

# Hervíboros y plantas ¿cómo interactúan?

KEN OYAMA\*  
FRANCISCO ESPINOZA\*

## CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LA INTERACCIÓN HERBIVORO- PLANTA

Generalmente, dentro de la literatura de las interacciones ecológicas y, en particular, entre herbívoros y plantas se cita el trabajo clásico de Ehrlich & Raven (1964) sobre la evolución conjunta (coevolución) de mariposas y plantas. Este trabajo consiste en una revisión de los hábitos alimenticios de una superfamilia de mariposas (Papilionoidea).

Estos autores encontraron que grupos específicos de mariposas estaban asociados a grupos particulares de plantas. Por ejemplo, mariposas del grupo de los Pierinae se alimentan de plantas de las familias Capparidaceae y Cruciferae; las Danainae de Apocynaceae y Asclepiadaceae; etc. Asimismo, observaron una similitud química (en términos de metabolitos secundarios) entre las plantas que son utilizadas como alimento por grupos específicos de mariposas. Por otra parte, hallaron familias de plantas que no están asociadas con ningún grupo de mariposas; tal es el caso de las Rubiaceae, Menispermaceae, Vitaceae, Mirtaceae, etc. Asimismo, señalan que existen pocas evidencias de relaciones entre plantas gimnospermas y mari-

posas, y casi ninguna referencia con helechos, musgos, etc.

La explicación de estas relaciones insectos-plantas se basa en suponer la aparición (por mutación y recombinación) de elementos que modificaron químicamente a la planta confiriéndole un mecanismo de defensa en contra de herbívoros (y por tanto ciertas ventajas selectivas), generando o ampliando nuevas zonas adaptativas. Esta diversificación química pudo, a su vez, ser una presión selectiva para que los insectos fitófagos sufrieran ciertos cambios permitiéndoles superar estas barreras químicas.

Con base en este tipo de evidencias y suposiciones, los autores sugieren que la interacción entre herbívoros y plantas ha jugado un papel muy relevante en la determinación de la diversidad orgánica.

A partir de este trabajo, los casos de interacciones entre herbívoros y plantas han recibido una considerable atención. En este artículo se presentan algunas ideas generales que han contribuido a entender la dinámica de este tipo de interacciones.

### Los componentes de la interacción

Al estudiar la historia natural de las interacciones nos enfrentamos al hecho de tener que interpretar, basados en las evidencias actuales, la historia evolutiva de las mismas. Generalmente supone-



Ciertos insectos consumen hojas, yemas o semillas de las plantas, sin que haya beneficio para los vegetales. Esta es por tanto, una interacción en la que el insecto actúa como depredador.

\* Instituto de Biología, UNAM

mos que la capacidad de los participantes de la interacción (v.g. herbívoro-planta) para responder a los efectos del medio dependen, por un lado, de la variabilidad genética individual de los miembros de la población y, por otro, de los patrones de comportamiento general de las especies. Estas respuestas se expresan a través de cambios cuantitativos y cualitativos en las características inherentes a su crecimiento y reproducción, así como en la asignación de recursos para mecanismos que amortigüen estos efectos (por ejemplo en defensa de ambos componentes de la interacción). El estudio de estos cambios puede ser útil para entender cuáles han sido los pasos evolutivos que permitieron el establecimiento de tales interacciones.

Dentro de este juego ecológico-evolutivo entre herbívoros y plantas podemos encontrar las siguientes fases a) que los herbívoros determinen en gran medida el comportamiento de las plantas (en términos de crecimiento y reproducción); b) que las plantas presenten respuestas que amortigüen los efectos de los herbívoros; c) que los herbívoros muestren características que contrarresten las respuestas de las plantas; d) otras respuestas que incluyan la diversificación de estructuras de las plantas, la especialización o generalización de un herbívoro para utilizar un recurso, etc.

A continuación describiremos brevemente algunas de las características de estas fases.

#### EL EFECTO DE LOS HERBÍVOROS SOBRE LAS PLANTAS

##### Sistemas manejados por el hombre

Los ejemplos más impactantes del efecto de los herbívoros y patógenos sobre las plantas son los sistemas manejados por el hombre como los casos de control biológico.

El interés del control biológico radica en establecer una limitación al crecimiento poblacional de una especie, en este caso de malezas, manteniendo su densidad por debajo del umbral que no ocasione perjuicios. Biológicamente, esta regulación (control) debe ser de tal forma que influya sobre la habilidad competitiva y/o sobre la capacidad reproductiva de la especie y no necesariamente determinando directamente la mortalidad de las plantas.



De los grupos de insectos que pueblan el planeta, las hormigas son los mayores defoliadores del mundo animal.

Dos de los ejemplos más citados en la literatura, son el control realizado por el insecto *Cactoblastis cactorum* sobre especies de *Opuntia* que antes de la introducción del insecto ocupaban un área de aproximadamente  $242.8 \times 10^6$  m<sup>2</sup> en Australia; y el control de la maleza *Hypericum perforatum* en el oeste de Estados Unidos por parte de un coleóptero *Chrysolina quadrigemina*. En ambos casos la distribución actual de las malezas se encuentra muy restringida.

El efecto de la regulación debe influir también en el momento adecuado sobre el ciclo de vida de la planta para que disminuya sus posibilidades de supervivencia. El mismo ejemplo de *Ch. quadrigemina* y *H. perforatum* nos puede ilustrar esto. Las larvas y adultos del insecto se alimentan de las hojas basales de la planta e influyen en el sistema de absorción de las raíces. El periodo de alimentación de este insecto se lleva a cabo durante los meses húmedos, de tal forma que la planta no puede mantener una eficiencia hídrica adecuada que le permita retener la humedad durante las épocas secas del año.

