

Importancia de la diversidad genética sobre la defensa química de plantas y las comunidades de herbívoros

Pérez López Griselda¹, González-Rodríguez Antonio², Oyama Ken³ & Cuevas-Reyes Pablo¹✉

¹Laboratorio de Ecología de Interacciones Bióticas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, Morelia Michoacán, México. C.P. 58060.

²Laboratorio de Genética de la Conservación, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.

³Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México.

Resumen

Los procesos ecosistémicos se centran en el flujo de energía y la dinámica de nutrientes, en un entorno específico que depende de las interacciones entre especies. Por lo tanto, se espera que los efectos de la genética de las plantas varíe en respuesta al ambiente y a factores bióticos entre los diferentes organismos. Estudios sobre genética de las comunidades han demostrado que la variación genética de una sola especie de planta puede influir sobre la comunidad de especies asociadas que interactúan con ésta. Por lo tanto, la diversidad genética presente en una comunidad ayuda a explicar la estructura ecológica de la misma y sus interacciones entre especies.

Evaluar la influencia de la diversidad genética y de la constitución química de las plantas sobre la estructura de interacciones multi-tróficas, es de gran importancia para entender la magnitud de factores genéticos y de defensa química foliar con factores ecológicos, tales como la depredación, el parasitismo y el mutualismo. Por lo tanto, este artículo analiza, discute y resalta la importancia que tiene la genética de las comunidades de plantas sobre los ensamblajes de comunidades de especies de insectos herbívoros vía la composición de metabolitos secundarios de plantas.

Palabras clave: *Genética de comunidades, Defensa química en plantas, Ensamblaje de herbívoros*

Abstract

Ecosystemic processes focus on the energy flow and nutrients dynamic in a particular environment that depend of species interactions. Therefore, we expected that effects of plant genetic on other organisms might differential in a community level. Some studies indicated that plant genetic variation has influence the community structure of herbivores, predators and parasites. To evaluate the potential effects of plant genetic variation on structure and composition of multi-trophic interactions in necessary understand the roll of plant defense as mechanism that affects the diversity of insect herbivores. In this review, we analyze and discuss the importance of plant genetics on structure and composition of herbivorous insect assemblies via plant secondary metabolites composition.

Key Words: *Community ecology, plant chemical defense, herbivore assembly.*

Introducción

El estudio de los factores que afectan la riqueza y abundancia de las especies tanto de plantas como animales es de suma importancia para entender el funcionamiento de los ecosistemas (Whitham *et al.*, 2008; Tack *et al.*, 2010). Los procesos del ecosistema, se centran en el flujo de energía y la dinámica de nutrientes, en un entorno específico que depende de las interacciones entre especies, por lo tanto, se espera que los efectos de la genética de las plantas varíen entre los diferentes organismos (Bailey *et al.*, 2009).

La diversidad de especies puede afectar muchos procesos ecológicos, teniendo impacto sobre la comunidad y los procesos del ecosistema. Sin embargo, poco se conoce acerca de la importancia de la diversidad genética de poblaciones de diferentes especies, sobre la dinámica poblacional y las interacción entre especies (Underwood, 2009; Cook-Patton *et al.*, 2011). Por ejemplo, el

papel que juega la variación fenotípica y genética dentro de una población sobre la estructura de la red trófica de una comunidad ha sido poco estudiado (Moya-Laran, 2011).

La diversidad genética dentro de una especie de planta hospedera puede crear una gran diversidad de hábitats para muchos artrópodos (Underwood, 2009). Por ejemplo, una población diversa de hospederos (i.e. diferentes genotipos) puede crear variación en la calidad del hábitat para sus especies de artrópodos asociados, tal como las condiciones abióticas pueden crear variaciones en la calidad del hábitat entre parches dentro de metapoblaciones o metacomunidades. (ver, por ejemplo, la idea de que las poblaciones locales pueden ser fuentes o vertederos; Pulliam 1988). Cuando los organismos se mueven entre los parches experimentan esta variación que puede tener efectos aditivos y/o no aditivos sobre la dinámica de la población (Hughes *et al.* 2008). Especies y genotipos de plantas individuales difieren en rasgos que influyen en su calidad para el hábitat de herbívoros afectando a largo plazo la dinámica de las poblaciones de insectos (Hunter and Price 1992; Underwood 2007). De tal manera, que en plantas con baja variabilidad genética se predice que la

✉ **Autor de correspondencia:** Pablo Cuevas-Reyes. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Email: pcragalla@gmail.com.

