

DISPONIBILIDAD DE RECURSOS Y DEFENSAS DE LAS PLANTAS FRENTE AL HERBIVORISMO¹

Phyllis D. Coley,² John P. Bryant³ y F. Stuart Chapin, III³

¹ Reimpreso con la autorización correspondiente del autor o casa editora: Resource availability and plant-herbivore defense. *Science* 230: 895-899, 1985.

² Departamento de Biología, Universidad de Utah, Salt Lake City 4112, USA.

³ Instituto de Biología Ártica, Universidad de Alaska, Fairbanks 99701, USA.

RESUMEN: El grado de herbivorismo y la eficacia de las defensas muestran amplias variaciones en las especies de plantas. La disponibilidad de recursos en el ambiente se propone como el mayor determinante de la cantidad y tipo de defensas de las plantas. Cuando los recursos son limitados, las plantas de crecimiento lento inherente salen favorecidas, en comparación con las de crecimiento acelerado; a su turno, las tasas lentas de crecimiento favorecen grandes inversiones en defensas para afrontar a los herbívoros. La expectativa de vida de las hojas, que también depende de la disponibilidad de recursos, afecta las ventajas relativas de las defensas, con diferentes tasas de recambio. La restricción relativa de diferentes recursos también restringe los tipos de defensas. Estas propuestas se comparan con otras teorías sobre la evolución de la defensa de las plantas.

Los herbívoros afectan a las plantas en formas importantes, en las escalas de tiempo ecológico y evolutivo. Los insectos han ocasionado mayores pérdidas económicas en la agricultura americana, que la sequía y las heladas juntas, y han causado mayor mortandad de árboles que la industria maderera. En promedio, los herbívoros consumen cada año, más que un 10% de la producción vegetal en las comunidades naturales (1). Esta pérdida por herbivorismo es superior al promedio asignado generalmente a la reproducción (2), la inversión que define en forma más directa la aptitud de las plantas. Por tanto, los herbívoros ejercen gran influencia selectiva sobre las plantas, aumentando la mortalidad y eliminando biomasa que de otra forma podría asignarse al crecimiento o a la reproducción.

Sin embargo, el herbivorismo no es igual en todas las especies de plantas. En un bosque húmedo tropical, los insectos eliminan entre un 0.0003 y un 0.8 por ciento de superficie foliar por día, según la especie de árbol (3). En los arbustos de la tundra y en los bosques boreales, la frecuencia del herbivorismo por insectos y vertebrados puede variar en las diferentes especies, desde un 0 hasta un 100 por ciento, durante las explosiones de herbívoros (4). Las variaciones de magnitud en los daños causados por herbívoros en las especies dentro de una sola comunidad reflejan principalmente las diferencias de palatabilidad de las especies. Aunque la calidad nutricional de las hojas y las ramitas puede influir en la elección de los herbívoros (5), las

defensas químicas y estructurales son, en general, los mayores determinantes de la palatabilidad de las hojas y las ramitas (6). Las plantas han evolucionado una variedad extraordinaria de metabolitos secundarios que actúan como defensas frente a los herbívoros, y que no parecen ser productos de desecho, ni cumplir alguna otra función en la planta (8). Es claro que la selección natural favorece la producción de defensas, sólo cuando el costo de producirlas es inferior al beneficio de una mayor protección.

Una meta importante en el estudio de las interacciones entre las plantas y los herbívoros es comprender por qué las especies de plantas muestran diferencias en lo que comprometen en defensa y, por tanto, en su susceptibilidad a los herbívoros. Si las plantas pueden defenderse de los herbívoros en forma eficaz, ¿por qué tantas especies sufren tan altos grados de herbivorismo? Presentamos evidencia de que la naturaleza y la cantidad de las defensas dependen de los recursos disponibles en el ambiente local. Sugerimos que la selección natural favorece las plantas que crecen con lentitud, y con un alto grado de defensas en ambientes de baja disponibilidad de recursos, y que favorece las plantas de crecimiento más rápido y con menores grados de defensa, bajo condiciones de alta disponibilidad de recursos. Primero, delinearemos la propuesta, y presentaremos la evidencia encontrada en sistemas naturales; luego, compararemos estas ideas con teorías actuales de la *aparición* de las plantas y la evolución de sus defensas.

LIMITACIÓN DE RECURSOS Y CARACTERÍSTICAS DE CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS

Todas las plantas dependen de la disponibilidad de luz, agua y nutrientes, como recursos esenciales para crecer. En la naturaleza existe una continuidad de tipos de hábitats, desde los que sostienen muy poco crecimiento vegetal o ninguno, hasta ambientes ricos en recursos, que posteriormente sostienen crecimiento vegetal acelerado. Esta variación en la calidad de los hábitats puede ocurrir sobre grandes distancias; por ejemplo, desde los bosques pobres en nutrientes, como los de arena blanca en el norte de la cuenca amazónica, hasta los bosques ricos en nutrientes que cubren la Amazonía suroccidental. La calidad del hábitat también puede variar en forma sustancial en unos pocos metros; por ejemplo, cuando se pasa del sotobosque sombreado donde las plantas tienen restricciones de luz, a un claro de luz formado por la caída de algún árbol.

La respuesta evolutiva de las plantas a la restricción de recursos ha sido un conjunto de características interdependientes, relacionadas con una tasa inherente lenta de crecimiento (Cuadro 1) (9, 10). Existen innumerables ejemplos de tasas de crecimiento lento inherente en especies de lugares infértiles (11), en especies de los hábitats de sombra (3,12) y en especies, y aun poblaciones, que crecen en zonas áridas (13). Tales plantas crecen con lentitud aun en los ambientes más favorables y muestran poca capacidad de fotosíntesis

y de absorción de nutrientes (9, 10, 14). Las tasas reducidas de respiración y fotosíntesis de estas especies de crecimiento lento inherente están relacionadas con el bajo contenido proteico de las hojas (15). El crecimiento lento que resulta de una demanda metabólica reducida podría proporcionarles mayor capacidad para resistir ambientes de estrés crónico y, por tanto, competir con éxito con especies de crecimiento más rápido, adaptadas a ambientes ricos en recursos (9, 10).