Existen ejemplos de control biológico donde los resultados no son tan sorprendentes e inmediatos, lo que de alguna manera refleja la complejidad de las interacciones poblacionales. Un caso interesante es el control de la maleza *Lantana camara* en Hawaii, que fue introducida en el siglo pasado como una planta ornamental, pero que actualmente ocupa  $1.79 \times 10^6$  m<sup>2</sup>, convir-

tiéndose en un problema. Para el control de esta maleza inicialmente se introdujo un insecto folívolo *Teleonemia scrupulosa*, pero se observó que solamente controlaba las poblaciones de la planta durante una época del año (en verano) permitiendo su recuperación en los meses posteriores. En 1952 se introdujeron tres especies de lepidópteros folívoros (*Catabaena esula*, *Syngamia haemorrhoidalis* e *Hypena strigata*) con diferentes hábitos (diurnos y nocturnos). Este complejo de cuatro especies dio buenos resultados en el control de la maleza, pero sólo en las localidades más secas; por ello se introdujo un insecto barrenador *Plagiohamus spinipennis* para el control en lugares húmedos.

##### Sistemas naturales

Al estudiar la historia natural de los organismos podemos presenciar casos donde el desarrollo de las interacciones entre herbívoros y plantas establecen una relación ecológica y evolutiva más estrecha, por lo que las consecuencias poblacionales o demográficas de los interactuantes no se manifiestan inmediatamente. Varios autores han sugerido que los herbívoros han influido en la evolución y dinámica poblacional de las plantas terrestres y acuáticas.

El efecto de los herbívoros sobre las plantas puede ser muy variado. Por un lado, depende del tipo del tejido vegetal que se ha removido y, por otro, del momento cuando surja el ataque en rela-



Los metabolitos secundarios que producen las plantas juegan un papel determinante en los patrones de crecimiento, desarrollo y reproducción de los herbívoros.

ción al desarrollo de la planta. La defoliación, la pérdida de la savia de la planta por succión, el tejido removido por la formación de agallas, la pérdida del meristemo apical, el daño en flores y frutos, y la podación de las raíces presentan diferentes efectos sobre la sobrevivencia y reproducción diferencial de una planta. Igualmente, los herbívoros afectan la tasa de crecimiento de una planta directamente reduciendo el área fotosintética, alterando el balance de carbohidratos, interfiriendo con el consumo del agua y nutrientes, y debilitando la estructura física de la planta. En última instancia, el punto crucial lo constituye el efecto causado por los herbívoros que pueden hacer decrecer el éxito reproductivo o la adecuación de las plantas de las cuales se alimentan.

a. El efecto de los herbívoros sobre la tasa de crecimiento de las plantas

En muchos casos, los efectos de los herbívoros sobre las plantas no son muy notorios, y vemos que, por ejemplo, para demostrar el impacto de los herbívoros sobre la productividad neta de una población o de una comunidad, es necesario estudiar los sistemas a largo plazo. Una muestra interesante es el estudio de un bosque de eucaliptos en Australia. Las especies de este árbol están sujetas continuamente a ataques de insectos y se ha estimado que la pérdida del follaje por año puede alcanzar hasta un 100%. Después de tres años de observaciones, se encontró que los individuos a los que se les había aplicado insecticidas (para

liberarlos de los fitófagos) presentaban un mayor crecimiento en relación a los individuos no tratados con insecticidas. Además, con base en estudios dendrocronológicos, se sugiere que estos ataques pudieron haber suprimido la productividad en los bosques de *Eucalyptus* en diferentes años.

Otros autores estudiaron los efectos de una mariposa (*Battus philenor*) sobre la dinámica poblacional de *Aristolochia reticulata* (Aristolochiaceae) y observaron que la intensidad del daño ocasiona la pérdida hasta de un 48% del follaje de la planta, lo cual influye incrementando las probabilidades de mortalidad. La tasa de crecimiento de la planta, y particularmente de las raíces, disminuyó considerablemente trayendo como consecuencia un desbalance fisiológico (menor absorción de nutrientes) que ocasiona un crecimiento más lento de la planta, lo cual a su vez disminuye las probabilidades de alcanzar la madurez reproductiva y por tanto el éxito reproductivo.

b. El efecto de los herbívoros sobre el éxito reproductivo

Generalmente, han sido los trabajos agronómicos u observaciones de campo empíricas los que han documentado algunas de las consecuencias de la defoliación sobre el éxito reproductivo de las plantas. En las selvas de Costa Rica se defoliaron artificialmente (simulando la pérdida del follaje por herbívoros y otros factores) seis especies de árboles

tropicales, entre ellos el "poro-poro", el "jicaro", el "jobo", etc. Los resultados obtenidos demuestran que el 80% de los individuos defoliados no produjeron semillas. Esto, sugiere el autor, demuestra que cualquier factor físico o químico que amortigüe la defoliación (por ejemplo por los herbívoros) constituiría una ventaja selectiva importante en la evolución de los organismos.