diversidad de artrópodos será baja y la estructura y composición de los mismos será homogénea debido a que se ha reportado que genotipos de plantas similares presentan una composición de artrópodos similar (Bangert, 2006b), por lo tanto, la dinámica de una población dependerá tanto de su medio ambiente y de la composición genética de la población (Hanski y Saccheri, 2006; Underwood, 2009; Smith *et al.*, 2011). En diversos estudios se ha demostrado que la variación genética de las plantas influye en los ensamblajes de artrópodos (Johnson *et al.*, 2006; Whitham *et al.*, 2006; Crawford *et al.*, 2007; Underwood, 2009; Schädler *et al.*, 2010; Smith *et al.*, 2011), así como en las interacciones entre especies (Mooney y Agrawal, 2008; Mooney, 2011). Estudios sobre genética de comunidades han demostrado que la variación genética de una sola especie puede influir fuertemente en la comunidad de las especies asociadas que interactúan, incluyendo microbios (Schweitzer *et al.*, 2008), artrópodos (Johnson y Agrawal, 2005; Keith *et al.*, 2010) y vertebrados (Bailey *et al.*, 2006), teniendo consecuencias ecológicas cuantitativamente similares en comparación con la diversidad de especies (Cook-Patton *et al.*, 2011). Por lo tanto, la diversidad genética de una comunidad ayuda a explicar la estructura ecológica de una comunidad, las interacciones entre especies, incluso algunos estudios sugieren que también ayudan a explicar y entender mejor los eventos de selección natural (Smith *et al.*, 2011). De tal modo, evaluar la influencia de la diversidad genética y de la constitución química de las plantas sobre la estructura de interacciones multi-tróficas, es de gran importancia para entender el efecto de ambos factores (genéticos y defensa química foliar) con factores ecológicos, tales como depredación, parasitismo y mutualismo (Schweitzer *et al.*, 2008).

Este trabajo está enfocado en resaltar la importancia que tiene la genética de las comunidades de plantas sobre el ensamblaje de comunidades de especies de insectos herbívoros asociadas a éstas, así como el papel de la composición de metabolitos secundarios de plantas sobre la incidencia de herbívoros. Se pretende resaltar los principales estudios y discutir los diferentes enfoques (bióticos o abióticos), a los cuales se han asociado las diferencias encontradas en los ensamblajes de artrópodos. Se revisó en la literatura ecológica, si la estructura y establecimiento de las comunidades de especies de artrópodos, dependen de la genética y defensa química de las plantas, destacando estudios que resaltan la importancia de otros factores que actúan en conjunto con la genética y la química de la planta para estructurar los ensamblajes tróficos.

La genética de la planta y su papel en el ensamblaje de artrópodos

La diversidad genética de plantas tiene grandes y diferentes efectos sobre las comunidades de plantas, habiendo individuos dentro de una población con mayor o menor diversidad genética. De tal modo que esta variación puede afectar diferencialmente el crecimiento de las plantas, y por lo tanto, el desempeño de los herbívoros que la consumen y a su vez de los niveles tróficos superiores como los parasitoides. Los principales efectos de la variación genética son sobre las tasas de reproducción de los herbívoros, el tiempo de desarrollo y peso de larvas de herbívoros, el tiempo de desarrollo pupal de parasitoides, y las tasas

de depredación de herbívoros por enemigos naturales (Johnson, 2008; Mooney y Agrawal, 2008), que en general afectan la estructura de la comunidad de herbívoros (Schädler *et al.*, 2010) (ver **figura 1**). Por ejemplo, Johnson & Agrawal (2005) muestran que las diferencias genotípicas entre plantas representaron hasta el 41% de la variación en la diversidad de artrópodos, afectando así mismo la riqueza, la abundancia y la biomasa de las plantas.

Igualmente, la diversidad genética de las plantas tiene el po-

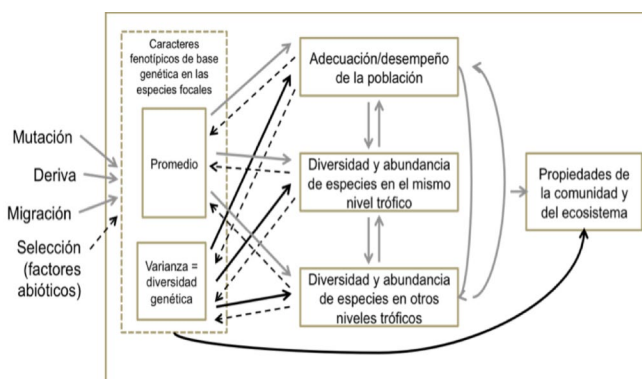


Figura 1. Efectos directos e indirectos de la diversidad genética sobre las propiedades ecológicas de poblaciones, comunidades y ecosistemas. Las líneas negras indican las consecuencias ecológicas directas de la diversidad genética per se; líneas de puntos negras indican los efectos de la selección natural que dependen de la diversidad genética; y las líneas grises representan los efectos causales que no están directamente relacionados con la diversidad genética per se. Tomado de Hughes *et al.* 2008.