Debido a que las plantas de crecimiento lento inherente aparecen en ambientes donde los recursos no son de fácil sustitución, tienden a tener hojas y ramitas durables. El recambio lento de las partes de las plantas es ventajoso en ambientes de bajo contenido de nutrientes, porque cada vez que una planta suelta una parte, ésta lleva consigo cerca de la mitad de su fondo máximo de nitrógeno y fósforo (10). En igual forma, en ambientes de sombra y quizás, fríos o secos, donde el potencial para obtener energía (carbono) es reducido, se puede minimizar la pérdida de carbono con el recambio lento de las hojas.

En contraste, los ambientes ricos en recursos, tales como los ecosistemas agrícolas, los hábitats de campo antiguo y muchas regiones tropicales, han favorecido especies que pueden crecer con rapidez (9,10). Estas especies muestran un conjunto de características propias (Cuadro 1), que incluyen alta capacidad de absorción de nutrientes y tasas altas de respiración y foto-

Cuadro 1. Características de las especies de plantas de crecimiento rápido y de crecimiento lento inherente.

Variable	Especies de crecimiento rápido	Especies de crecimiento lento
<i>Características de crecimiento</i>		
Disponibilidad de recursos en el hábitat preferido	Alta	Baja
Tasa máxima de crecimiento de la planta	Alta	Baja
Tasas máximas de fotosíntesis	Alta	Baja
Tasas máximas de respiración en oscuridad	Alta	Baja
Contenido proteico de las hojas	Alto	Bajo
Respuesta a altibajos en los recursos	Flexible	Inflexible
Expectativa de vida de las hojas	Corta	Larga
Estado de sucesión	Normalmente temprano	Normalmente tardío
<i>Características contra los herbívoros</i>		
Tasa de herbivorismo	Alta	Baja
Cantidad de metabolitos defensivos	Baja	Alta
Tipos de defensa (según Feeny)	Cualitativas (alcaloides)	Cuantitativas (taninos)
Tasa de recambio de las defensas	Alta	Baja
Flexibilidad en la expresión de defensas	Más flexible	Menos flexible

síntesis saturada de luz. En general, estas especies muestran una plasticidad bioquímica y morfológica que les facilita aprovechar los altibajos en la disponibilidad de recursos (9, 10, 16). Como las tasas de fotosíntesis se reducen con la edad, y las hojas más añejas con frecuencia quedan bajo la sombra de las más jóvenes, la adquisición de energía en lugares de altos recursos, se maximiza con el recambio rápido de las hojas (10, 14, 17, 18). La pérdida inevitable de nutrientes y carbono relacionada con el recambio rápido de las partes de las plantas, no es una influencia selectiva importante en plantas de ambientes de altos recursos, puesto que en éstos, los nutrientes y la luz se obtienen con mayor facilidad.

TASAS DE CRECIMIENTO, HERBIVORISMO Y DEFENSAS FRENTE A LOS HERBÍVOROS

Aparte de las diferentes características generales y de las hojas, las plantas de crecimiento inherente rápido y las de crecimiento lento, también muestran diferencias constantes en las características para enfrentar a los herbívoros (Cuadro 1). Las plantas de crecimiento rápido adaptadas a hábitats ricos en recursos, muestran mayores tasas de daños causados por herbívoros y tienen menor cantidad de tipos de compuestos químicos defensivos que las plantas de especies de crecimiento lento. Las observaciones en diversas comunidades han demostrado que los herbívoros vertebrados como los invertebrados, prefieren consumir especies de plantas de crecimiento rápido de ambientes ricos en recursos (Cuadro 2). Por ejemplo, en los sistemas boreales, el herbivorismo por vertebrados y por insectos es mayor en árboles de crecimiento rápido que colonizan zonas recién perturbadas en las riberas de los ríos, que en especies de crecimiento lento, propias de sitios contiguos de recursos limitados (7, 19, 20). En un bosque húmedo tropical, los insectos consumen las especies de árboles de crecimiento rápido a una velocidad seis veces mayor que las especies de crecimiento inherente lento en el mismo microhábitat (3). Los monos *Colobus*, folívoros de los bosques pobres en nutrientes del África, prescinden de las hojas de la mayoría de las especies de árboles, y dependen más del consumo de semillas, que sus congéneres de bosques de suelos más ricos (2). Los monos *Colobus* consumen hojas de árboles caducifolios en forma desproporcionada, en comparación con las de especies perennes (22). En pruebas de predilección de consumo, las plantas de

crecimiento rápido de zona templada, en suelos fértiles, fueron las predilectas de los caracoles (23), y las especies secundarias tempranas, las de babosas (24), orugas (25) y de varias especies de consumidores de savia y hojas (26).

La observación de que las plantas de crecimiento lento inherente son menos apetecidas por los herbívoros concuerda con la cantidad y con el tipo de defensas (Cuadro 1). La concentración absoluta de defensas en las hojas de las especies de crecimiento lento en sitios de recursos limitados, tiende a ser al menos dos

Cuadro 2. Estudios de campo sobre la preferencia de los herbívoros por especies de plantas de crecimiento rápido o lento en ecosistemas naturales. El herbivorismo se expresa como el consumo relativo de especies de crecimiento rápido sobre especies de crecimiento lento, teniendo en cuenta sólo plantas maduras.

