esto contraria lo sugerido por Janzen (1970b, 1983), quien señala que posiblemente *J. nervosa* es polinizada por colibríes. Como una evidencia más concluyente sobre la posible acción de otros compuestos que pudieran afectar la

preferencia de *S. frugiperda* en los bioensayos realizados, Okunade y Wiemer (1985) encontraron la presencia de triterpenos en las hojas de *J. pungens*, los cuales actúan como repelentes eficaces en contra de hormigas cortadoras. Por su parte, Janzen (1973b, 1983) presume la existencia de saponinas en esta especie debido al uso que ciertos grupos indígenas del estado de Veracruz le proporcionan, al usar los extractos de las hojas como veneno en la pesca.

De esta manera, sería congruente inferir a través de los resultados de los bioensayos y de las concentraciones observadas de metabolitos secundarios en *J. nervosa*, y a la literatura revisada, dos aspectos importantes de la consecuencia de la fenología invertida en la inversión en metabolitos secundarios defensivos: *i*) que el producir follaje durante la época de menor abundancia de insectos se traduce en una inversión menor de defensas contra los herbívoros (fenoles y taninos), ya que su producción resultaría costosa e innecesaria, y *ii*) la posible existencia de otros metabolitos secundarios defensivos en *J. nervosa*, cuya producción sea menos costosa comparada con los fenoles totales, los cuales influyan la preferencia de un herbívoro generalista, y por lo tanto proporcionen una potencial defensa no adaptativa en contra de algunos herbívoros que pudieran estar presentes durante la época seca.

*Impacto de la herbivoría en el desempeño de la planta.-* Aunque la defoliación artificial en *J. nervosa* no mostró efecto significativo en el desempeño de la planta, se observó una tendencia de disminución en el crecimiento de las plantas que recibieron un mayor daño. Sin embargo, se sabe que los patrones de defoliación tienen distintos efectos en el desempeño de las plantas (Dirzo, 1984). Por ejemplo, Morrison y Reekie (1995) observaron en la capacidad fotosintética de *Oenothera biennis* una variación asociada a los patrones de defoliación recibidos. Asimismo, se ha visto que el daño foliar también

disminuye la adecuación en la función reproductiva de plantas hembras y machos (Mutikainen y Delph, 1996; Strauss et al., 1996; Mothersead y Marquis, 2000). Por ejemplo, se ha observado que el daño foliar en *Cucurbita texana* se traduce en una reducción en la producción de polen, así como en el desempeño del mismo (Quesada *et al.*, 1995). Otros estudios han demostrado que los efectos de la herbivoría repercuten en la supervivencia y el crecimiento de la plantas. Gerhardt (1998) encontró un efecto negativo de la defoliación por herbívoros en cuatro especies de plántulas, donde más del 50% de defoliación significó un menor crecimiento, así como un incremento en la mortandad de las especies. Se ha observado que la herbivoría por insectos repercute en la variabilidad del tamaño de las plantas dentro de una población. Gange y Brown (1989) observaron que la reducción en el número de insectos asociados a comunidades naturales de plantas usando un insecticida, repercute en la variabilidad en el tamaño de las plantas. En donde, al disminuir la abundancia de herbívoros aumenta el tamaño, así como la supervivencia de las plantas.

Aún así, no existe evidencia en la literatura del efecto que tendría en el desempeño la defoliación en plantas donde el patrón fenológico sea invertido. Debido a la inversión en recursos reproductivos, así como en recursos para el crecimiento (Janzen, 1970b), y de acuerdo a la hipótesis del costo/beneficio de las defensas (Coley, 1986; Sagers y Coley, 1995), un pulso de daño tendría un efecto negativo en su desempeño afectando la distribución de recursos en la planta (Coley *et al.*, 1985). Esto evidenciaría, un posible valor de la fenología invertida en esta especie, al lograr evadir los efectos potenciales de los herbívoros (Janzen, 1981; Coley y Barone, 1996).

Los cambios estacionales del agua y las distintas capacidades de almacenamiento de las especies de árboles son presumiblemente el principal determinante de la fenología y de la distribución de las especies en los BTC (Borchet,

1994). A pesar de las condiciones adversas durante la época seca, la gran mayoría de las especies de los BTC presentan actividad, principalmente de almacenamiento de recursos que son requeridos durante la expansión foliar que ocurre a principios de la época de lluvias (Lal *et al.*, 2001). Aún así, muchas especies presentan efectos negativos como ajustes osmóticos celulares ocasionados para mantener el turgor y evitar la desecación y la síntesis de macromoléculas (p. ej. proteínas) que ayudan a evitar el daño y la desnaturalización durante la deshidratación celular (Kozłowski y Pallardy, 2002), así como procesos de cavitación y embolismos en el xilema a causa del estrés hídrico (Hacke y Sperry, 2001). Sin embargo, también existen efectos positivos del estrés ambiental en las plantas, un ejemplo es el mayor crecimiento y la mayor longevidad que algunas plantas adquieren al ser expuestas durante su desarrollo a condiciones ambientales extremas (Kozłowski y Pallardy, 2002).

No obstante, se conoce muy poco acerca de la biología funcional de las especies de fenología invertida durante la época seca, en particular sobre las consecuencias del estrés de la sequía en las relaciones de agua, el potencial de evapotranspiración, el crecimiento y la fenología. La única referencia en la literatura es el trabajo realizado por Roupsard y colaboradores (1999) en *Faidherbia albida*, en el que encontraron un estrés moderado al final de la época seca en el potencial hídrico en las hojas, a pesar del estrés severo que se presenta en las capas superficiales del suelo. Asimismo, encontraron que el crecimiento del tronco disminuye al final de la época seca, sugiriendo que este efecto se debe al estrés moderado originado por la sequía. Igualmente, encontraron que *F. albida* presenta altas tasas de transpiración bajo ciertas condiciones microambientales favorables; al contrario, la proporción en el flujo de savia y la conductancia hidráulica en la relación suelo-hoja disminuyen drásticamente al final de la época seca. Además, observaron que *F. albida* se comporta como una especie freatofita facultativa, lo cual le

confiere la habilidad de usar reservas de agua que se encuentran en el manto freático, facilitado principalmente por un sistema radicular muy profundo, el cual puede llegar por debajo de los 30 metros (Dupuy y Dreyfus, 1992). Finalmente, observaron que *F. albida* presenta una baja competencia por agua con otras especies, proporcionada en esencia por la fenología invertida, por su capacidad de absorber agua a grandes profundidades y por sus bajas densidades. Estos resultados, conjuntamente con las observaciones de Janzen y Wilson (1974) sobre el almacenamiento y uso de recursos de *J. nervosa*, evidencian los posibles costos en la asignación de recursos durante la temporada seca que implica el presentar una fenología invertida.