tencial de afectar, indirectamente, cada uno de los niveles que integran una red trófica, modificando con ello la estructura de la red (Hochwender y Fritz, 2004; Schädler *et al.*, 2010; Moya-Laran, 2011), desde microbios y hongos (Bailey *et al.*, 2008), hasta depredadores como aves (Bailey *et al.* 2006) y mamíferos (Parker *et al.*, 2010) incluso afecta y/o modifica la acumulación de carbono y el ciclo del nitrógeno del suelo (Schweitzer *et al.*, 2004; Whitham *et al.*, 2008). Hay dos medios básicos por los cuales el genotipo de la planta podría influir en los niveles tróficos superiores y la estructura de la comunidad. En primer lugar están los efectos directos de las características de la planta, que pueden a su vez propagarse a través de las cadenas alimentarias como una serie de cadenas de interacciones directas (“interacción de cadenas” *sensu* Wootton 1994). Bajo este escenario, la estructura de la comunidad difiere entre los genotipos de plantas, pero sobre una base per cápita de las interacciones entre especies de artrópodos residentes que permanecen sin cambios. En segundo lugar, las características de las plantas pueden modificar la forma de las interacciones por pares entre los miembros de la comunidad de artrópodos (“Modificación de la interacción” *sensu* Wootton 1994). De tal modo, podemos estar ante un escenario evolutivo si el genotipo de la planta influye indirectamente sobre la abundancia de los depredadores a través de cambios en la abundancia de herbívoros versus cambios en las interacciones depredador-herbívoros (i.e. cadena de interacción y modificación de la interacción, respectivamente) teniendo implicaciones en el proceso de coevolución entre las plantas y los artrópodos residentes (por ejemplo, si los depredadores indirectamente seleccionan caracteres de la planta) y sobre la estructura de la comunidad

(por ejemplo, la relativa abundancia de depredadores y herbívoros) (Money & Agrawal 2008)

Los efectos de la variación genética de plantas pueden ser indirectos, pero igualmente influir en la estructura de las comunidades, debido a que la genética de un individuo puede potencialmente cambiar la expresión de genes de otros individuos con los que está interactuando (Moya-Laran, 2011). Por ejemplo, Fritz *et al.* (2003), proponen que la hibridación puede llevar a la ruptura de caracteres de resistencia, resultando en altas densidades de herbívoros sobre las plantas de retrocruza (F1), debido a la epistasis, ya que muchos genes pueden estar afectando la resistencia a los herbívoros en un sistema híbrido de Sauces, y por lo tanto, la recombinación puede romper los efectos de estos genes, y generar mayor abundancia de insectos o consumidores. Igualmente Hochwender y Fritz (2004), sugieren que la recombinación en especies de Sauces, específicamente entre *Salix eriocephala* y *S. sericea*, lleva a la ruptura de combinaciones de genes que afecta la localización de hospederos o la aceptación de algunos herbívoros, demostrando que la estructura de la comunidad de insectos herbívoros en este sistema híbrido de sauces se conforma por las diferencias genéticas entre especies parentales y las clases genéticas de híbridos, resultado del efecto epistático. Por lo tanto, los cambios en la estructura de la comunidad pueden influir en las interacciones interespecíficas.

La preferencia de algunos herbívoros para seleccionar el hospedero sobre el cual van ovipositar, se ha demostrado que tiene una base genética que determina este comportamiento, tal es el caso de plantas de *Solidago altissima*, donde el genotipo de la planta es un factor significativamente importante que determina la preferencia para ovipositar de los insectos inductores de agallas, y así mismo afecta el desempeño de los inductores de agallas (Cronin y Abrahamson, 2001). Por lo tanto, interferir en el reconocimiento del hospedero puede ser más importante y un paso previo a la resistencia durante el proceso de defensa anti-herbívoro por insectos, ya que los cambios en el reconocimiento de la planta hospedera son la primera etapa crítica que determina la selección de la planta hospedera para ovipositar (Fritz *et al.*, 2003). Otro punto de estudio reciente e importante que se le ha atribuido a la variación genética de las plantas, es el hecho de que puede influir en la distribución de especies que funcionan como ingenieros del ecosistema, alterando la composición de las especies de artrópodos asociados a sus plantas hospederas, tal es el caso del insecto inductor de agallas *Rhopalomyia solidaginis*, que ataca a plantas de *Solidago altissima*, en el cual claramente la abundancia y distribución de los insectos inductores de agallas está en función del genotipo de la planta hospedera, lo cual genera cambios a nivel de paisaje en la estructura y diversidad de la comunidad de artrópodos (Crawford *et al.*, 2007). Sin embargo, aún pocos son los estudios que han demostrado que el genotipo de la planta hospedera puede influir en la distribución de estos grupos (Martinsen *et al.*, 2000; Bailey *et al.*, 2004).