Herbívoro	Herbivorismo	Referencia
<i>Bosque tropical</i>		
Insecto	6	(3)
Monos <i>Colobus</i> negros	20	(22)
<i>Bosque boreal</i>		
Alce (invierno)		
Alaska	*	(53)
Newfoundland	3	(54)
Finlandia	3	(55)
Alce (verano)		
Alaska	*	(56)
Liebre del ártico (invierno)		
Alaska	4	(20, 57)
Michigan	10	(58)
Newfoundland	3	(54)
Liebre del ártico (verano)		
Alaska	*	(56)
Liebre de montaña (invierno)	8	(59)
Liebre de montaña (verano)	28	(59)
Caribú	57	(60)
Castor	*	(61)
<i>Tundra ártica</i>		
Insecto	8	(19)
<i>Microtus</i>	*	(62)
<i>Dicrostonyx</i>	*	(62)
<i>Lemmus</i>	*	(62)
<i>Spermophilus</i>	4	(63)
<i>Lepus americanus</i>	6	(64)
Buey almizclero	*	(65)
Caribú	*	(66)
Reno	*	(67)

* Consumo escaso o no registrado de especies perennes de crecimiento lento.

veces mayor, que la de las hojas de especies de crecimiento rápido de sitios ricos en recursos (3, 21, 27-29). Las defensas de las especies de crecimiento lento consisten, en especial, en compuestos químicos tales como ligninas o compuestos polifenólicos cuyos efectos en los herbívoros podrían depender de la dosis (28-31). Además, la lignina, o el contenido de fibra, sirven de apoyo estructural a las hojas (32). Estas clases de metabolitos se encuentran con mayor frecuencia en grandes concentraciones (28-30) y muestran tasas reducidas de recambio durante la vida de las hojas (33-34). En contraste, las defensas químicas de las especies de crecimiento rápido incluyen innumerables compuestos químicos diferentes que se encuentran, y son eficaces en menor concentración (28, 29, 35). Estos tipos de metabolitos muestran tasas elevadas de recambio (36, 37) y, por tanto, representan un compromiso reversible con la defensa.

PREDICCIONES SOBRE LA CANTIDAD DE DEFENSAS

Nuestra hipótesis sobre la disponibilidad de recursos sugiere que las asociaciones observadas de la tasa de crecimiento inherente y las defensas de las plantas frente a los herbívoros (Cuadro 1) son relaciones de causalidad (38). Sugerimos que el nivel óptimo de inversión en defensa aumenta a medida que la tasa potencial de crecimiento de la planta disminuye (con una tasa constante de herbivorismo), por varias razones. Primero, a medida que las tasas de crecimiento potencial se restringen por la disponibilidad de recursos, la reposición de los recursos perdidos por herbivorismo resulta más costosa. Como esto aumenta el valor relativo de restringir los recursos, se esperaría ver mayores grados de defensa en ambientes de recursos reducidos (39). Segundo, una tasa dada de herbivorismo (gramos de hoja eliminada por día) representa una fracción mayor de la producción neta de una especie de crecimiento lento que de otra, de crecimiento rápido. Por tanto, debido a que el efecto relativo del herbivorismo aumenta a medida que la tasa inherente de crecimiento disminuye, de nuevo esperaríamos mayores defensas en especies de crecimiento lento. Tercero, una reducción porcentual de la tasa de crecimiento, debido al costo de producción de las defensas, representa una mayor reducción absoluta en las especies de crecimiento rápido, que en las de crecimiento lento (40). En otras palabras, debido a que el costo relativo de defensa aumenta con el aumento de las tasas de cre-

cimiento, esperaríamos menores grados de defensa en los ambientes ricos en recursos.

Nuestra hipótesis de que la inversión en defensas aumenta a medida que la tasa del potencial de crecimiento de la planta disminuye puede precisarse matemáticamente (Figura 1). Suponemos que en un mundo