Se ha comprobado que el impacto de los herbívoros varía con el desarrollo de las plantas (Del Val y Dirzo, 2003), lo que promueve cambios en los mecanismos de resistencia a lo largo de la ontogenia de las plantas, ya que existen estados ontogenéticos más susceptibles que otros (Boege y Marquis, 2005). Al estudiar la influencia de la ontogenia de las plantas en la herbivoría, Boege (2004) encontró que en el árbol tropical *Casearia nitida*, la densidad de herbívoros y el daño foliar diferían entre dos estados ontogenéticos (brinzales y árboles reproductivos), donde los brinzales presentaron un mayor daño que los árboles reproductivos. Asimismo, halló que las plantas reproductivas reciben una mayor tasa de visitas de depredadores de herbívoros. Esto sugiere que la influencia de la ontogenia en los niveles de daño se debe principalmente a las diferencias encontradas en la calidad de las hojas y las concentraciones de defensas químicas, así como a la arquitectura contrastante entre brinzales y árboles reproductivos.

A partir de los resultados de este estudio y de las evidencias de los mecanismos fisiológicos expresados durante la época seca en *F. albida*, sugiero que la fenología invertida podría conferir una ventaja en el desempeño de las plantas proporcionalmente

mayor en plantas pequeñas que en plantas grandes, al evitar fenológicamente las posibles repercusiones de la herbivoría. Esto bajo la premisa de que el estrés hídrico que representa para especies de fenología invertida estar presente durante la época seca (Roupsard *et al.*, 1999) y las diferencias en los mecanismos de resistencia asociadas a la ortogenia (Boege, 2005a, 2005b; Boege y Marquis, 2005), promueven una mayor susceptibilidad a la defoliación en estadios jóvenes.

Aunque dentro de los objetivos de este trabajo no se evaluó la tolerancia como mecanismo de reducción de los impactos de la herbivoría, los resultados presentados podrían sugerir que *Jacquinia nervosa* expresa niveles altos de tolerancia como un mecanismo alternativo a la defensa (Strauss y Agrawal, 1999). De esta forma se esperaría que *J. nervosa* demostrara un crecimiento compensatorio y la activación de meristemos inactivos, un incremento en la actividad fotosintética, utilización de reservas almacenadas, y posibles cambios fenológicos (Rosenthal y Kotanen, 1994; Tiffin, 2000), todas ellas variables que este trabajo no midió. Otra alternativa con base en lo encontrado por Roupsard y colaboradores (1999) en *F. albida*, es que posiblemente *J. nervosa* presenta una tolerancia alta a factores ambientales como el estrés hídrico durante la época seca (Stowe *et al.* 2000). Estos supuestos abren la posibilidad de nuevos estudios en la plasticidad fenotípica de los genotipos que expresan la tolerancia de las plantas a distintos factores como la herbivoría y el estrés ambiental (Simms, 2000).

*Papel de la espina foliar en la herbivoría por vertebrados.*- Se presume que las espinas son una característica defensiva que algunas plantas han desarrollado en contra de herbívoros vertebrados (Brown, 1960; Lindroth, 1989). Un ejemplo es la literatura concerniente a la función defensiva de las espinas en plantas del género *Acacia*

(Milewski *et al.*, 1991; Gowda, 1996), donde se ha observado que la presencia de espinas tiene efectos directos en la reducción de la tasa de consumo de tejido que sufren las plantas por herbívoros vertebrados (Cooper y Owen-Smith, 1986; Belovsky *et al.*, 1991; Wilson y Kerley, 2003). Asimismo, Milewski y colaboradores (1991) observaron que la remoción de espinas en dos especies de *Acacias* se tradujo en un aumento en la preferencia por vertebrados ungulados tanto domesticados como silvestres, evidenciando la función defensiva de estas contra poblaciones de herbívoros naturales. Igualmente, hallaron que la densidad de espinas puede responder al daño como una defensa inducida. En el caso de ramas de *Acacia seyal* que se encuentran accesibles para herbívoros silvestres (p. ej. jirafas), encontraron una mayor densidad de espinas, así como una mayor longitud de éstas que en ramas fuera de su zona de alimentación. Aún así, otros trabajos han mostrado que la herbivoría por ungulados puede provocar respuestas de sobrecompensación, aumentando la biomasa y adecuación de plantas al producir un mayor número de semillas y al incrementar la supervivencia promedio de las plantas que sufrieron herbivoría (Paige y Whitham, 1987).

Contrario a las evidencias defensivas de las espinas en plantas del género *Acacia*, en este estudio no se encontraron pruebas de que las espinas proporcionen alguna función defensiva a *J. nervosa* en contra del único herbívoro vertebrado potencial de esta especie. Un primer argumento para responder los resultados encontrados en este estudio se relaciona con *las extinciones masivas de megaherbívoros*. La influencia de los ungulados en la composición y estructura de la vegetación ha sido propuesta como una posible explicación para la aparición de algunos caracteres morfológicos que presentan algunas plantas hoy en día (Janzen y Martín, 1982; Bradshaw *et al.*, 2003). Las extinciones que ocurrieron hace aproximadamente 10,000 años atrás en Norte América durante el Pleistoceno, dieron lugar a la pérdida de

muchas asociaciones entre plantas y megaherbívoros, las cuales favorecieron la adaptación de varios caracteres reproductivos en distintas especies de plantas (Janzen y Martin, 1982), así como a defensas físicas específicas en contra de estos herbívoros de gran tamaño (Janzen, 1986). Según esta hipótesis muchas características reproductivas y defensivas que vemos actualmente en los bosques tropicales tuvieron un origen adaptativo como resultado de la interacción con la megafauna ya extinta. Por lo tanto, existe la posibilidad que el o los herbívoros asociados a *J. nervosa* actualmente se encuentren extintos, dando como resultado que ningún otro herbívoro contemporáneo en el bosque tropical caducifolio se encuentre adaptado fisiológicamente para alimentarse de esta especie. A pesar que la hipótesis de la megafauna ha sido ampliamente criticada (Howe, 1985); y a la existencia de evidencia sobre el fortuito papel defensivo de las espinas (Janzen, 1986; Potter y Kimmerer, 1988), este supuesto provee una clara y útil interpretación para varias anomalías botánicas reproductivas como frutos indehiscentes de gran tamaño, así como a espinas presentes en el dosel de algunas especies. De esta manera, la baja densidad de mamíferos herbívoros en relación a la disponibilidad del follaje que presenta el BTC de Chamela, podría explicar la ausencia de daño por vertebrados en este estudio. Un segundo argumento es la existencia de *otros atributos que determinan la preferencia de los herbívoros vertebrados*.- Se ha visto que el valor nutricional de las plantas afecta la preferencia y selección de especies en la dieta de los ungulados (Owen-Smith y Novellie, 1982), en especial se sabe que el contenido de proteínas y minerales influye la selección de especies en ungulados silvestres. Una de las principales estructuras disuasivas en contra de ungulados es la acumulación de sílice en el tejido que por ejemplo presentan algunas gramíneas, provocando el desgaste de dientes, reduciendo la digestibilidad del tejido, así como contribuyendo a la formación de cáncer de esófago y de cálculos de sílice en el

tracto urinario (Lindroth, 1989). Igualmente, las concentraciones de algunos metabolitos secundarios afectan la preferencia de herbívoros vertebrados, disminuyendo sus provisiones energéticas, al incrementar la demanda metabólica y al aumentar el gasto energético durante la excreción de dichos compuestos (Sorensen, *et al.*, 2005).