Como se mencionó anteriormente, en diversos estudios se ha demostrado que la variación genética de las plantas influye en el ensamblaje de artrópodos (Whitham *et al.*, 2006; Johnson *et al.*, 2006; Crawford *et al.*, 2007; Schädler *et al.*, 2010; Smith *et al.*, 2011). Por ejemplo, Bangert *et al.* (2006b) establecieron la hipótesis de “La regla de similitud genética”, la cual predice que

comunidades de plantas genéticamente similares presentan una composición de artrópodos similares, por lo tanto, la estructura de la comunidad puede predecirse con más exactitud cuando la composición genética de la planta se conoce, debido a que ciertas especies son capaces de detectar diferencias entre complejos de árboles híbridos y árboles parentales que de otra manera sería necesario realizar análisis moleculares para diferenciarse. De tal modo, se puede inferir que especie de árbol es el parental y cual es la especie híbrida acorde a la composición y estructura de artrópodos. Sin embargo, existe un estudio de Tack *et al.*, (2010), donde se estimó el efecto del genotipo de individuos de *Quercus robur*, la ubicación espacial y la interacción de estos dos factores sobre la estructura de la comunidad de insectos herbívoros, que contradice lo anterior, indicando que la distribución espacial de plantas juega un papel importante en estructurar estas comunidades de insectos, tanto en una escala de paisaje como regional, mientras que el genotipo de la planta hospedera parece de importancia secundaria explicando un bajo porcentaje de la variación encontrada. La mayoría de los experimentos realizados en este tipo de estudios que son extremadamente controlados, donde se incluyen especies de plantas con niveles particularmente altos de variación genética y un gran número de especies híbridas, se ha corroborado que el genotipo de la planta es el responsable de explicar la estructura y composición de insectos asociados a estas plantas hospederas, y por lo tanto, el resultado no puede ser aplicable a una gama más amplia de comunidades. A pesar de que algunos estudios consideran a la variación genética de plantas como un factor secundario en la estructuración de las comunidades, son más los estudios que fundamentan que la variación genética de plantas es uno de los principales factores que determina la estructura de las comunidades de insectos (Johnson *et al.* 2006; Whitham *et al.*, 2006; Crawford *et al.*, 2007; Schädler *et al.*, 2010; Smith *et al.*, 2011). Las diferencias en las técnicas de medición de la diversidad genética y los diferentes métodos de muestreo de artrópodos empleados en los diversos estudios pueden explicar las diferencias en los patrones encontrados entre la diversidad genética y la estructura de artrópodos.

En este mismo sentido, se ha determinado que comunidades de plantas que presentan una mayor diversidad genética, la productividad primaria igualmente es mayor (Crutsinger *et al.*, 2006; Johnson *et al.*, 2006), la diversidad genética ayuda a incrementar la resistencia de las comunidades de plantas a las perturbaciones (Hughes y Stachowicz, 2004; Reusch *et al.*, 2005; Crutsinger *et al.*, 2008), en comparación con comunidades de plantas menos diversas genéticamente.

La variación genética de plantas puede afectar fenotipos particulares y los procesos ecológicos en diferentes sistemas de estudio (Bailey *et al.*, 2009). Por lo tanto, mantener la diversidad genética dentro de las poblaciones puede tener consecuencias importantes no sólo para el mantenimiento de las especies claves, sino también para el mantenimiento de toda la red trófica en la cual se encuentran dichas especies, lo cual tiene implicaciones notables para el estudio de la Biología de la Conservación, resaltando un motivo importante para preservar la diversidad genética de las especies (Moya-Laran, 2011).