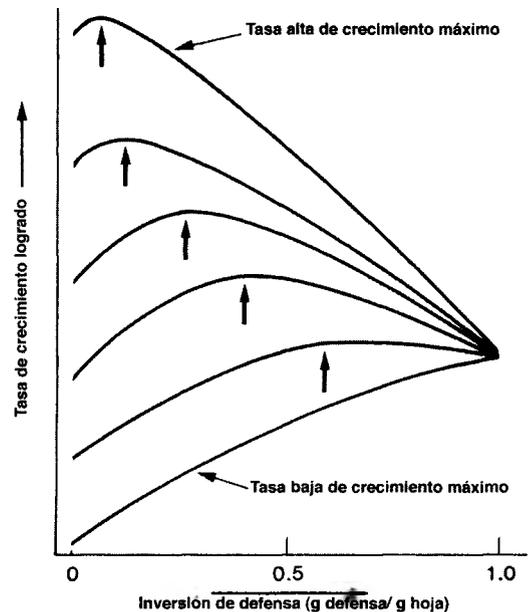


Figura 1. Efecto de la inversión en defensas sobre el crecimiento logrado. Cada curva representa una especie de planta con una tasa máxima diferente de crecimiento inherente. Los grados de defensa que maximizan la tasa de crecimiento logrado, se señalan con flechas. El crecimiento logrado (dC/dt) se calcula como $dC/dt = G \cdot C \cdot (1 - kD^\alpha) - (H - mD^\beta)$ en que G ($g \ g^{-1}$) es la tasa máxima de crecimiento inherente, permitida por el ambiente (sin herbívoros), C (g) es la biomasa de la planta en tiempo cero, D ($g \ g^{-1}$) es la inversión en defensa, k ($g \ d^{-1}$) y α son constantes que relacionan una inversión en defensa, con una reducción del crecimiento. El término completo $(1 - kD^\alpha)$ es el porcentaje de reducción del crecimiento, debido a la inversión en defensas. El término H ($g \ d^{-1}$) es la presión potencial de los herbívoros en el hábitat (suponiendo ausencia de defensas). El herbivorismo potencial se reduce por una función de la inversión en defensa, (mD^β) , donde m ($g \ d^{-1}$) y β son constantes que determinan la forma de la curva de eficacia de la defensa. El término negativo completo $(H - mD^\beta)$ es la reducción del crecimiento logrado ($g \ d^{-1}$), debido al herbivorismo. Como este se resta del crecimiento, esto supone que los herbívoros consumen cantidades fijas de tejido foliar y no porcentajes fijos de la productividad de la planta. Los resultados del modelo dependen de hasta dónde, esta suposición sea correcta. Para acomodarnos más a la realidad biológica, el término para herbivorismo $(H - mD^\beta)$ no puede ser inferior a cero, sin importar el valor de D .

sin herbívoros, las tasas máximas del potencial de crecimiento se determinarían según la disponibilidad de recursos en el ambiente (con una leve modificación por los patrones de asignación de las especies individuales). Como anotamos antes, la evidencia sugiere que en el curso de la evolución las plantas han acomodado sus tasas de crecimiento inherente a la limitación de recursos en sus hábitats preferidos. Añadámosle ahora herbívoros a nuestro modelo. Supongamos que éstos eliminan una biomasa de materia vegetal que es una función de la biomasa de los herbívoros y, por tanto, es un porcentaje fijo, y no un porcentaje de la productividad de la planta. Cualquier planta que invierta en defensa, reducirá las pérdidas causadas por los herbívoros. La tasa de crecimiento de la planta que resulta es el balance entre la reducción del crecimiento debido a los costos de defensa, y el aumento del crecimiento que se debe a la mayor protección de los herbívoros. La forma de esta relación entre la inversión en defensa y la tasa real de crecimiento es una curva con niveles intermedios de defensa que producen tasas máximas de crecimiento (Figura 1). Por debajo de este nivel óptimo de defensa (señalada por flechas), el crecimiento disminuye debido a las altas pérdidas causadas por el herbivorismo y, por encima, debido a un costo excesivo de defensa. La Figura 1 muestra una familia de curvas en que sólo varía la tasa máxima del potencial de crecimiento permitida por el ambiente. El fuerte pico en las curvas, que corresponde a las especies de crecimiento rápido (curvas superiores), sugiere que las desviaciones de los niveles óptimos de de-

fensa tienen mayor efecto negativo sobre el crecimiento realizado, que el que tendrían en especies de crecimiento lento (curvas inferiores). A medida que la tasa de crecimiento inherente disminuye (de las curvas superiores hacia las inferiores), el nivel óptimo de defensa aumenta, y el grado de herbivorismo real disminuye. Estas dos predicciones de aumento de defensa, y de disminución de daños por herbívoros en especies de crecimiento lento no han sido explicadas por modelos anteriores, y son patrones importantes observados en la naturaleza.

PREDICCIÓN SOBRE LOS TIPOS DE DEFENSA

Las tasas de crecimiento inherente de las plantas podrían influir en el tipo y en la cantidad de las defensas. Debido a la mayor conservación de recursos, las especies de crecimiento lento, de ambientes de recursos limitados, tienen hojas que viven más, que las especies de crecimiento rápido (Cuadro 1) (18). Sugerimos que debería existir una relación entre la expectativa de vida de la hoja y los tipos de defensa. Los compuestos defensivos, tales como polifenoles y fibra [defensas cuantitativas, según las define Feeny (28)], se encuentran en concentraciones elevadas, y por lo tanto, representan un alto costo inicial de producción. Su actividad metabólica es casi nula, así que los costos posteriores de mantenimiento resultan reducidos. Sin embargo, debido a la falta de actividad metabólica, estos compuestos son inmóviles, y permanecen retenidos en las hojas que envejecen, así que se pierden cuando éstas mueren (34). Este tipo de defensas, que llamaremos defensas inmóviles, sería ventajoso para las hojas longevas, que tienen más tiempo para distribuir estos costos fijos (Figura 2). Los datos sobre 41 especies de árboles de un bosque neotropical confirman lo anterior, al mostrar un aumento significativo del contenido de polifenoles y fibra a medida que la edad de la hoja avanza (3, 41).

El otro extremo de la gama de defensas está representado por las defensas móviles, tales como alcaloides, glucósidos fenólicos, y glucósidos cianogénicos [defensas cualitativas, según las define Feeny (28)] que se encuentran en baja concentración y, por tanto, inicialmente representan un bajo costo total de construcción. Aunque la concentración de estos compuestos en las hojas puede permanecer constante y reducida, la reserva se encuentra en continuo recambio. Por ejemplo, en varias especies de menta, las vidas bioló-

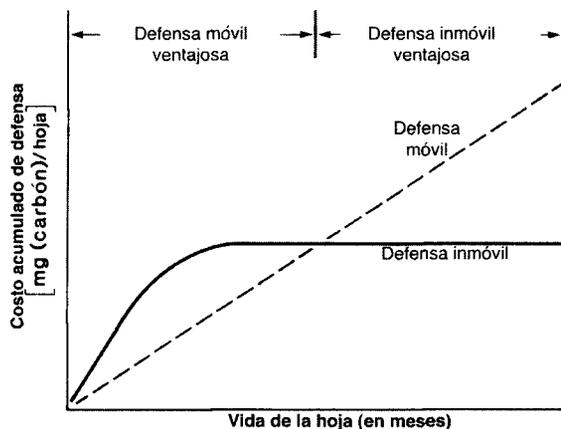


Figura 2. El costo acumulado de defender una hoja, con una gran cantidad de una defensa inmóvil, cuyo recambio es insignificante, comparada con una cantidad reducida de una defensa móvil, que rota durante toda la vida de la hoja.