En el caso específico de los venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) que se encuentran en el BTC de Chamela, al igual que otros ungulados silvestres, incluyen una gran diversidad de especies de plantas en su dieta (Arceo *et al.*, 2005). Sin embargo, a pesar de la gran disponibilidad de especies hace una selección principalmente de acuerdo al contenido de proteínas y agua en los tejidos de las plantas (Silva-Villalobos *et al.*, 1999). Adicionalmente, Silva-Villalobos y colaboradores (1999), encontraron que los venados presentes en el BTC de Chamela presentan una mayor preferencia por especies con bajo contenido de fibras, lo cual está correlacionado con una mayor concentración de proteínas y polifenoles. Además, existen pruebas histológicas discutibles que señalan una contribución del 1.6% de *J. nervosa* dentro de la dieta del venado cola blanca durante la época seca en el BTC de Chamela (Mandujano *et al.*, 2002). Sin embargo, se ha visto que la gran mayoría de ungulados incluyen distintas variedades de especies a pesar de su bajo contenido energético, especialmente durante el final de la estación seca (Owen-Smith y Novellie, 1982). Contradictoriamente, Janzen (1970b) en un experimento piloto observó que venados y pecaríes a los cuales se les ofrecieron ramas con y sin espinas mostraron un rechazo total de esta especie, a pesar de haber estado privados de alimento durante dos días. Esto sugiere que la posible presencia de saponinas en el tejido foliar, representa un disuasivo eficaz para estos herbívoros. Estas evidencias ponen en duda la posible función defensiva de la espina foliar en esta especie y de acuerdo a la probable baja calidad nutricional y al contenido de algunos metabolitos secundarios, resulta poco probable que la remoción de la espina

foliar presente algún efecto en la preferencia del único herbívoro potencial de *J. nervosa* durante la época seca.

*Fenología invertida: ¿Adaptación o exaptación?*- La teoría Darwiniana propone que la selección natural es el único proceso por el cual un carácter será moldeado específicamente para incrementar el desempeño funcional y supervivencia de un organismo. La definición evolutiva de adaptación especifica que el carácter de un organismo constituye una adaptación solo si el carácter lleva a cabo una función que sea de utilidad para el organismo que lo posea, y si el carácter fue moldeado por la selección natural para ese propósito (Larson y Losos, 1996). De esta manera, todos aquellos caracteres que presenten una función benéfica distinta para la cual fueron moldeados originalmente por la selección natural, adquirirán el término de exaptaciones. De acuerdo a la terminología propuesta por Gould y Vrba (1982), el término exaptación se refiere a un carácter adaptativo o una no-aptación que fue moldeado por la selección natural para un propósito específico pero que actualmente tiene otro beneficio. Un claro ejemplo de una exaptación en la naturaleza son las plumas presentes en las aves, las cuales fueron moldeadas originalmente por la selección natural como caracteres aislantes y subsecuentemente a través de la historia evolutiva de las aves adquirieron una nueva función para las cuales no fueron diseñadas, el vuelo.

En el caso de la fenología invertida en *J. nervosa* se podría presumir que la selección natural moldeó este patrón debido a la ventaja adaptativa que confiere estar presente durante la época seca, evitando de esta manera la mayor presión de herbívoros fitófagos. Sin embargo, a pesar de la evidente ventaja de la fenología invertida en la interacción planta-herbívoro, el origen de la fenología invertida podría tener un posible origen abiótico, debido a las características heliófilas (Janzen, 1970b) y xeromórficas

(Janzen, 1986) que presenta esta especie (hojas glabras y espina foliar), en el que la intensidad lumínica y el estrés hídrico parecen ser los principales factores determinantes de este patrón fenológico (Roupsard *et al.*, 1999). No obstante, interacciones como la polinización (Aizen, 2003) o la competencia (Janzen, 1979) podrían haber tenido un papel importante en la fijación de este patrón fenológico en esta especie. Por lo tanto, de acuerdo a la teoría evolutiva actual, sugiero que la fenología invertida es el resultado adaptativo para sobre llevar condiciones ambientales extremas, que a través del tiempo evolutivo confirió secundariamente una función defensiva en contra de herbívoros fitófagos, el escape estacional, atribuyéndole una ventaja a nivel próximo en las interacciones planta-herbívoro (Dirzo, 1984).

Por lo tanto, el estatus adaptativo de los caracteres no necesariamente resulta estable durante la historia evolutiva, existiendo la posibilidad que los caracteres sean catalogados diferentemente en distintas etapas de su historia evolutiva. Por lo tanto, los caracteres que califican como adaptaciones deberán surgir como tales; mientras que caracteres cuyo origen evolutivo sea no-adaptativo no se podrán convertir por un subsiguiente cambio evolutivo en adaptaciones. De esta manera, no existirán caracteres que se hayan originado como exaptaciones, pero una adaptación sí podría convertirse en una exaptación solo a través de cambios evolutivos en el régimen de selección y utilidad de dicho caracter (Larson y Losos, 1996).

## CONCLUSIÓN

La producción sincrónica y/o desfasada de hojas y frutos que presentan algunas especies ha mostrado conferir un escape temporal en contra de herbívoros fitófagos (Aide, 1988, 1992; Coley y Barone, 1996). No obstante, anteriormente a este trabajo, no existían pruebas en la literatura sobre la existencia de un patrón fenológico que promueva el escape temporal de los herbívoros de manera natural. Los resultados obtenidos señalan que la fenología invertida como estrategia defensiva confiere a *J. nervosa*, por lo menos a nivel próximo, un escape real en contra de herbívoros fitófagos, al recibir menores niveles de daño que las especies de fenología normal. De acuerdo al posible compromiso entre la producción y beneficio de recursos defensivos, y el escape, este patrón invertido se traduce en una menor inversión en metabolitos secundarios defensivos en el que resulta costoso e innecesario invertir en defensas químicas, al existir compromisos en el crecimiento y al estar presente durante la época de menor abundancia de insectos fitófagos. Aún así, no se excluye la posibilidad de la existencia de otros compuestos secundarios que pudieran tener un origen no adaptativo y le confieran a *J. nervosa* cierta protección en contra de algunos herbívoros. El experimento de defoliación artificial hace evidente el posible valor de la fenología invertida al evitar las repercusiones del daño foliar en el desempeño de esta especie. Adicionalmente, la espina foliar no presenta ningún papel defensivo aparente en contra del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus sinaloae*), único herbívoro potencial durante la época seca. En el que, características intrínsecas de la planta, como la calidad nutricional o la posible existencia de otros metabolitos secundarios no medidos en este estudio, podrían estar actuando como principales disuasivos en la preferencia de esta especie en la dieta de este ungulado.