En las selvas mexicanas se ha estudiado intensivamente durante 10 años la ecología poblacional de una palma (*Astrocaryum mexicanum*, "chocho"). Como parte de este proyecto se realizó un experimento de defoliación encontrándose que los efectos de este ensayo sobre la reproducción se expresaban después de dos años. Esto demuestra que las consecuencias para una planta no son necesariamente inmediatas.

c. El efecto de los herbívoros sobre la diversidad de una comunidad

Otra hipótesis sobre el papel de los herbívoros en los sistemas naturales ha sido desarrollada al tratar de explicar algunas de las características de los bosques tropicales como son una alta diversidad de especies, una baja densidad de individuos adultos de cada especie y la distribución especial entre adultos conspecíficos. Esta hipótesis resalta el papel de los depredadores y parásitos, y señala que existen dos tipos de respuestas a los depredadores por parte de las plantas; una que responde a la densidad y otra que responde a la distancia, en cuanto a disposición espacial de las semillas y plántulas. La tesis es que mientras más cerca está una semilla o plántula de la planta madre, mayores probabilidades tendrá de ser atacada, pues los depredadores estarán concentrados cerca de la fuente de alimentos. De este modo se favorece que los individuos que se puedan establecer lo harán distanciados de la planta que les dio origen, dejando el espacio suficiente para que los individuos de otras especies se establezcan (originando con esto una mayor diversidad de especies).

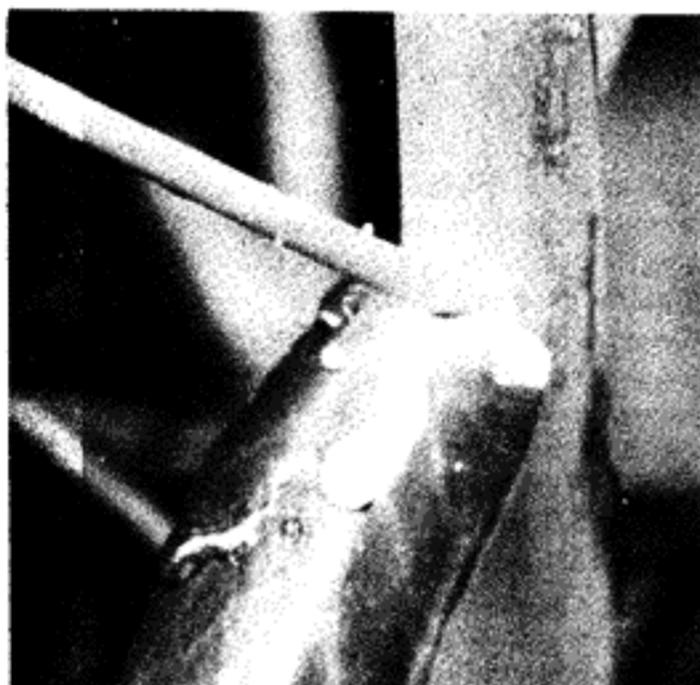
A pesar de que estas ideas no han sido corroboradas con evidencias de campo, se plantea un razonamiento lógico del papel que juegan los depredadores para incrementar, en última instancia, la diversidad de especies de una comunidad. Sin embargo, otros autores consideran que la varianza asociada a la producción de semillas, a la intensidad de depredación y la dispersión de las mismas es muy alta comparando un individuo con otro y de un año a otro en

TABLA I

Metabolitos secundarios y sus posibles efectos contra herbívoros y otros organismos

Tipo de compuesto	Actividad fisiológica	Tipo de compuesto	Actividad fisiológica
Aminoácidos tóxicos no protéicos	Efectos tóxicos y neurofisiológicos. Inhibidores del crecimiento	Triterpenos limonoides	Propiedades tóxicas. Inhibición de la alimentación.
		cucurbitacinas	Propiedades tóxicas. Inhibición de la alimentación.
Glucósidos cianogénicos	Envenenamiento por HCN	Saponinas	Sabor amargo que inhibe la alimentación. Inflamación del abdomen. Inhibición de la respiración y de actividad enzimática
Alcaloides	Influyen en los mecanismos de replicación de ADN, de transcripción de ARN. Inhibe síntesis de proteínas. Altera procesos celulares, etc.	Flavonoides	Producen sabor amargo que inhibe la alimentación. Propiedades tóxicas. Efectos indirectos sobre la capacidad reproductora de los mamíferos.
Glucosinolatos	Influyen en el funcionamiento de la tiroides. Producen sabor amargo y áspero.	Taninos	Reducen las proteínas solubles de las plantas disminuyendo el valor nutricional. Inhiben la digestibilidad. Inhiben crecimiento de bacterias y hongos.
Monoterpenos	Propiedades tóxicas. Inhiben la alimentación. Influyen en el desarrollo de insectos.	Ligninas	Igual que los taninos
Diterpenos	Propiedades tóxicas. Inhibe la alimentación. Influye en el desarrollo de insectos	Fitoheماغlutininas	Probablemente defensa. Pocas evidencias.
Lactonas sesquiterpénicas	Producen sabor amargo y rechazan herbívoros. Propiedades alergénicas.	Inhibidores de proteinasas	Igual que las Fitoheماغlutininas

Los productos químicos que le sirven de defensa a las plantas generalmente se encuentran en forma de látex, protegiendo sitios de alta actividad fisiológica.



el mismo árbol, por lo que sugiere que difícilmente se puede establecer un patrón en la distribución espacial que pueda contribuir a generar diversidad en una comunidad. Además, consideran que otros factores como las características del microhabitat pueden jugar un papel importante en el establecimiento y sobrevivencia de las plantas.