gicas medias de monoterpenos y diterpenos defensivos son de 10 a 24 horas (42), y en varias especies agrícolas no emparentadas, la media vida de diversos alcaloides varía de 7.5 horas a 6 días (37). Esta elevada actividad metabólica facilita la recuperación de compuestos en una hoja senescente, pero también significa que existe un costo metabólico continuo, relacionado con el recambio. No se espera, por tanto, que las defensas móviles sean abundantes en las hojas de vida prolongada, puesto que es muy probable que los costos metabólicos continuos, sumados en toda la vida de la hoja, sean superiores a la inversión fija en defensas inmóviles (Figura 2) (43). Estos mismos argumentos predicen que las defensas móviles se favorecerían en las hojas de corta vida. Además, el recambio metabólico de las defensas móviles podría facilitar mayor plasticidad en la expresión de la defensa, como se ha notado en algunas especies (44, 45).

Los tipos de recursos disponibles en el ambiente también impondrán restricciones sobre el tipo de defensas favorecidas en el curso de la evolución. Es claro que, en ambientes con limitaciones extremas de nutrientes, las defensas con base de nitrógeno tendrán costos relativamente elevados en comparación con las defensas con base de carbono, y deberán ser escasas (20, 46). Los alcaloides con contenido de nitrógeno son inusualmente abundantes en las leguminosas corrientes con simbioses que fijan nitrógeno. Los arbustos del desierto, que crecen bajo condiciones de luz ilimitada, con frecuencia producen tal cantidad de terpenos con base de carbono, que perfuman el ambiente. Aunque las especies que crecen en el sotobosque, un ambiente bajo en carbono, también con frecuencia tienen defensas con base de carbono. Esto podría reflejar alguna concesión con otras limitaciones de nutrientes y las consideraciones sobre la vida de la hoja que discutimos antes. Debido a que el fósforo es un limitante en casi todos los ambientes, no existen defensas naturales con base de fósforo. Es probable que la eficacia de los pesticidas organofosforados se deba a que éstos resultan novedosos para los herbívoros.

EVOLUCIÓN DE LAS DEFENSAS DE LAS PLANTAS

Otro modelo para la evolución de las defensas de las plantas es el que presentaron Feeny (28) y Rhoades y Cates (29). Ellos fueron los primeros en señalar muchos de los patrones de inversión en defensa que aparecen en el Cuadro 1, y sugirieron que la *apariencia* de

la planta sería el factor influyente en el tipo de defensa. Definieron las plantas *aparentes*, como de distribución predecible en el tiempo y en el espacio, y como ejemplo, presentaron especies secundarias tardías. Plantearon la hipótesis de que por ser predecibles, las plantas aparentes podrían ser descubiertas con facilidad por los herbívoros y deberían, por tanto, mostrar grandes inversiones en defensas de amplia eficacia (defensas cuantitativas). Las plantas *inaparentes* se definieron como de distribución efímera o impredecible, como, por ejemplo, las de sitios de crecimiento secundario temprano. Se esperaba que las especies no aparentes confiarían en poder eludir ser descubiertas por los herbívoros especialistas y, por tanto, sólo necesitarían invertir en defensas químicas menos costosas (defensas cualitativas), efectivas contra herbívoros generalistas no adaptados. Se sugirió que las diferencias de las defensas de las plantas *aparentes* como las de las *inaparentes*, reflejarían la eficacia diferencial de las defensas cuantitativas y cualitativas, frente al herbivorismo de generalistas y de especialistas, y que la presión de selección diferencial por parte de generalistas y especialistas se debería a la *apariencia* de las plantas.

Debido a que los extremos de la disponibilidad de recursos con frecuencia se relacionan con perturbaciones del hábitat y etapas de sucesión, las consideraciones sobre disponibilidad de recursos, o la *apariencia* de las plantas, con frecuencia conducen a las mismas predicciones. Ambas teorías sugieren que el estado de sucesión y la inversión en defensa deberían correlacionarse; Feeny (28), y Rhoades y Cates (29) atribuyen este patrón a un aumento en la *apariencia*, con el transcurso del tiempo, mientras que nosotros sugerimos que se debe a una disminución en la disponibilidad de recursos y, de ahí, las tasas de crecimiento inherente. Sin embargo, existen varios estudios sobre patrones de defensa de las plantas que separan los efectos de la *apariencia* de la disponibilidad de recursos.

En los ejemplos que siguen, las diferencias entre las defensas (Cuadro 1) se observan en especies de plantas que tienen *apariencia* semejante, en el tiempo y en el espacio, pero que ocurren sobre un gradiente de recursos. Grime (9) fue uno de los primeros en determinar esta relación al notar en muchas plantas británicas, un aumento de las defensas, en relación con el aumento del estrés ambiental. En Camerún, las especies de árboles que crecen en suelos pobres en nutrientes, contienen una concentración de compuestos fenólicos

que duplica la concentración en especies semejantes que crecen en vegetación de bosque húmedo, pero en suelos más ricos (21); es probable que este patrón se repita en muchas zonas de suelos pobres en nutrientes (39, 47). En un bosque neotropical, el dosel maduro consiste en especies de árboles de crecimiento rápido, intolerantes de la sombra, y especies de crecimiento lento, tolerantes de la sombra (48). Aunque ambos grupos de especies tienen *apariencia* similar, los herbívoros consumen más las de crecimiento rápido, y éstas muestran menor concentración de defensas inmóviles que las especies de crecimiento lento (3). En las comunidades boreales, donde hay poca diversidad de especies, y los hábitats ribereños secundarios están generalizados, y son predecibles, es difícil creer que algunas especies sean más *aparentes* que otras. Sin embargo, una curva de disponibilidad de recursos y tasa de crecimiento de las plantas, y la aceptabilidad para los herbívoros vertebrados, se correlacionan bien (7, 19, 20).