Los resultados sugieren que la fenología invertida en *J. nervosa* tuvo un origen distinto a la función defensiva que confiere actualmente en la interacción planta-herbívoro (c.f. Gould y Vrba, 1982). Esta característica tan peculiar de *J. nervosa* podría haber sido moldeada por la selección natural para otros propósitos como la adaptación a ambientes estresantes, la competencia interespecífica u otras interacciones (p. ej. polinización), pero a través de su historia evolutiva este patrón confirió una utilidad adicional, por lo menos a nivel próximo en las interacciones planta-herbívoro: el escape natural a la comunidad de herbívoros fitófagos presentes en la época de lluvias.

Finalmente, los resultados en este trabajo podrían sugerir que *J. nervosa* cuenta con una estrategia de resistencia mixta donde actúan simultáneamente el escape, la defensa y posiblemente la tolerancia. Este supuesto permite la posibilidad de nuevos enfoques en el estudio de la evolución de caracteres defensivos influenciados por la interacción con herbívoros. Así como, la influencia de la evolución de las defensas en la dinámica y distribución de plantas y herbívoros.

## LITERATURA CITADA

- Abrahamson, W. G. 1989. Plant-animal interactions: an overview. *en*: Abrahamson, W. G. (Editor). 1989. Plant-animal interactions. Mc. Graw-Hill. P. 1-22.
- Adler, G. H., y K. A. Kielipinski. 2000. Reproductive phenology of a tropical tree, *Spondias mombin*. *Biotropica*. 32(4a): 686-692.
- Aide, T. M. 1988. Herbivory as a selecting agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature*. 336: 574-575
- \_\_\_\_\_. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica*. 24: 532-537.
- \_\_\_\_\_. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology*. 74(2): 455-466.
- Aizen, M. A. 2003. Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in a temperate mistletoe. *Ecology*. 84(10): 2613-2627.
- Allen, E. B., E. Rincón., M. F. Allen., A. Pérez-Jiménez., y P. Huante. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*. 30(2): 261-274.
- Angulo-Sandoval, P. y T. M. Aide. 2000. Leaf phenology and leaf damage of saplings in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica*. 32(3): 415-422.
- \_\_\_\_\_. H. Fernández-Marín., J. K. Zimmerman y T. M. Aide. 2004. Changes in patterns of understory leaf phenology and herbivory following hurricane damage. *Biotropica*. 36(1): 60-67.
- Arceo, G., S. Mandujano, y S. Gallina. 2005. Diet diversity of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in a tropical dry forest. *Mammalia*. 69 (2): 1-9.
- Ayres, M. P., T. P. Clausen., S. F. MacLean, Jr., A. M. Redman., y P. B. Reichardt. 1997. Diversity of structure and antiherbivore activity in condensed tannins. *Ecology*. 78(6): 1696-1712.
- Barone, J. A., y P. D. Coley. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. *en*: Guariguata, M., y G. H. Kattan (Editores). 2002. *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional. Costa Rica. p. 465-492.
- Balvanera, P., E. Lott., G. Segura., C. Siebe., y A. Islas. 2002. Patterns of  $\beta$ -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of vegetation Science*. 13:145-158.
- Bawa, KS; W. J. Kress., y N. M. Nadkarni. 2004. Beyond Paradise-Meeting the Challenges in Tropical Biology in the 21st Century. *Biotropica*. 36(3):276-284.

- Belovsky, G. E., O. J. Schmitz., J. B. Slade., y T. J. Dawson. 1991. Effects of spines and thorns on Australian arid zone herbivores of different body masses. *Oecologia*. 88:521-528.
- Berenbaum, M. R., A. R. Zangerl., y L. K. Nitro. 1986. Constraints of chemical coevolution: Wild parsnips and the parsnip webworm. *Evolution*. 40(6): 1215-1228.
- Berlin, K. E., T. K. Pratt., J. C. Simon y J. R. Kowalsky. 2000. Plant phenology in a cloud forest on the island of Maui, Hawaii. *Biotropica*. 32(1): 90-99.
- Biere, A., H. B. Marak., y J. M. M van Damme. 2004. Plant chemical defense against herbivores and pathogens: generalized defense or trade-off? *Oecologia*. 140: 430-441.
- Bilbrough C. J., y J. H. Richards. 1993. Growth of sagebrush and bitterbrush following simulated winter browsing: mechanisms of tolerance. *Ecology*. 74(2): 481-492.
- Boege, K., y R. Dirzo. 2004. Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (Caesalpiniaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology*. 175 (1): 59-69.
- \_\_\_\_\_. 2004. Induced responses in three tropical dry forest plant species; direct and indirect effects on herbivory. *Oikos*. 107:541-548.
- \_\_\_\_\_. 2005. Herbivore attack in *Casearia nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. *Oecologia*. 143:117-125.
- \_\_\_\_\_. 2005b. Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany*. 92(10): 1632-1640.
- \_\_\_\_\_. y R. Marquis. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in ecology and evolution*. 20(8):441-448.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*. 75(5):1437-1449.
- \_\_\_\_\_, G. Rivera., y W. Hagnauer. 2002. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica*. 34(1): 27-39.
- Borges-Argáez, R., L. M. Peña-Rodríguez., y P. G. Waterman. 2002. Flavonoids from two *Lonchocarpus* species of the Yucatan Peninsula. *Phytochemistry*. 60: 533-540.
- Bossdorf, O., S. Schröder., D. Prati., y H. Auge. 2004. Palatability and tolerance to simulated herbivory in native and introduced populations of *Alliaria petiolata* (Brassicaceae) *American Journal of Botany*. 91(6): 856-862.
- Bradshaw, R. H. W., G. E. Hannon., y A. M. Lister. 2003. A long-term perspective on ungulate-vegetation interactions. *Forest Ecology and Management*. 181: 267-280.