Con respecto a los patógenos, también es claro que influyen en la distribución y abundancia de las poblaciones vegetales. Para ilustrar esto, se puede recurrir a la invasión a Estados Unidos por parte de *Endothia parasitica*, que acabó prácticamente con los castaños (*Castanea dentata*), que eran árboles dominantes en los bosques deciduos de Norteamérica. El hongo arribó de Chi-

na, donde era poco dañino para las especies de *Castanea* con las que convivía. Es también muy conocido que una enfermedad se propaga más fácilmente si existe una densidad muy alta de individuos, de tal modo que se puede favorecer una distribución que implique bajas densidades de individuos.

**LAS RESPUESTAS DE LAS PLANTAS ASOCIADAS A LA HERBIVORIA Y A LOS PATOGENOS**

En general, las plantas presentan características que reducen en alguna medida la herbivoría o la acción de los patógenos. Algunas de ellas, como por ejemplo las espinas o compuestos químicos, son muy conocidos por los efectos inmediatos que causan. Sin embargo,

existen otros mecanismos como por ejemplo la reducción del contenido de nitrógeno de la planta, el incremento en el contenido de lignina, la reducción del contenido de agua, la presencia de toxinas o compuestos reductores de la digestibilidad, etc., que no son tan evidentes pero que igualmente juegan un papel importante en repeler el ataque de los herbívoros.

Este conjunto de características se ha agrupado bajo el término de "defensa" y una clasificación general del mismo podría ser la siguiente: a) químicos; b) físicos; c) temporales; d) espaciales; e) simbióticos.

Es importante hacer notar que los mecanismos mencionados no son excluyentes entre sí para una especie vegetal, es decir, ésta puede presentar más de un mecanismo de defensa, ya que un tipo de defensa pudo haber surgido evolutivamente en la interacción con un organismo herbívoro, o como respuesta a una presión ambiental o simplemente por "arrastre" o en asociación con otras características.

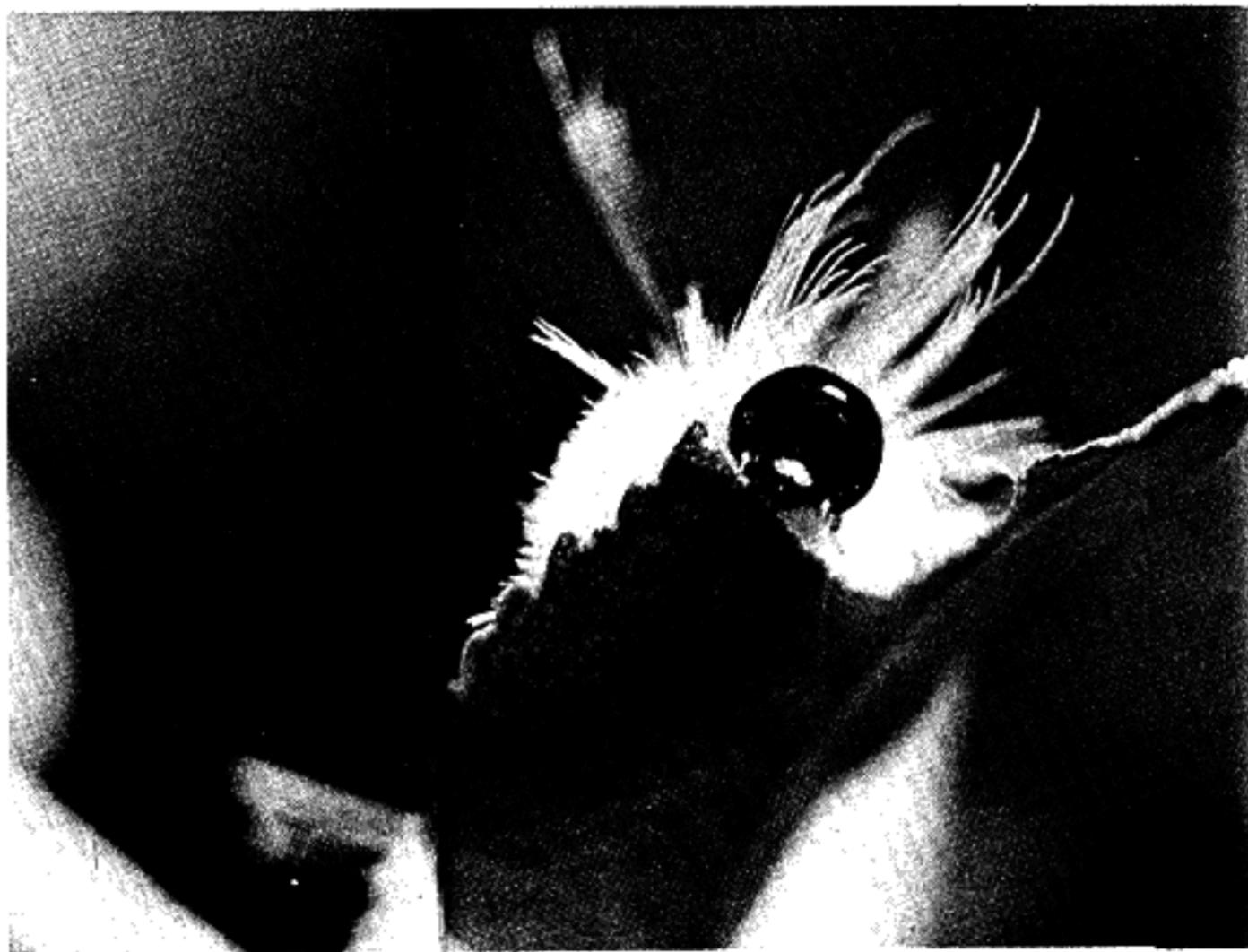
Por otra parte, también es importante aclarar que ningún mecanismo de defensa es infalible, ya que son resultado de las interacciones coevolutivas en las que los interactuantes pueden responder de diversas maneras y en distintos momentos. Asimismo, si bien es cierto que algunos mecanismos de defensa pueden ser superados evolutivamente por ciertos organismos, tales funcionan como tamices al rechazar a muchos de los animales que pudieran ejercer un fuerte impacto sobre las especies vegetales si presentaran esas defensas.