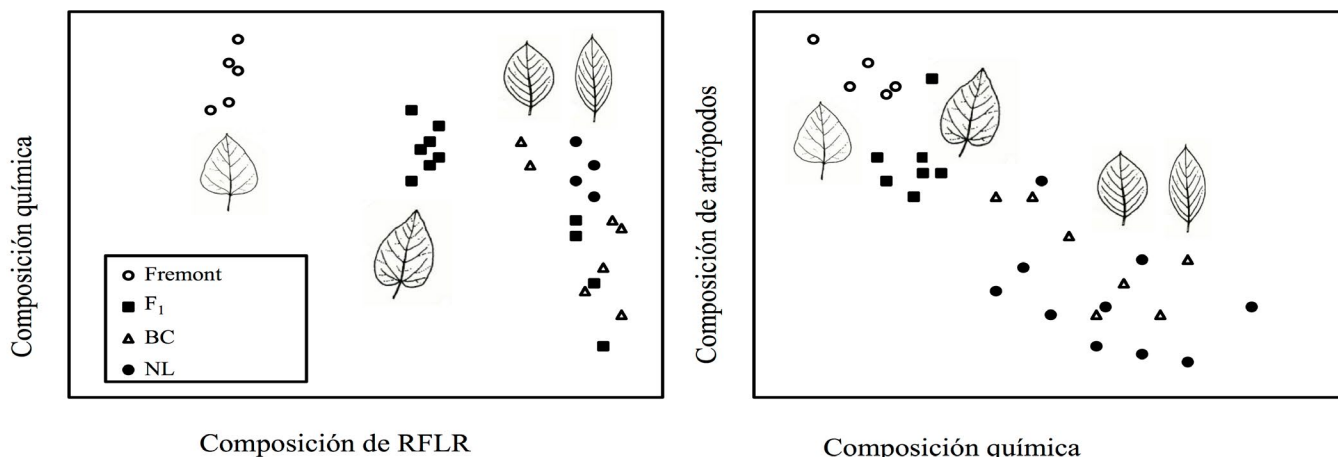


Figura 2. Resultados del procedimiento NDMS (Escala no métrica multidimensional) representan la genética de los álamos, la química y la composición de artrópodos en un invernadero. Los tres factores exhiben patrones similares para cada tipo de cruce. La composición en los tipos de cruce F1 son intermedios entre el Fremont y los tipos de cruce de hoja ancha, y entre los de retrocruza y los tipos de cruce de hoja ancha, son muy similares. Cada punto representa la composición de un solo árbol individual. Donde los puntos más cercanos en espacio de ordenación son más similares que los puntos más distantes. El gráfico (a) muestra la correlación de la composición química con la composición genética, y el gráfico (b) muestra la correlación de la composición de artrópodos con la composición química. (Datos tomados de Bangert *et al.* 2006.)

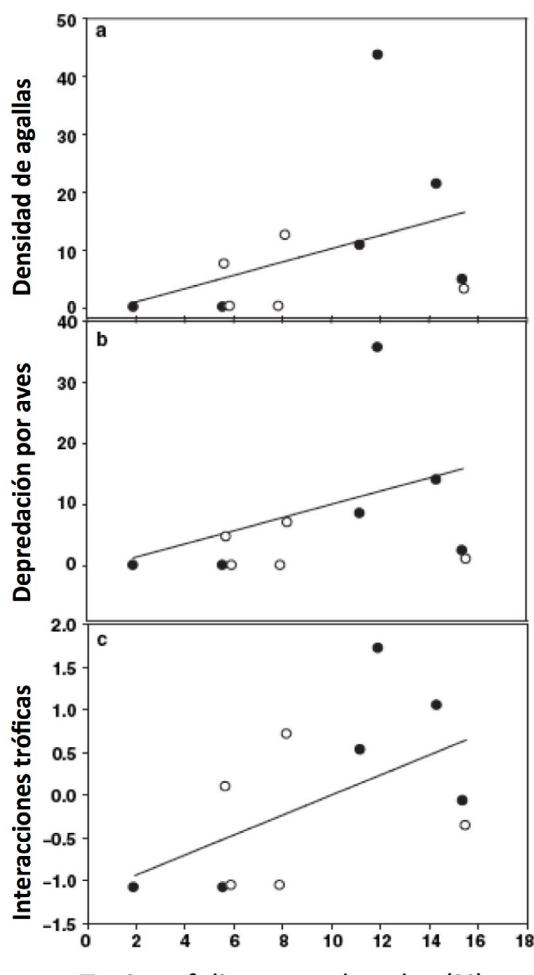


Figura 3. En un invernadero de 13 años de antigüedad, los taninos condensados se relacionaron con la densidad de agallas (a), depredadores aéreos (b) y su interacción (c). Las correlaciones genéticas muestran que los taninos condensados incrementaron su peso seco de 2% a 15%, la abundancia de agallas y los depredadores aéreos también se incrementaron. Los puntos negros son los híbridos de retrocruza y los puntos blancos son los álamos puros. (Datos tomados de Bailey *et al.* 2006.)