- Brenes-Arguedas, T., y P. D. Coley. 2005. Phenotypic variation and spatial structure of secondary chemistry in a natural population of a tropical tree species. *Oikos*. 108: 410-420.
- Brown, W. L. Jr. 1960. Ants, acacias and browsing mammals. *Science*. 41(3): 587-592.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*. 22 (1): 22-35.
- Burslem, DFRP; Garwood, NC; Thomas, SC. 2001. Perspectives on Ecology: Tropical forest diversity -- The plot thickens. *Science*. 291.5504 (26): 606-607.
- Castillo-Campos, G., y M. E. Medina. 1998. A new species of *Jacquinia* (Theophrastaceae) from Veracruz, Mexico. *Novon*. 8: 129-132.
- Campo, J. y R. Dirzo. 2003. Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient addition in secondary tropical dry forests of Yucatan, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 19: 525-530.
- Close, D. C., y C. McArthur. 2002. Rethinking the role of many plant phenolics – protection from photodamage not herbivores? *Oikos*. 99: 166-172.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*. 53(2):209-233.
- \_\_\_\_\_. 1986. Costs and benefits of defense by tannins in a neotropical tree. *Oecologia*. 70: 238-241.
- \_\_\_\_\_. J. P. Bryant, y F. S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*. 230(4728): 895-899.
- \_\_\_\_\_. y M. Aide. 1991. Comparison of herbivory and plant defense in temperate and tropical broad-leaved forests. *en*: Price, P. W., T. M. Lewingsohn., G. W. Fernandez, y W. W. Benson (Editores). 1990. Plant-animal interactions. Evolutionary ecology in tropical and temperate regions. Wiley, New York. USA. p. 25-49.
- \_\_\_\_\_. y J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology Systematics*. 27: 305-335.
- \_\_\_\_\_. y T. A. Kursar. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constrains and ecological tradeoffs. *en*: Price. P. W., T. M. Lewinsohn., G. W. Fernandes., y W. W. Benson. (Editores). 1996. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, N.Y. p. 305-336.
- Cooper, S. M. y N. Owen-Smith. 1986. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologia*. 68:446-455.
- Constabel, C. P. 1999. A survey of herbivory-inducible defensive proteins and phytochemicals. *en*: Agrawal, A., S. Tuzu, y E. Bent. (Editores). 2000. Induced plant

defenses against pathogens and herbivores. Biochemistry, ecology and agriculture. The American Phytopathological Society, USA.

Cotler, H., E. Duran. y C. Siebe. 2002. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. *en*: Noguera, F. A., J. H. Vega, A. N. García., y M. Quesada (Editores). 2002. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. p. 17-79.

del -Val, E., y R. Dirzo. 2003. Does ontogeny cause changes in the defensive strategies of the myrmecophyte *Cecropia peltata*? *Plant Ecology*. 169: 35-41.

\_\_\_\_\_, y \_\_\_\_\_. 2004. Mimercofilia: las plantas con ejército propio. *Interciencia*. 29:673-679.

\_\_\_\_\_, y M. J. Crawley. 2004. Importance of tolerance to herbivory for plant survival in a British grassland. *Journal of Vegetation Science*. 15:357-364.

Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. *en*: Dirzo, R. y J. Sarukhán (Editores). 1984. Perspective on plant population ecology. Sinauer, USA. p. 141-165.

\_\_\_\_\_. 1985. Metabolitos secundarios en las plantas ¿Atributos panglossianos o de valor adaptativo? *Ciencia*. 36: 137-145.

\_\_\_\_\_. 2001. Tropical forests. *en*: F. S. Chapin, O. E. Sala, and E. Hubert-Shannwald, (Editores). 2001. Global biodiversity in a changing environment. Springer, New York. p. 251-276.

\_\_\_\_\_. 2001. Ecosystems of Central America. *Encyclopedia of Biodiversity*. 1:665-676.

\_\_\_\_\_, y J. L. Harper. 1982. Experimental studies on slug-plant interactions. III Differences in the acceptability of individual plants of *Trifolium repens* to slugs and snails. *Journal of Ecology*. 70: 101-117.

\_\_\_\_\_, y A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function and diversity – A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology*. 4(4): 444-447.

\_\_\_\_\_, y \_\_\_\_\_. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation. *en*: Price, P. W., Lewinsohn, T. M., Fernandes, G. W., y W. W. Benson. (Editores). 1991. Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. John Wiley & Sons, Inc. p.273-317.

\_\_\_\_\_, y C. A. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. *en*: Bullock, S. H., H. Mooney y E. Medina. 1995. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, UK. p. 304-325.

\_\_\_\_\_, y P. H. Raven. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resource*. 28:137-167.

\_\_\_\_\_, y K. Boege. (en prensa). Patterns of herbivory and defense in tropical dry and rain forest. *en*: Walter, C., y S. Schnitzer. (Editores). Tropical Forest Community Ecology. En revision, Blackwell Science.

Dominy, N., P. W. Lucas., y S. J. Wright. 2003. Mechanics and chemistry of rain forest leaves: canopy and understorey compared. *Journal of Experimental Botany*. 54(390): 2007-2014.

Dupuy, N. C., y D. L. Dreyfus. 1992. *Bradyrhizobium* populations occur in deep soil under the leguminous tree *Acacia albida*. *Applied and Environmental Microbiology*. 58: 2415-2419.

Dyer, L., G. Gentry., y M. A. Tobler. 2004. Fitness consequences of herbivory: impacts on asexual reproduction of tropical rain forest understory plants. *Biotropica*. 36(1):68-73.

Elger, A., y M. H. Barrat-Segretain. 2004. Plant palatability can be inferred from a single-date feeding trial. *Functional Ecology*. 18: 483-488.

Elrich, P., y P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*. 18:586-608.

Fang, N. B., y J. E. Casida. 1999. Cube resin insecticide: Identification and biological activity of 29 rotenoid constituents. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 47: 2130-2136.

Feeley, K., y J. W. Terborgh. 2005. The effect of herbivore density on soil nutrients and tree growth in tropical forest fragments. *Ecology*. 86(1): 116-124.

Fernández-Concha, G. C., S. Hernández-Aguilar., y J. L. Tapia. 2003. A new *Jacquinia* (Theophrastaceae) from the Yucatán Peninsula with a synopsis of pale-flowered species in Mesoamerica. *Novon*. 13: 289-295.

Fraenkel, G. 1959. The raison d'Être of secondary plant substances. *Science*.129:1466-1470.

Fritz, R., Moulia, C., y Newcombe, G. 1999. Resistance of hybrid plants and animals to herbivores, pathogens, and parasites. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 30: 565-591.

Filip, V., R. Dirzo., J. M. Maass., y J. Sarukhán. 1995. Within – and among- year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduos forest. *Biotropica*. 27 (1): 78-86.

Futuyma, D. J., y R. Gould. 1979. Associations of plant and insects in a deciduous forest. *Ecological Monographs*. 49(1):33-50.