Algunas propiedades de las "defensas" se describen a continuación.

#### Mecanismos de defensa químicos

El papel de los llamados compuestos secundarios o aleloquímicos ha recibido mucha atención por la importancia económica que tienen. La mayoría de los productos químicos naturales obtenidos por las plantas han sido utilizados para diversos fines, por ejemplo en la industria farmacéutica, en la industria peletera, en la medicina natural, etc. Sin embargo, los estudios de estos compuestos en relación a las interacciones biológicas entre plantas y animales, podemos considerarlos como recientes.

Los sistemas de síntesis, almacenamiento y grado de toxicidad son muy variables. Generalmente se encuentran en glándulas, en el látex o en las resinas



Las larvas de ciertas mariposas se muestran específicas en la elección de plantas de las que se alimentan, como las larvas de la mariposa monarca, que se nutren de la familia *Asclepiadaceae*, de la que adquieren sustancias que las hacen poco apetitosas a sus depredadores.

de las plantas protegiendo sitios de una alta actividad fisiológica de la planta. Otros pueden estar como compuestos precursores e inactivos que, en los momentos en que la planta es dañada, se activan (por ejemplo al reaccionar con una enzima de un animal) como ocurre en su caso con los glucósidos cianogénicos. Por ejemplo, el acetato de flúor presente en ciertas especies de la familia *Dichapetalaceae*, es metabolizado por los herbívoros a citrato de flúor, un inhibidor potente de las reacciones del ciclo de Krebs.

En la Tabla I se sintetiza el papel que desempeñan algunos compuestos secundarios y su actividad fisiológica.

Se conocen aproximadamente 10,000 compuestos secundarios en las plantas superiores y hongos, y a medida que se investiga con mayor acuciosidad más compuestos aparecen, sospechándose que su número sea similar al número de especies de plantas conocidas: unos 400 mil.

Los compuestos secundarios, además de trabajar como agentes protectores, también pueden funcionar como atraerentes, alelopáticos y en menos casos como hormonas vegetales y como metabolitos en otros procesos fisiológicos.

#### Mecanismos de defensa físicos, mecánicos o morfológicos

Estos mecanismos implican el uso de estructuras que, por sus características físicas, impiden el contacto del animal con el tejido vegetal, dañan al atacante antes o después de iniciada la interacción trófica o lo confunden, haciendo muy difícil la localización de la planta. Las estructuras implicadas en este modo defensivo son de naturaleza muy diversa (pelos, espinas, etc.) y pueden medir desde unos cuantos micrones hasta centímetros.

Quizá estas estructuras son las más aparentes al ojo humano en algunos aspectos, pues a nadie escapa advertir las espinas de un rosal o un nopal, por dar un ejemplo. No obstante, muchas modalidades de estos mecanismos pasan inadvertidas. Podemos encontrar que las cutículas seríceas engrosadas de los vegetales son barreras efectivas contra muchos patógenos. Una de las modalidades, que está muy extendida principalmente en las gramíneas, es la presencia de sílice en los tejidos interna y externamente, en forma abundante. Esto, además de conferir resistencia mecánica a la planta, la hace poco atractiva a los herbívoros por su capacidad abrasiva y su baja calidad alimenticia. Por ejemplo la resistencia del sorgo a algunos de sus parásitos, está correla-

TABLA 2

Características generales de las toxinas y compuestos reductores de la digestibilidad según Rhoades & Cates (1976)\*.

TOXINAS	REDUCTORES DE LA DIGESTIBILIDAD
Fundamentalmente son de bajo peso molecular (< 500).	Fundamentalmente son de alto peso molecular (>500).
Son tóxicas para el organismo atacante a corto o mediano plazo.	Por lo general no son tóxicas para el organismo.
Actúan a nivel interno en el organismo atacante, es decir, su efecto se lleva a cabo sobre sitios específicos a nivel celular o de sistemas.	Actúan a nivel externo con respecto al organismo herbívoro o patógeno, interactuando con almidones, celulosa o con proteínas en general o con enzimas digestivas, de tal modo que los recursos potenciales son muy poco digeribles.
Son efectivas a bajas concentraciones (menos de 2% del peso seco del tejido o planta en cuestión).	Para ser efectivos necesitan existir en concentraciones mayores. A mayor dosis, mayor efectividad.
Brindan una protección efectiva contra grupos de organismos generalistas, siendo anuladas o incluso usadas como atrayentes por los herbívoros especialistas.	Protegen, aunque en menor grado contra organismos especialistas o generalistas.
Por sus bajas concentraciones, representan un costo energético bajo para las plantas que los producen.	Por sus concentraciones (altas) son más costosas para el organismo que las produce.
Ejemplos: alcaloides, glucósidos cianogénicos, glucósidos cardíacos, etc.	Ejemplos: taninos y resinas.