La diversidad genética y química secundaria de las plantas como alternativa para el entendimiento de la estructura de las comunidades de insectos herbívoros

Diferentes estudios han demostrado que la diversidad genética de las plantas determina su composición química foliar (Bangert *et al.*, 2006b; Wimp *et al.*, 2007). Por ejemplo, es un experimento de invernadero se encontró que árboles de especies del género *Populus* con una alta similitud genética presentaron tanto una composición química similar como una composición de artrópodos similar, indicando un potencial de enlace intermedio entre los genes de las plantas y la composición y la comunidad de artrópodos. Resultados similares se encontraron en poblaciones naturales de álamos (Bangert *et al.*, 2006b). (Figura 2), lo cual sugiere que la química foliar de las plantas es un mecanismo importante por el cual la diversidad genética de la planta afecta la composición de la comunidad de artrópodos (Wimp *et al.*, 2007) (ver figura 2), debido a que los metabolitos secundarios de plantas tienen efectos directos sobre las interacciones planta-herbívoro-parasitoide, actuando como disuasivos de la alimentación, alterando la fisiología y el desarrollo de los herbívoros, así mismo reduciendo su crecimiento e incrementando su mortalidad (Lill y Marquis 2001). Por ejemplo, Forkner *et al.* (2004), en un estudio con *Quercus velutina* y *Q. alba* reportan que la abundancia y riqueza de insectos herbívoros masticadores de hojas está relacionado negativamente con la concentración de taninos condensados foliares y la variación en la concentración de taninos condensados explica los cambios en la estructura de la comunidad de herbívoros.

De tal forma, los metabolitos secundarios de las plantas afectan directamente la diversidad y estructura de la comunidad de herbívoros a través de los diferentes niveles tróficos que conforman la red trófica (Harvey *et al.*, 2003; Hochwender y Fritz, 2004; Schädler *et al.*, 2010), ya que los metabolitos secundarios de las plantas no solo tienen efectos sobre sus herbívoros, si no que también pueden tener efectos negativos sobre los enemigos naturales de éstos (Chaplin-Kramer, *et al.*, 2011). Como resultado de procesos coevolutivos, algunos herbívoros especialistas

han desarrollado la capacidad de superar estas barreras químicas secuestrando estos metabolitos secundarios de sus plantas hospederas, los cuales utilizan como defensa contra una gran variedad de depredadores, y a su vez, estos últimos también han desarrollado la capacidad de evitar los efectos de tales metabolitos (Trigo, 2011). Se considera que pequeños cambios genéticos en las plantas pueden tener grandes consecuencias en los niveles tróficos superiores afectando las interacciones entre especies y el flujo de energía (Bailey *et al.*, 2006). Incluso se ha reportado que algunos metabolitos secundarios se encuentran implicados en el reconocimiento del hospedero y la estimulación de la oviposición en algunas especies de herbívoros (Fritz *et al.*, 2003). Bailey *et al.* (2006) muestran una correlación genética entre la fitoquímica de los genotipos individuales de árboles, de *Populus* con la densidad de herbívoros y la intensidad de la depredación por aves de estos herbívoros, habiendo una heredabilidad significativa de estas interacciones y dónde la base genética de estas interacciones tendió a aumentar a través de los niveles tróficos, lo que sugiere que pequeños cambios genéticos en el fenotipo de los álamos podrían tener mayor consecuencias en los niveles tróficos más altos afectando a las interacciones entre especies y el flujo de energía.

Wimp *et al.* (2007), determinaron que la genética de la planta juega un papel importante en la producción de metabolitos secundarios en un sistema de álamos. Se ha documentado que la química secundaria de la planta no sólo juega un gran papel en la estructuración de las comunidades de artrópodos herbívoros, sino que también está influenciada por la genética de plantas (Hamilton *et al.* 2001; Rehill *et al.* 2005), y por lo tanto la química secundaria representa un mecanismo importante entre la variación genética de las plantas y la estructura de la comunidad de artrópodos. Por ejemplo, la variación genética en *Salix*, *Populus* y *Betula* conduce a diferencias en taninos condensados y otros compuestos fenólicos (Nichols-Orians *et al.* 1993; Hwang y Lindroth 1997; Laitinen *et al.* 2005), que también influyen en las poblaciones y comunidades de artrópodos herbívoros (Hwang y Lindroth 1997; Forkner *et al.* 2004).