Gange, A. C., y V. K. Brown. 1989. Insect herbivory affects size variability in plant populations. *Oikos*. 56: 351-356.

García-Guzmán, G. y R. Dirzo. 2001. Patterns of leaf-pathogen infection in the understory of a Mexican rain forest: incidence, spatiotemporal variation, and mechanisms of infection. *American Journal of Botany*. 88(4):634-645.

\_\_\_\_\_, y \_\_\_\_\_. 2004. Incidence of leaf pathogens in the canopy of a Mexican tropical wet forest. *Plant Ecology*. 172:41-50.

García-Oliva, F., A. Camou y J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. *en*: Noguera, F. A., J. H Vega, A. N. García y M. Quesada (Editores). 2002. *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México. p. 3-10.

Gerhardt, K. 1998. Leaf defoliation of tropical dry forest tree seedlings-implications for survival and growth. *Trees*. 13:88-95.

Gorenflo, L. J. y K. Brandon. 2005. Agricultural capacity and conservation in high biodiversity forest ecosystems. *Ambio*. 34(3):199-204.

Gould, S. J., y E. S. Vrba. 1982. Exaptation-a missing term in the science of form. *Paleobiology*. 84(1): 4-15.

Gowda, J. H. 1996. Spines of *Acacia tortilis*: what do they defend and how? *Oikos*. 77:279-284.

Hacke, U. G., y J. S. Sperry. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 4(2): 97-115.

Heil, M., T. Delsinne., A. Hilpert., S. Schürkens., C. Andary., K. E. Linsenmair., M. Sousa., y D. McKey. 2002. Reduced chemical defence in ant-plants? A critical re-evaluation of a widely accepted hypothesis. *Oikos*. 99: 457-468.

Hermes, P. A., y W. J. Mattson. 1992. The dilemma of plants to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*. 67(3): 283-335.

Höft, M., R. Verpoorte., y E. Beck. 1996. Growth and alkaloid contents in leaves of *Tabernaemontana pachysiphon* Staff (Apocynaceae) as influenced by light intensity, water and nutrient supply. *Oecologia*. 107: 160-169.

Howe, H. F. 1985. Gomphothere fruits: A critique. *The American Naturalist*. 125(6): 853-865.

Itioka, T., y M. Yamauti. 2004. Severe drought, leafing phenology, leaf damage and lepidopteran abundance in the canopy of a Bornean aseasonal tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 20: 479-482.

Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*. 21:620-637.

- \_\_\_\_\_. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*. 104(940): 501-528.
- \_\_\_\_\_. 1970b. *Jacquinia pungens*, a heliophile from understory of deciduous forest. *Biotropica*. 2:112-119.
- \_\_\_\_\_. 1980. When is it coevolution? *Evolution*. Lancaster, Pa. 34:611-612.
- \_\_\_\_\_. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica*. 13(4): 271-282.
- \_\_\_\_\_. 1983. *Jacquinia pungens*. en: Janzen, D. (Editor). 1983. *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press, USA. p. 265-267.
- \_\_\_\_\_. 1986. Chihuahuan desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematic*. 17:595-636.
- \_\_\_\_\_. y D. E. Wilson. 1974. The cost of being dormant in the tropics. *Biotropica*. 6:260-262.
- \_\_\_\_\_. y P. S. Martin. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science*. 215(1):19-27.
- \_\_\_\_\_. y P. G. Waterman. 1984. A seasonal census of phenolics, fibre and alkaloids in foliage of forest trees in Costa Rica: some factors influencing their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. *Biological Journal of the Linnean Society of London*. 21: 439-454.
- \_\_\_\_\_. y L. E. Fellows., y P. Q. Waterman. 1990. What protects *Lonchocarpus* (Leguminosae) seeds in a Costa Rican dry forest? *Biotropica*. 22(3):272-285.
- \_\_\_\_\_. y W. Hallwachs. 2005. Dynamic database for an inventory of the macrocaterpillar fauna, and its food plant and parasitoids of the Area of Conservation Guanacaste (ACG), north-western Costa Rica (nn-SRNP-*nnn* voucher codes). <http://janzen.sas.upenn.edu>
- Jermy, T. 1984. Evolution of insect/host plant relationships. *The American Naturalist*. 124: 609-630.
- Justiniano, M. J. y T. S. Fredericksen. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica*. 32(2): 276-281.
- Källersjö, M. y B. Sthål. 2003. Phylogeny of Theophrastaceae (Ericales S. Lat). *International Journal of Plant Science*. 164(4):579-591.
- Kitajima, K., y S. S. Mulkey. 1997. Seasonal leaf phenotypes in the canopy of a tropical dry forest: photosynthetic and associated traits. *Oecologia*. 109:490-498.
- Knudsen, J. T., y B. Sthål. 1994. Floral odours in the Theophrastaceae. *Biochemical Systematics and Ecology*. 22(3): 259-268.

Kozlowski, T. T., y S. G. Pallardy. 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stress. *The Botanical Review*. 68(2): 270-334.

Koptur, S., Rodriguez, C., S. F. Oberbauer., C. Weekley., y A. Herndon. 2004. Herbivore-free time? Damage to new leaves of woody plants after hurricane Andrew. *Biotropica*. 34(4): 547-554.

Kursar, T. A., y P. D. Coley. 1992. Delayed greening in tropical leaves: an antiherbivore defense? *Biotropica*. 24(4b): 256-262.

\_\_\_\_\_, y \_\_\_\_\_. 2003. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforest. *Biochemical Systematics and Ecology*. 31:929-949.

Lal, C. B., C. Annapurna, A. S Raghubanshi, y J. S. Singh. 2001. Foliar demand and resource economy of nutrients in dry tropical forest species. *Journal of Vegetation Science*. 12: 5-14.

Larson, A., y J. B. Losos. 1996. Phylogenetic systematics of adaptation. *en*: Rose, M. R., y G. V. Lauder. (Editores). 1996. *Adaptation*. Academic Press, San Diego. p. 187-220.

Leigh, E. G., P. Davidar., C. W. Dick., J. P. Puyravaud., J. Terborgh., H. ter Steege., y S. J. Wright. 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica*. 36(4): 447-473.

Li, Q., S. D. Eigenbrode., G. R. Stringam., y M. R. Tiugarajati. 2002. Feeding and growth of *Plutellia xylostella* and *Spodoptera eridania* on *Brassica juncea* with varying glucosinolate concentrations and myrosinase activities. *Journal of Chemical Ecology*. 26: 2401-2419.

Lindroth, R. L. 1989. Mammalian herbivore-plant interactions. *en*: Abrahamson, W. G. (Editor). 1989. *Plant-animal interactions*. Mc. Graw-Hill. p. 163-206.