\* Es importante señalar que hay metabolitos secundarios que no se pueden encasillar en ninguna categoría, como es el caso de las saponinas, que pueden funcionar como inhibidores enzimáticos o como toxinas que actúan disolviendo paredes celulares cuando penetran al organismo.

cionada con la cantidad de sílice presente en la planta. En algunos casos, la alimentación exclusiva con gramíneas puede presentar heridas por abrasión en el rumen de ciertas especies de ganado. Igualmente, el consumo de yemas de bambú produce cálculos urinarios silicosos.

Con respecto a la pubescencia de los vegetales, se le puede atribuir diversas funciones. En varios casos se ha comprobado que la pubescencia funciona como una barrera que impide el acceso de partes bucales de insectos o estructuras ovipositoras de los mismos, dificultando

el desplazamiento del herbívoro sobre la estructura vegetal, de tal modo que el gasto que hace el atacante no es compensado por lo que puede comer en ese vegetal. En otros casos, actúan inmovilizando y provocando derrames de hemolinfa en larvas de insectos por medio de pelos "curvados", que finalmente matan a la larva por inanición y por las heridas producidas. Tal es el caso de *Passiflora adenopoda* y las larvas de mariposas de la familia Heliconiidae.

Existen estructuras más pequeñas que comúnmente se encuentran dentro de

las células vegetales, sean especializadas o no. Estas estructuras son cristales llamadas drusas, rafidios, etc., que pueden estar en células especializadas, y cuyo efecto físico sobre los herbívoros ha recibido poca atención por parte de los ecólogos, siendo conocidos principalmente por los estudios de morfología vegetal. Pese a lo anterior, puede afirmarse que muy posiblemente muchas formas cristalinas existentes dentro de las células vegetales tienen alguna función protectora, como se ha demostrado con la estructura de los rafidios de algunos géneros de aráceas comestibles. El consumo de material con idioblastos cristalinos (células especializadas que contienen rafidios) causa irritación severa sobre la boca y garganta humanas, y solamente es comestible bajo cocimiento previo. Se ha observado que todos los rafidios de las aráceas examinadas observaban en común la forma de pequeñas lanzas con diminutos apéndices dirigidos hacia la base; canales a los lados análogos a los cuchillos de monte, que posiblemente funcionan como vías de salida para la sangre impidiendo la formación rápida del coágulo; y una punta, opuesta a la otra, que surge abruptamente de la base. Los rafidios pueden ser liberados de una forma violenta en el género *Colocassia*, donde la célula que los contiene se hincha y rompe violentamente expulsando a los rafidios de la misma forma, cuando es destruido el tejido vegetal con idioblastos.

La evolución paralela de plantas e insectos es particularmente común en la naturaleza.



## Mecanismos de defensa temporales o fenológicos

Estos mecanismos, también denominados "escape en tiempo" se favorecen en casos en los que las plantas (v.g. perennes) no siguen un patrón regular en la producción de semillas y/o primordios foliares, ya sea porque existen temporadas en las que no se producen o se producen muy pocas, y otras temporadas en que la producción de semillas es muy alta; o bien que la producción de primordios foliares anual sea irregular, de tal modo que un herbívoro especialista sincronizado con la aparición de nuevas hojas, no logre sobrevivir si su emergencia del estado larvario no coincide exactamente con la producción de hojas nuevas. Si las larvas emergen cuando aún no se producen las hojas nuevas, mueren; si emergen cuando las hojas nuevas ya tienen cierta edad, no pueden desarrollarse adecuadamente y tienen altas probabilidades de morir. Sólo cuando emergen al tiempo que se producen las hojas nuevas, pueden introducirse en ellas y sobrevivir. También puede ocurrir que la producción de hojas nuevas se presente cuando las poblaciones de herbívoros estén inactivas o sean poco densas, y de esta forma saturar a los herbívoros activos y/o presentes, permitiendo que sobrevivan la mayor parte de los primordios.

Otro caso es en el que se favorece el

paso de largos periodos entre eventos reproductivos, acompañándose de un comportamiento semelparo y una gran producción de semillas, como en el caso de los bambúes.

Como puede verse, estos mecanismos temporales son desfavorables para el desarrollo de nuevos herbívoros especialistas.

Asimismo, esta impredecibilidad, tanto en el tiempo como en la regularidad de producción de recursos, tienen como resultado el mantenimiento de bajas densidades de la población de los herbívoros, haciendo posible que en ocasiones las poblaciones de plantas puedan saciar a los herbívoros, permitiendo que una fracción importante de lo producido escape a la depredación.

## LAS RESPUESTAS DE LOS HERBIVOROS

Esta serie de mecanismos de defensa de las plantas nos conduciría a pensar que los herbívoros y patógenos sufren fuertes presiones sobre sus números poblacionales. Sin embargo, los animales, al igual que las plantas, han desarrollado diversos mecanismos en su larga evolución orgánica que les han permitido superar estas fito-barreras. Probablemente los ejemplos más sorprendentes son los casos de los insectos, plagas de cultivos, que resisten a los efectos de la aplica-

ción de insecticidas a concentraciones cada vez mayores. Estos casos ilustran la capacidad de los organismos (insectos) para asimilar compuestos tóxicos.

En la naturaleza existen numerosos ejemplos donde se muestran herbívoros adaptados a alimentarse de plantas que presentan compuestos secundarios. Probablemente el caso más llamativo y conocido sea el de las mariposas "monarca" que metabolizan y almacenan los glucósidos cardíacos (compuestos sumamente tóxicos) de algunas plantas de la familia *Asclepiadaceae*, confiriéndoles protección en contra de sus depredadores.