En otro estudio realizado por Bailey *et al.* (2006) reporta un patrón similar, ellos se plantearon la hipótesis sobre si la comunidad trófica conformada de álamos, un herbívoro y una ave depredadora pueden también relacionarse a la estructura genética y química del árbol hospedero, y encontraron que existe una correlación entre la fitoquímica (taninos condensados), genotipos de álamos, la densidad de herbívoros y la intensidad de la depredación de herbívoros por aves (**Figura 3**). Harvey *et al.* (2003) demostraron diferencias en el desempeño de parasitoides en función de la calidad de la planta hospedera. Otros estudios reportan que el genotipo de las plantas explica entre el 50-100% de la variación fenotípica en la producción de metabolitos secundarios (Hamilton *et al.*, 2001). Hochwender y Fritz (2004), sugieren ver la estructura de la comunidad de insectos herbívoros como una proyección de la calidad de la planta, fundada en la variación genética de plantas. Sin embargo, faltan más estudios donde consideren la relación entre la química foliar y la genética de las plantas con otros factores como la disponibilidad y calidad de los recursos nutricionales, debido a que Schädler *et al.*, (2010) sugieren que la diferencia en la reproducción de áfidos sobre los diferentes genotipos de plantas hospederas no sólo es un efecto

de la disponibilidad de recursos, sino también de la calidad de los recursos, lo cual sugiere que son varios factores a considerar en los estudios de química foliar.

Interacción entre genes-ambiente y su importancia en la estructuración del ensamblaje de especies en las comunidades

Se sabe que la variación genética de las plantas influye en los ensamblajes de artrópodos y las interacciones entre especies (Johnson *et al.*, 2006; Whitham *et al.*, 2006; Crawford *et al.*, 2007; Schädler *et al.*, 2010; Mooney, 2011; Smith *et al.*, 2011). Sin embargo, existen puntos de vista contrarios sobre los factores que estructuran las comunidades de artrópodos. Algunos estudios sugieren que estas influencias puede estar supeditada a las condiciones ambientales locales (Smith *et al.*, 2011), de manera más general sugieren que los procesos espaciales pueden ser más importantes en la estructuración de las comunidades de insectos, y que el impacto espacial incluso puede relegar el genotipo de la planta hospedera a un papel secundario. (Tack *et al.*, 2010). Bailey *et al.*, (2009) demuestran que los organismos y procesos ecológicos responden en mayor medida a factores genéticos de las plantas en comparación con factores ambientales. Otros estudios sugieren un efecto interactivo y sinérgico de la variabilidad genética de la planta con los factores abióticos, como el estrés ambiental sobre la estructura de las comunidades de artrópodos que las integran (Kanaga *et al.*, 2009). Hipótesis recientes en la investigación de genética de ecosistemas han sugerido que a medida que aumenta la variación del ambiente, la fuerza de los efectos genéticos de las plantas disminuye (Johnson y Agrawal, 2005; Bangert *et al.*, 2006a). Por ejemplo, la estructura de la comunidad y la distribución de las especies de insectos herbívoros se ven fuertemente afectados por la configuración espacial que presentan el encino *Quercus robur*, mientras que el genotipo de la planta parece tener solo importancia secundaria sobre la estructura de las comunidades de insectos (Tack *et al.*, 2010). Por el contrario, se observó que el genotipo de la planta *Rhopalomyia solidaginis*, es el principal factor que determina la abundancia de insectos inductores de agallas en esta especie de sauce, mientras que los factores, abióticos y espaciales no afectan la abundancia de insectos (Crawford *et al.*, 2007). Por el momento, existe controversia sobre la importancia de la genética de plantas y los factores abióticos como estructuradores de las comunidades de insectos. Sin embargo, un punto que se debe considerar es el efecto de ambos factores de acuerdo al sistema de estudio y/o los posibles efectos sinérgicos de ambos factores. Sin embargo, resulta relevante la búsqueda de patrones para el entendimiento de los procesos involucrados. Por ejemplo, Smith *et al.* (2011) encuentran que tanto la genética de planta y la variación del medio ambiente en conjunto influyen sobre la variación de la abundancia de agallas, la depredación y el tamaño de la agalla, así como la adecuación de áfidos, en una comunidad de especies de álamos. Schädler *et al.* (2010) afirman que la variabilidad genética de plantas no sólo afecta la disponibilidad de recursos, sino también la calidad de los mismos, ya que encuentran que la variabilidad genotípica de *Elytrigia repens*, genera diferencias en el valor nutritivo de la planta para sus fitófagos, modificando desde el crecimiento la planta hospedera, hasta la reproducción y desempeño

de los áfidos, así como algunas características de desempeño de los parasitoides y depredadores. Por su parte Kanaga *et al.* (2009), en su experimento de la posible interacción de la variabilidad genética de plantas de álamos y el estrés hídrico (tratamientos de riego), sobre la comunidad de artrópodos terrestres, encuentran que el estrés hídrico puede cambiar sustancialmente la naturaleza de las interacciones de entre plantas-artrópodos, debido a que la variabilidad genética del álamo y su interacción con el estrés hídrico afecta negativamente la comunidad de artrópodos.