Lobo, J. A., M. Quesada., K. Stoner., E. Fuchs., Y. Herrerías-Diego., J. Rosas., y G. Saborío. 2003. Factors affecting phenological patterns of Bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany*. 90(7): 1054-1063.

Lott, E. J. 1985. Listado florístico de la Estación de Biología Chamela. Instituto de Biología. UNAM., México.

\_\_\_\_\_, S. H. Bullock y J. A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic Diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica*. 19 (3): 228-235.

\_\_\_\_\_, y T. H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. *en*: Noguera, F. A., J. H. Vega, A. N. García y M. Quesada (Editores). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. p. 83-97.

Lucas, P. W., I. M. Turner., N. J. Dominy., y N. Yamashita. 2000. Mechanical defences to herbivory. *Annals of Botany*. 86:913-920.

Lugo-Hubp, J. 1989. Diccionario Geomorfológico. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

\_\_\_\_\_. 1990. El relieve de la Republica Mexicana. *Revista del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 9(1): 82-111.

Magalhães, A. F., A. M.G.A. Tosí., E. G. Magalhães., I. S. Blanco., y M. P. Soriano. 2004. Flavonoids from *Lonchocarpus muehlbergianus*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 76(4): 651-661.

Mandujano, S. y S. Gallina. 2005. Dinámica poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical seco. *en: Sánchez-Cordero V. y Medellín R. A. (Editores). Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa, 500 p. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM, México. 2005.*

\_\_\_\_\_. , \_\_\_\_\_., G. Arceo., y L. A. Pérez-Jiménez. 2004. Variación estacional del uso y preferencia de los tipos vegetacionales por el venado cola blanca en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana*. 20(2): 45-67.

\_\_\_\_\_. , \_\_\_\_\_., \_\_\_\_\_., G. Sánchez-Rojas., y M. G. Silva-Villalobos. 2002. *Odocoileus virginianus sinaloae* (J. A. Allen 1903). Venado cola blanca. *en: Noguera, F. A., J. H. Vega, A. N. García y M. Quesada (Editores). Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. p.415-422.*

Mckey, D. B. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. *en: Rosenthal, G. A., y D. H. Janzen (Editores). 1979. Herbivores: their interactions with secondary plants metabolites. Academic Press. pp.55.133.*

Mesía-Vela, S., R. I. Sánchez., E. Estrada-Muñiz., D. Alavez-Solano., C. Torres-Sosa., M. Jiménez-Estrada., R. Reyes-Chilpa., y F. C. Kauffman. 2001. Natural products isolated from Mexican medicinal plants: Novel inhibitors of sulfotransferases, SULT1 and SULT2A1. *Phytomedicine*. ((6): 481-488.

Milewski, A. V., T. P. Young., y D. Madden. 1991. Thorns as induced defenses: experimental evidence. *Oecologia*. 86:70-75.

Mole, S., J. A. M. Ross., y P. G. Waterman. 1988. Light-induced variation in phenolics levels in foliage of rain-forest plants. I. Chemical changes. *Journal of Chemical Ecology*. 14: 1-21.

Mothershead, K., y R. Marquis. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology*. 81(1):30-40.

Morrison, K. D., y E. G. Reekie. 1995. Pattern of defoliation and its effects on photosynthetic capacity in *Oenothera biennis*. *Journal of Ecology*. 83: 759-767.

- Murali, K. S. y R. Sukumar. 1993. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. *Oecologia*. 94(1): 114-119.
- Murphy, P., y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17: 67-88.
- Mutikainen, P., y L. F. Delph. 1996. Effects of herbivory on male reproductive success in plants. *Oikos*. 75:353-358.
- Noguera, F., Vega, J. H., A. N. García, y M. Quesada. 2002. *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Okunade, A. L., y D. F. Wiemer. 1985. Jacquinonic acid, an ant-repellent triterpenoid from *Jacquinia pungens*. *Biochemistry*. 24(6): 1203-1205.
- Owen-Smith, N., y P. Novellie. 1982. What should a clever ungulate eat? *The American Naturalist*. 119(2): 151-178.
- Paige, K. N., y T. G. Whitham. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: The advantage of being eaten. *The American Naturalist*. 129(3): 407-416.
- Pichersky, E. 2004. Plant scents. *American Scientist*. 92: 514-521.
- \_\_\_\_\_, y J. Gershenzon. 2002. The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Plant Biology*. 5: 237-243.
- Pilson, D. 1999. Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *Helianthus annuus*. *Oecologia*. 122(1): 72-82.
- Potter, D. A., y T. W. Kimmerer. 1988. Do holly leaf spines really deter herbivory? *Oecologia*. 75: 216-221.
- Prior, L. D., D. Eamus, y M. J. S. Bowman. 2003. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. *Functional Ecology*. 17: 504-515.
- Quesada, M., K. Bollman., y A. G. Stimpson. 1995. Leaf damage decrease pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*. *Ecology*. 76(2):473-443.
- Quigley, M. E. y W. Platt. 2003. Composition and structure of seasonally deciduous forests in the Americas. *Ecological Monographs*. 73 (1): 87-106.
- Robert, J., H. S. Dattaraja., H. S. Suresh., y R. Sukumar. 2002. Density-dependence in common tree species in a tropical dry forest in Mudulami, southern India. *Journal of Vegetation Science*. 13: 45-56.
- Rosenthal, J. P., y P. M. Kotanen. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*. 9(4): 145-148.

- Roupsard, O., A. Ferhi., A. Granier., F. Pallo., D. Depommier., B. Mallet., H. I. Joly., y E. Dreyer. 1999. Reverse phenology and dry-season water uptake by *Faidherbia albida* (Del.) in an agroforestry parkland of Sudanese West Africa. *Functional Ecology*. 13(4): 460-472.
- Sabelis, M. W., A. Janssen., y M. R. Kant. 2001. The enema of my enema si my ally. *Science*. 291(5511): 2104-2105.
- SAS. 2001. SAS user's guide. SAS, Institute Inc. Cary, North Carolina, USA.
- Sagers, C. L. y P. D. Coley. 1995. Benefits and cost of defense in a Neotropical shrub. *Ecology*. 76(6):1835-1843.
- Silva-Villalobos, G., S. Mandujano, G. Arceo., S. Gallina y L. Pérez-Jiménez. 1999. Nutritional characteristics of plant consumed by the white-tailed deer in a tropical forest of Mexico. *Vida Silvestre Neotropical* 8 (1-2): 38-42.
- Sorensen, J. S., J. D. McLister., y M D. Dearing. 2005. Plant secondary metabolites compromise the energy budgets of specialist and generalist mammalian herbivores. *Ecology*. 86(1): 125-139.
- SPSS. 1999. Sigma Scan Pro 5.0. user's guide. SPSS Science, Chicago, Illinois, USA.
- Sthål, B. 1989. A synopsis of Central American Theophrastaceae. *Nordic Journal of Botany*. 9(1): 15-31.
- \_\_\_\_\_. 1995. A synopsis of *Jacquinia* (Theophrastaceae) in the Antilles and South America. *Nordic Journal of Botany*. 15(5): 493-511.
- Stowe, K. A., R. J. Marquis., C. G. Hochwender., y E. Simms. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 31: 565-595.
- Strauss, S., J. K. Conner., y S. Rush. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. *The American Naturalist*. 147(6):1098-1107.
- \_\_\_\_\_. y A. A. Agrawal. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*. 14(5): 179-185.
- \_\_\_\_\_. J. K. Conner., y K. P. Lehtilä. 2001. Effects of foliar herbivory by insects on the fitness of *Raphanus raphanistrum*: damage can increase male fitness. *The American Naturalist*. 158(5): 496-504.
- Taylor, R. B., N. Lindquist., J. Kubanek., y M. E. Hay. 2003. Intraspecific variation in palatability and defensive chemistry of brown seaweeds: effects on herbivore fitness. *Oecologia*. 136: 412-423.