Otro caso en el Desierto de Sonora es el del cacto *Lophocereus schottii*, quien sufre los ataques de una mosca, *Drosophila pachea*, a pesar de que este cacto contiene dos tipos de alcaloides tóxicos (pilocereína y lofocereína). Esto se corroboró experimentalmente al poner 8 especies de *Drosophila* a dietas con estos alcaloides. Todas las especies se murieron después de veinte días con dietas con una concentración del 1% de alcaloides, excepto *D. pachea*. Además, se detectó que el cacto contiene esterol y escotanol, que son esenciales en el metabolismo de *D. pachea* y no para otras especies de *Drosophila*.

Uno de los procesos metabólicos más eficientes que presentan algunos insectos como mecanismos de desintoxicación es a través de la acción de las "oxidases de función mixta", que son enzimas que están involucradas en el metabolismo primario de compuestos lipofílicos. Las primeras demostraciones de la acción de estas enzimas se lograron analizando las actividades de éstas en los tractos digestivos de larvas de 35 especies de mariposas, estimando la tasa a la cual el aldrin es epoxidizado a dieldrin (compuestos utilizados en la fabricación de insecticidas).

La diversidad de mecanismos que pueden presentar los animales puede ilustrarse analizando los siguientes casos. Se ha demostrado que la nicotina es un compuesto sumamente tóxico. Los áfidos *Myzus persicae* presentan un comportamiento que evita este compuesto a través de alimentarse únicamente del floema de la planta, la cual no presenta nicotina. *Manduca sexta*, *Heliophthis virescens* y *Trichoplusia ni* son organismos que presentan un sistema excretor muy eficiente que no permite la acumulación de compuestos tóxicos. *Bombyx mori* muestra un tubo neural impermeable a iones, de tal forma que evita que los alcaloides entren al siste-

Los dibujos y colores brillantes de las alas de las mariposas señalan a veces el hecho de que son poco apetitosas a sus depredadores, aunque éstas sí sean comestibles.





*Heliconius nattereri* es capaz de tolerar y almacenar en su cuerpo los glucósidos cianogénicos que posteriormente resultarán tóxicos para sus depredadores.

ma nervioso. *Conoderus vespertinus*, *Lasioderma serricone* y *Melanoplus differentialis* presentan sistemas de enzimas de función mixta que evitan la intoxicación por compuestos secundarios.

Un ejemplo que ilustra una adaptación a una fito-barrera física es el estudio de la interacción entre *Mechanitis isthmia* y *Solanum hirtum*. Esta planta exhibe tricomas bien desarrollados y la adaptación de las larvas contra esta estructura consiste en "construir" una red de seda sobre los tricomas de las hojas y alimentarse de las partes de la hoja que carecen de tricomas. Además, han desarrollado un comportamiento gregario tanto para la alimentación como en la elaboración de la red, hábito que probablemente es único para este grupo de mariposas.

Las adaptaciones que presentan los animales para "superar" estas barreras son muy diversas y de naturaleza muy compleja. Existen casos donde "claves" visuales, olfatorias, etc. son las funciones que determinan si un herbívoro utiliza o no una planta. Incluso, en algunos casos, patrones etológicos muy complicados son los que determinan el éxito en el forrajeo. Sin embargo, la revisión de estos temas sale de los objetivos del presente trabajo.

#### HACIA LA CONSTRUCCION DE UNA TEORIA SOBRE LA DEFENSA DE LAS PLANTAS Y SUS RELACIONES CON HERBIVOROS

Los ejemplos analizados en los párrafos anteriores ilustran las estrechas relaciones entre un herbívoro y una planta a través de una serie de características adaptativas. Es importante señalar que éstas no se encuentran aisladas sino que forman una matriz de características muy complejas que, combinadas, definen la historia biológica de las especies.

Por esta razón, al tratar de integrar las evidencias sobre los mecanismos de defensa y sus patrones ecológicos en una sola teoría, nos encontramos con intentos parciales.

Básicamente las premisas de las cuales parten estos intentos son las siguientes. En primer lugar, se considera que la asignación de recursos y energía a diferentes estructuras de las plantas ha sido moldeada evolutivamente por varios factores. Uno de éstos, precisamente, es el consumo de tejidos vegetales por parte de los animales. Como consecuencia de ello la respuesta natural que uno esperaría encontrar en las plantas es el desarrollo de diferentes mecanismos de defensa que aminoren el consumo de

los animales. Una expresión de este fenómeno es que en la naturaleza encontramos que muchas especies vegetales han sido consumidas por herbívoros pero sin llegar a tener efectos letales, salvo algunas excepciones. Estos mecanismos de defensa, tanto físicos como químicos, representan un costo energético para la planta, tanto para su producción como para su mantenimiento. Esta inversión repercute, directa o indirectamente, ya que de hecho se da una división en la asignación de recursos en defensa a costa de otras estructuras o procesos de la planta. Así uno esperaría que existiera una mayor inversión de energía en defensa a medida que fuera mayor el forrajeo por herbívoros.

De esta manera surge una contradicción entre el tiempo que el tejido contribuiría a los procesos de la planta si no fuera consumida, contra el costo que representa perder este tejido. Esto es, mientras mayor es el potencial fotosintético de un tejido, mayor es la probabilidad de invertir en defensa, pero también, mientras más largo sea el tiempo que esté presente un tejido, más alta es la probabilidad de que lo detecten los herbívoros.

Por otra parte, se considera que es posible clasificar los compuestos secundarios defensivos en toxinas y compuestos reductores de la digestibilidad (Tabla 2).