Sugerimos que la disponibilidad de recursos explica mejor los patrones observados de defensa de las plantas (Cuadro 1) que la *apariencia*, en diferentes formas. La teoría de *apariencia* sostiene que tanto las plantas aparentes, como las inaparentes, han evolucionado diferentes tipos de defensas como resultado de la presión diferencial por parte de los herbívoros especialistas y de los generalistas. Sin embargo, la evidencia empírica de la eficacia relativa de los tipos de defensas para afrontar especialistas o generalistas, no apoya esta afirmación (26, 31, 49), ni tampoco lo hace la abundancia relativa de tipos de herbívoros en plantas *aparentes e inaparentes* (50). Además, la teoría de *apariencia* implica que todas las especies deberían sufrir daños en tasas semejantes, que algunas especies prevendrían los daños escapando, y otras, por medio de defensas químicas. Aunque los mecanismos de la teoría de *apariencia* no parezcan apropiados para explicar los patrones observados de herbivorismo y defensa (3, 51), cuán predecible sea la planta, en el tiempo y en el espacio, puede influir sobre el grado de presión por los herbívoros, en particular, al comparar especies de hojas con ciclos de vida diferentes. En este sentido, esta teoría debería incluirse como factor complementario al estudiar las interacciones de las plantas y los herbívoros. Sin embargo, la hipótesis de disponibilidad de recursos ofrece una explicación más general y completa de las diferencias entre especies en lo concerniente al herbivorismo y las defensas.

CONCLUSIONES

Otros investigadores han reconocido la importancia de la disponibilidad de recursos en la evolución de las diversas características de las plantas (10, 52) y Grime (9) se ha referido en forma específica al aumento de las defensas de las plantas con el aumento del estrés ambiental. Ampliamos esa idea, y proponemos que la disponibilidad de recursos en el ambiente es el factor más influyente en la evolución de la cantidad y el tipo de las defensas. La limitación de recursos selecciona las tasas de crecimiento lento inherente, que a su vez favorecen grandes inversiones en defensa. La expectativa de vida de las hojas, que también depende de la disponibilidad de recursos, define si las defensas móviles son más ventajosas que las inmóviles, o al contrario. La relativa restricción de los diferentes recursos impone restricciones adicionales sobre los tipos de defensa.

REFERENCIAS Y NOTAS

1. J.R. Bray, *Ecology* **37**, 98 (1956); J.J. Burdon and G.A. Chivers, *Aust. J. Bot.* **22**, 265 (1974); P.D. Coley, in *Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes*, E. G. Leigh, A. S. Rand, D. M. Windsor, Eds. (Smithsonian Institution, Washington, D.C., 1982), pp. 123-132; L. R. Fox and B. J. Macauley, *Oecologia* **29**, 145 (1977); L. R. Fox and P. A. Morrow, *Aust. J. Ecol.* **8**, 139 (1983); M.D. Lowman, *Biotropica* **16**, 264 (1983); S. Larsson and O. Tenow, in *Structure and Function of Northern Coniferous Forests: An Ecosystem Study*, T. Persson, Ed. (Swedish Natural Science Research Council, Stockholm, 1980), pp. 269-306; R. Misra, *Trop. Ecol.* **9**, 105 (1968); B. O. Nielson, *Oikos* **31**, 273 (1978); H. T. Odum and J. Ruiz-Reyes, in a *Tropical Rain Forest*, H.T. Odum, Ed. (Atomic Energy Commission, Washington, D.C., 1970), pp. 1-69; D.E. Reichle, R.A. Goldstein, R.I. Van Hook, Jr., G.J. Dodson, *Ecology* **54**, 1076 (1973); B.P. Springett, *Aust. J. Ecol.* **3**, 129 (1978); G. Woodwell and R. H. Whittaker, *Am. Zool.* **8**, 19 (1968).
2. H. A. Mooney, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **3**, 315 (1972).
3. P. D. Coley, *Ecol. Monogr.* **53**, 209 (1983).
4. R. A. Werner, *Can. Entomol.* **11**, 317 (1979); J. O. Wolff, *Ecol. Monogr.* **50**, 111 (1980).
5. W. H. Mattson, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **11**, 19 (1980); J. M. Scriber and F. Slansky, *Rev. Entomol.* **26**, 183 (1981).
6. G. Fraenkel, *Science* **129**, 1466 (1959); D.A. Levin, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **7**, 121 (1976).
7. J.P. Bryant and P. J. Kuropat, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **11**, 261 (1980).
8. J.B. Harborne, Ed., *Phytochemical Ecology* (Academic Press, New York, 1972); G. A. Rosenthal and D. H. Janzen, Eds., *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites* (Academic Press, New York, 1979); R. H. Whittaker and P. P. Feeny, *Science* **171**, 757 (1971).
9. J. P. Grime, *Am. Nat.* **111**, 1169 (1977); J.P. Grime, *Plant Strategies and Vegetation Processes* (Wiley, Sussex, 1979).