- Tiffin, P. 2000. Mechanisms of tolerance to herbivory damage: what do we know? *Evolutionary Ecology*. 14: 523-536.
- Trejo, I., y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forest. *Biodiversity and Conservation*. 11: 2063-2048.
- Underwood, N. 2004. Variance and skew of the distribution of plant quality influence herbivore population dynamics. *Ecology*. 85(3): 686-693.
- Valencia, R., H. Valslev., y G. C. Paz y Miño. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian-Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3:21-28.
- Valverde, P. L., J. Fornoni., y J. Núñez-Farfán. 2001. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *Journal of Evolutionary Biology*. 14:424-432.
- Vila, B. 2002. Is escaping deer browse just a matter of time in *Picea sitchensis*? A chemical and dendrological approach. *Trends in Ecology and Evolution*. 16:488-496.
- Vogt, K. A., Beard, K. H., Hammann, S., Palmioto, J., Vogt, D. J., Scatena, F. N., y B. P. Hecht. 2002. Indigenous knowledge informing management of tropical forests: The link between rhythms in plant secondary chemistry and lunar cycles. *Ambio*. 31(6): 485-490.
- Waterman, P., y S. Mole. 1994. *Analysis of Phenolic Plant Metabolites*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. p.238.
- Erwin, T. L. 1992. Tropical forest: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterist's Bulletin*. 36:74-75.
- Wallace, S. K., y S. D. Eigenbrode. 2002. Changes in the glucosinolate-myrosinate defense system in *Brassica juncea* cotyledons during seeding development. *Journal of Chemical Ecology*. 28:243-256.
- Waterman, P. G., J. A. M. Ross., y D. B. Mckey. 1984. Factors affecting levels of some phenolic compounds, digestibility, and nitrogen content of the mature leaves of *Barteria fistulosa*. *Journal of Chemical Ecology*. 10: 387-401.
- Weis, A. E., E. L. Simms., M. E. Hochberg. 2000. Will plant vigor and tolerance be genetically correlated? Effects of intrinsic growth rate and self-limitation on regrowth. *Evolutionary Ecology*. 14:331-352.
- Wilson, S. L., y G. I. H. Kerley. 2003. The effect of plant spinescence on the foraging efficiency of bushbuck and boergoats: browsers of similar body size. *Journal of Arid Environments*. 55: 150-158.
- Wright, S. J. 1995. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. *en: Bullock, S. H., H. Mooney y E. Medina. 1995. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, UK. p. 441-460.*

\_\_\_\_\_, y C. P. van Shaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist*. 143: 192-199.

Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology*. 47: 369-381.

## APÉNCIDE

*Técnicas empleadas en la determinación de fenoles y taninos totales para J. nervosa, según Waterman y Mole (1994).*

### **Extracción**

Solvente: Metanol al 100%

- Moler y pesar 0.2 gr y disolverlo en 15 ml de metanol
- Agitar en un vortex
- Dejar reposar 30 min
- Centrifugar 15 min a 3000 rpm
- Rescatar el sobrenadante
- Tapar y refrigerar

### **a) Ensayo para Fenoles Totales**

(Muestras por triplicado)

### **Soluciones**

FeCl <sub>3</sub>	0.02M en 0.10M de HCL 8.3 ml de HCL concentrado en 1L de agua destilada 3.24 gr de FeCl <sub>3</sub> en 1L de la solución 0.10 M de HCL
K <sub>3</sub> Fe (CN) <sub>6</sub>	5.26 gr de K <sub>3</sub> Fe (CN) <sub>6</sub> en 1L de agua destilada
Estabilizador	660 ml de agua destilada 220 ml de H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub> al 85% 220 ml de goma arábica al 1% 3.6 gr de goma arábica en 293 ml de agua destilada Hervir durante 25 min Filtrar al vacío Refrigerar y dejar estable durante una semana
Blanco	30 ml de solvente (Metanol) 3 ml de agua destilada 1 ml de solución K <sub>3</sub> Fe (CN) <sub>6</sub> 1 ml de solución FeCl <sub>3</sub>

**Curva Patrón** 5 ml concentraciones de 2 mg/ml (diluciones por triplicado)  
0.010gr de ácido tánico en 5ml de agua destilada (Solución Madre)

Concentración /mg/ml	Agua Destilada (µl)	Ácido Tánico (µl)
0.2	450	50
0.8	300	200
1.4	150	350
2	0	500

### ***Procedimiento***

1. Agregar 30 µl de muestra en un tubo de ensaye.
2. Agregar 3 ml de agua destilada. Mezclar.
3. Agregar 1 ml de  $K_3Fe(CN)_6$  inmediatamente punto 4
4. Agregar 1 ml de  $FeCl_3$ . Vortex.
5. Esperar 15 min.
6. Agregar 5 ml de estabilizador a cada muestra (solo si es necesario).
7. Leer en el espectrofotómetro a 700 nm.

### **b) Ensayo para taninos totales**

(Muestras por triplicado)

#### ***Soluciones***

Butanol: HCL (95:5) 0.7 gr de Sulfato Ferroso Heptahidratado

Blanco

500 µl de agua destilada  
4 ml de solución Butanol:HCL

### ***Procedimiento***

1. Agregar 350 µl de muestra 150 µl de agua destilada en un tubo de ensaye.
2. Adicionar 4 ml del reactivo (Butanol:HCL) a cada muestra.
3. Vortex por 8 segundos.
4. Tapar los tubos y meterlos a baño maría ( $>90^\circ C$ ) durante una hora.
5. Dejar enfriar por 20 min.
6. Agitar y leer en el espectrofotómetro a 550 nm.