Con base en estas ideas se han postulado las siguientes hipótesis. Las plantas o tejidos efímeros (flores, hojas jóvenes, etc.) en caso de estar defendidos, lo estarán primeramente por toxinas o inhibidores enzimáticos específicos que son efectivos a bajas concentraciones y actúan principalmente sobre sistemas metabólicos (por ejemplo, sistema nervioso) de los insectos. Aunado a esto, estos tejidos efímeros de la planta generalmente son muy importantes para la planta y esta corta existencia les provee una alta probabilidad de escape a la depredación en espacio y en tiempo disminuyendo los niveles de daño.

Este escape en espacio y en tiempo conceptualmente sería muy efectivo en contra de herbívoros monófagos más que en contra de polífagos, ya que los primeros no tienen alternativa en cuanto a fuentes alimenticias. De ser así, las defensas de las plantas y tejidos efímeros tenderán a evolucionar especialmente contra herbívoros generalistas. De este modo, se esperaría una divergencia química de las plantas, ya que al beneficiarse aquellos herbívoros que pudieran asimilar los compuestos químicos más

comunes, las plantas que diversifiquen sus compuestos químicos incrementarán su adecuación (esto es, presentarán una ventaja sobre las plantas no diversificadas).

Por otro lado, las plantas perennes y los tejidos más longevos, por el hecho de estar disponibles durante más tiempo, se esperaría que fueran un recurso para herbívoros especialistas, originando con esto que la evolución de la defensa química de estas plantas se canalizara en contra de éstos. De este modo, tejidos y plantas predecibles en tiempo y en espacio; han convergido en defensas formadoras de complejos proteínicos no específicos y sistemas reductores de la digestibilidad. Estos son costosos en términos energéticos para la planta, pero difíciles de superar por herbívoros.

### CONSIDERACIONES FINALES

Cabe mencionar que estas hipótesis se ubican dentro de una plétora de ideas acerca de los factores y circunstancias que se han postulado para explicar la dinámica de la interacción entre herbívoros y plantas. Por ejemplo, en función de la distribución geográfica de los organismos; del estado sucesional en el que se desarrollan los interactuantes; de la calidad de nutrimentos del suelo en el que crecen las plantas; de las características de los competidores o depredadores simpátricos; etc.

Por otra parte, no hay que olvidar que prácticamente cualquier interacción específica no se encuentra en forma aislada, sino que se ubica dentro de un sistema ecológico con múltiples relaciones con otros organismos y con numerosos factores físicos. Este hecho nos plantearía numerosas interrogantes como las siguientes: ¿cuál es el papel de los herbívoros en el flujo de energía dentro de un ecosistema?, ¿qué papel juegan en la determinación de la diversidad de una comunidad?, ¿qué relaciones sinérgicas se establecen con otros niveles tróficos?, etc.

Asimismo, es muy común tratar de interpretar una interacción biológica en términos coevolutivos. Hay que tener cuidado al tratar de deducir la historia evolutiva de una interacción con base en observaciones ecológicas. Hay que recordar, por un lado, que no necesariamente todas las características que presenta un organismo son adaptativas y, por otro, que el origen de características

TABLA 3

### Principales postulados de la teoría de Rhoades & Cates (1976)\*.

1. Mientras más predecible y disponible sea un tejido vegetal como recurso alimenticio para los herbívoros, más defendido estará por compuestos reductores de la digestibilidad.
2. Mientras más efímero sea un tejido vegetal como recurso alimenticio para los herbívoros, más defendido estará por toxinas.
3. Las toxinas dan muy poca protección contra los herbívoros especialistas pero pueden proveer más protección contra los generalistas.
4. Las sustancias reductoras de la digestibilidad protegen contra todo tipo de herbívoros.

\* Tomado parcialmente de DiFeo (1976).

cruciales en una interacción pudiera no deberse a los participantes del mismo.

Finalmente, es muy tentador tratar de ubicar en un contexto evolutivo cualquier fenómeno biológico que estudiamos, y es indudable que son numerosos los problemas e interrogantes que surgen al hacer esto, pero como diría un eminente biólogo de este siglo "nada tiene sentido en la Biología si no es a la luz de la evolución". ☺

### BIBLIOGRAFIA RECOMENDADA

1. Crawley, M. L. *Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Studies in Ecology No. 10. Blackwell Scientific Pub., London.
2. DeBach, P. 1974. *Biological Control of Insects Pests and Weeds*. Reinhold, New York.
3. Edwards, P.J. & S.D. Wratten. 1980. *Ecology of Insect-Plant Interactions*. Studies in Biology No. 121. Edwards Arnold, Great Britain.

4. Ehrlich, P. & P.H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586-608.
5. Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Adv. Phytochem.* 8: 2119-2126.
6. Gilbert, L.E. & P.H. Raven (eds). 1975. *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin.
7. Huffaker, C.B. (ed). 1971. *Biological Control*. Plenum Press, New York.
8. Rhoades, D.F. & R.G. Cates. A general theory of plant antiherbivore chemistry. Biological interactions between plants and insects. In Wallace, J.W. & R.L. Mansell (eds); *Recent Advances in Phytochemistry*. V. 10. Plenum Press, New York.
9. Rosenthal, G.A. & D.H. Jansen (eds). 1979. *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York.

Este cactus se ha adaptado a condiciones ambientales de fuerte restricción hídrica. No necesariamente todas las plantas han respondido evolutiva o adaptativamente para impedir o reducir el daño que sufren al ser consumidas por los insectos.