10. F. S. Chapin, III, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **11**, 233 (1980).
11. N. C. W. Beadle, *Ecology* **35**, 370 (1954); N. C. W. Beadle, *ibid.* **43**, 281 (1962); A. D. Bradshaw, M. J. Chadwick, D. Jo-wett, R. W. Snaydon, *J. Ecol.* **52**, 665 (1964); A. R. Krucke-berg, *Ecology* **35**, 267 (1954); A. Mahmoud and J. P. Grime, *New Phytol.* **77**, 431 (1976).
12. P. L. Marks, *Bull. Torrey Bot. Club* **102**, 172 (1975).
13. R. F. Parson, *Am. Nat.* **102**, 595 (1968).
14. H. A. Mooney and S. L. Gulmon, *BioScience* **32**, 198 (1982).
15. R. J. Taylor and R. W. Percy, *Can. J. Bot.* **54**, 1094 (1976); H. A. Mooney and S. L. Gulmon, in *Topics in Plant Popula-tion Biology*, O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, P. H. Ra-ven, Eds. (Columbia Univ. Press, New York, 1979), pp.316-337.
16. H. A. Mooney, S. L. Gulmon, N. D. Johnson in *Plant Resis-tance to Insects*, P. A. Hedin, Ed. (American Chemical So-ciety, Washington, D. C., 1983), pp. 21-36.
17. C. Field and H. A. Mooney, *Oecologia* **56**,148 (1983).
18. B. F. Chabot and D. J. Hicks, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **13**, 229 (1982).
19. S. F. MacLean and T. S. Jensen, *Oikos* **44**, 211 (1985).
20. J. P. Bryant, F. S. Chapin, III, D. R. Klein, *ibid.* **40**, 357 (1983).
21. D. McKey, P. G. Waterman, C. N. Mbi, J. S. Gartlan, T. T. Struhsaker, *Science* **202**, 61 (1978).
22. D. B. Mckey and J. S. Gartlan, *Biol. J. Linn. Soc.* **16**, 115 (1981).
23. J. P. Grime, S. F. MacPherson-Stewart, R. S. Dearman, *J. Ecol.* **56**, 405 (1968).
24. R. G. Cates and G. H. Orians, *Ecology* **56**, 410 (1975).
25. J. M. Scriber and P. O. Fenny, *ibid.* **60**, 829 (1979).
26. P. M. Reader and T. R. E. Southwood, *Oecologia* **51**, 271 (1981).
27. J. S. Gartlan, D. B. Mckey, P. G. Waterman, in *Recent Advan-ces in Primatology*, D. J. Chivers and J. Herbert, Eds. (Acade-mic Press, London, 1978), pp. 259-267.
28. P. P. Feeny, in *Recent Advances in Phytochemistry*, J. W. Wa-llace and R. L. Mansell, Eds. (Plenum, New York, 1976), vol. 10, pp. 1-40.
29. D. F. Rhoades and R. G. Cates, in *ibid.*, pp. 168-213.
30. P. P. Feeny, *Phytochemistry* **8**, 2119 (1969); P. P. Feeny, *J. In-sect Physiol.* **14**, 805 (1968); D. F. Rhoades, *Biochem Syst. Ecol.* **5**, 281 (1977).
31. E. A. Bernays, *Ecol. Entomol.* **6**, 353 (1981); E. A. Bernays and S. Woodhead, *Science* **216**, 201 (1982).
32. T. Swain, in the *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*, G. A. Rosenthal and D. H. Janzen, Eds. (Academic Pres, New York, 1979), pp. 657-682.
33. J. B. Harborne, Ed. *Biochemistry of Phenolic Compounds* (Academic Press, New York., 1964); T. Swain, J. B. Harbor-ne, C. F. van Sumere, Eds., *Recent Advances in Phytoche-mistry* (Plenum, New York, 1978), vol. 12; E. Haslam, per-sonal communication.
34. J. R. L. Walker, *The Biology of Plant Phenolics* (Arnold, Lon-don, 1975).
35. A. Hladik and C. M. Hladik, *Terre Vie* **31**, 515 (1977); D. B. Mckey, *Am. Nat.* **108**, 305 (1974).
36. D. Loomis and R. Croteau, in *Recent Advances in Phytoche-mistry*, V. C. Runeckles and T. J. Mabry, Eds. (Plenum, New York, 1973), vol. 6, p. 147; D. Seigler and P. W. Price, *Am. Nat.* **110**, 101 (1976); G. R. Waller and E. K. Nowacki, *Alkaloid Biology and Metabolism in Plants* (Plenum, New York, 1978).
37. T. Robinson, *Science* **184**, 430 (1974).
38. Algunos aspectos de estas ideas se desarrollaron, inicialmen-te, en mamíferos forrajeros de un bosque boreal (20), y en insectos herbívoros de un bosque neotropical (3).
39. D. H. Janzen, *Biotropica* **6**, 69 (1974).
40. Esta idea la derivaron S. L. Gulmon y H. A. Mooney, en for-ma independiente, en [On the Economy of Plant Form and Function, T.J. Givnish, Ed. (Cambridge Univ. Press, Cambrid-ge, en imprenta)].
41. P. D. Coley (datos inéditos) observó que el ciclo de vida de las hojas de 41 especies de árboles neotropicales de Pana-má, se relacionaban altamente con el contenido de polife-nol y de fibra, de las hojas (en una regresión múltiple, $r = 0.74$, $p = 0.012$). El ciclo de vida de las hojas varía de 4 a 36 meses. Las mediciones de los polifenoles incluyen prue-bas de vainillina/HCl y proantodanidina, y las mediciones de fibra incluyen, fibra de detergente neutro, fibra de deter-gente ácido, lignina y celulosa (3). Los coeficientes de corre-lación de cada característica de defensa y el ciclo de vida de la hoja, se encuentran entre 0.41 y 0.64 ($p < 0.01$).
42. A. Breccio and R. Badiello, *Z. Naturforsch.* **22**, 44 (1967); R. Croteau and M. A. Johnson, in *Biology and Chemistry of Plant Trichomes*, E. Rodriguez et al., Eds. (Plenum, New York, 1984), pp. 133-185; R. Croteau and W. D. Loomis *Phytochemistry* **11**, 1055 (1972).
43. Si la actividad de los herbívoros es marcadamente estacio-nal, podríamos esperar defensas móviles en las hojas de vi-da prolongada, solamente durante este período.
44. J. P. Bryant, *Science* **213**, 889 (1981); G. Cooper-Driver, S. Finch, T. Swain, E. A. Bernays, *Biochem. Syst. Ecol.* **5**, 177 (1977); D. H. Firmage, *ibid.* **9**, 53 (1981); W. A. Dement and H. A. Mooney, *Oecologia* **15**, 65 (1974); H. Fluck, in *Chemical Plant Taxonomy*, T. Swain, Ed. (Academic Press, New York, 1963), pp. 167-186; Lawton, *Bot. J. Linn. Soc.* **73**, 187 (1976); N. D. Mitchell and A. J. Richards, *New Phytol.* **81**, 189 (1978).
45. Preferimos los términos defensa móvil y defensa inmóvil, sobre los términos cualitativo y cuantitativo, porque estos últimos implican dos modalidades distintas de acciones antiherbívoras, que no han sido bien apoyadas. Los térmi-nos defensa móvil y defensa inmóvil se refieren a las propie-dades fisiológicas de las defensas en la planta, y compren-den un continuum de actividad metabólica y movilidad. También consideramos que describen con mayor exacti-tud, las características de defensa más importantes para la planta.
46. J. T. Romeo, J. D. Bacon, T. J. Mabry, *Biochem. Syst. Ecol.* **5**, 117 (1977).
47. E. F. Brunning, *Trop. Ecol.* **10**, 45 (1969); P. D. Coley, unpu-blished observations.
48. N. V. L. Brokaw, in *Natural Disturbance: An Evolutionary Perspective*, S. T. A. Pickett and P. S. White, Eds. (Academic Press, New York, 1985), pp. 53-69; J. S. Denslow, *Biotropi-ca* **12** (Suppl.), 47 (1980); G. S. Hartshorn, *ibid.*, p.23; P. W. Richards, *The Tropical Rainforest* (Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1952); T. C. Whitmore, in *Tropical Trees as Li-ving Systems*, P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman, Eds. (Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1978), pp. 639-655.
49. D. J. Futuyma, *Am. Nat.* **110**, 285 (1976); D. Otte, *Oecolo-gia* **18**, 129 (1975); W. V. Zucker, *Am. Nat.* **121**, 335 (1983).

50. R. G. Cates, *Oecologia* **46**, 22 (1980); V. K. Brown and T. R. E. Southwood, *ibid.* **56**, 220 (1983); L. R. Fox and P. A. Morrow, *Science* **211**, 887 (1981); D. J. Futuyma and F. Gould, *Ecol. Monogr.* **49**, 33 (1979); C. E. Holdren and P. R. Ehrlich, *Oecologia* **52**, 417 (1982); V. C. Moran and T. R. E. Southwood, *J. Anim. Ecol.* **51**, 289 (1982) P. A. Morrow, *Aust. J. Ecol.* **2**, 89 (1977); P. Niemela, J. Tahvanainen, J. Sorjonen, T. Hokkanen, S. Neuvonne, *Oikos* **39**, 164 (1982); H. F. Rowell, *Entomol. Exp. Appl.* **24**, 41 (1978); D. R. Strong, J. H. Lawton, T. R. E. Southwood, *Insects on Plants* (Blackwell, Oxford, 1984).
51. L. R. Fox, *Am. Zool.* **21**, 853 (1981) P. D. Coley, thesis, University of Chicago (1981).
52. T. R. E. Southwood, *J. Anim. Ecol.* **46**, 337 (1977); R. H. Whittaker, in *Unifying Concepts in Ecology*, W. H. van Dobben and R. H. Lowe-McConnell, Eds. (Junk, The Hague, 1975), pp. 169-181.
53. J. O. Wolff and J. Cowling, *Can. Field Nat.* **95**, 85 (1981).
54. D. G. Dodds, *J. Wildl. Manage.* **24**, 53 (1960).
55. E. Pulliainen and K. Loisa, *Ann. Zool. Fenn.* **5**, 220 (1968).
56. J. P. Bryant, unpublished observations.
57. D. R. Klein, *Proc. Int. Congr. Game Biol.* **13**, 266 (1977).
58. I. A. Bookhout, *Mich. Dept. Conserv. Res. Develop. Rep.* **38** (1965).
59. E. Pulliainen, *Ann. Zoo. Fenn.* **9**, 17 (1972).
60. R. D. Boertje, thesis, University of Alaska, Fairbanks (1981).
61. M. Aleksjuk, *Ecology* **51**, 264 (1970).
62. G. O. Batzli and H. G. Jung, *Arct. Alp. Res.* **12**, 483 (1980).
63. G. O. Batzli and S. T. Sobaski, *ibid.*, 501.
64. R. E. Pegau, G. N. Bos, K. A. Kneiland, *Caribou Food Habits* (Alaska Department of Fish and Game, Juneau, 1973), vol. 14.
65. M. A. Robus, thesis, University of Alaska, Fairbanks (1981).
66. P. J. Kuropat, thesis, University of Alaska, Fairbanks (1984).
67. G. I. Karaeuj, in *Reindeer Husbandry*, P. S. Zhigunov, Ed. (Izdatel'stvo sel'skokhozyaistvennyx Literaturnyx Zhurnalov, Plakatov, Moskva, 1961), pp.129-176.
68. Agradecemos a M. Aide, D. Davidson, M. Geber, T. Kursar, and B. Stubblefield por las discusiones. Este trabajo recibió el apoyo de la NSF beca DEB-820 7170 (para F. S. C.) y de los fondos de la Universidad de Utah (a P. D. C.).