La variación genética de las plantas igualmente tiene efectos sobre ciertos procesos del ecosistema, por ejemplo, en el proceso de mineralización del nitrógeno las plantas efectivamente determinan el entorno de nutrientes y afectan a su propia condición física a través de interacciones con los microorganismos del suelo (Schweitzer *et al.*, 2008). Por su parte Crutsinger *et al.* (2006), demostraron que la variabilidad genética de especies de *Solidago altissima*, determina la estructura y la diversidad de la comunidad de artrópodos e incrementa la productividad primaria neta del sotobosque debido no solo a la variabilidad genética de la planta, sino por aumento en la diversidad de recursos disponibles para los herbívoros. Por lo tanto, podemos destacar que el ensamblaje de artrópodos y las interacciones entre especies, al igual que los procesos del ecosistema, se centran en la energía y la dinámica de nutrientes, así como sobre la variabilidad genética de las comunidades de plantas.

Consideraciones finales

Recientemente se ha incrementado el número de estudios sobre el papel de la composición genética de plantas sobre la estructura y ensamblaje de artrópodos, donde se resalta la importancia de la identidad genética, la variabilidad genética de las especies y las interacciones tróficas dentro de un contexto de ecología de comunidades (Adams *et al.*, 2011). Por lo tanto, se considera que pequeños cambios genéticos en las plantas pueden tener grandes consecuencias en los niveles tróficos superiores afectando las interacciones entre especies y el flujo de energía (Bailey *et al.* 2006).

El estudio de la variabilidad genética es importante debido a que tiene efectos sobre diferentes procesos ecológicos de las comunidades de plantas, como la preferencia de algunos herbívoros para seleccionar el hospedero (Cronin y Abrahamson, 2001), la distribución de especies que funcionan como ingenieros del ecosistema (Martinsen *et al.* 2000; Bailey *et al.*, 2004; Crawford *et al.*, 2007), la composición de metabolitos secundarios presentes en las plantas (Harvey *et al.*, 2003; Hochwender y Fritz, 2004; Wimp *et al.*, 2007; Schädler *et al.*, 2010), en la mineralización del nitrógeno (Schweitzer *et al.*, 2008), en el incremento de la productividad primaria neta del sotobosque (Crutsinger *et al.* 2006), por mencionar algunos. Todos estos procesos tienen efectos sobre la comunidad de artrópodos afectan directamente la diversidad y estructura de la comunidad de herbívoros a través de los diferentes niveles tróficos que conforman la red trófica.

La regla de similitud propuesta por Bangert *et al.* (2006b) proporcionar un marco evolutivo para investigar el ensamblaje de la comunidad y procesos de interacciones en el ecosistema, al mismo tiempo considera que los factores ambientales se vuelven menos importantes, y la habilidad de los genes para organizar los sistemas biológicos se vuelve un factor primordial.

La hibridación es uno de los procesos que apoya el mantenimiento y la evolución de las interacciones entre especies que se asocian a comunidades de híbridos, representando áreas de especial interés desde la perspectiva de la conservación (Adams *et al.*, 2011), ya que genera un mosaico de diferentes comunidades de especies, por ejemplo de herbívoros, creando variación en las interacciones competitivas y las interacciones de herbívoros con sus enemigos naturales (Hochwender y Fritz, 2004). Estos cambios se atribuyen al efecto epistático, como consecuencia de la hibridación que genera la ruptura de combinaciones de genes de resistencia, teniendo consecuencias en las interacciones interespecíficas (Fritz *et al.*, 2003; Hochwender y Fritz, 2004).

La evidencia empírica sugiere que la dinámica poblacional de los herbívoros, la variabilidad genética de plantas, factores bióticos y abióticos y procesos ecosistémicos deben estudiarse en conjunto, o al menos tomarse en cuenta en futuros estudios sobre interacciones bióticas y conservación de la biodiversidad, debido a que cada sistema de estudio tiene su propia identidad y puede verse afectado por más de un factor, de los antes mencionados. Por ejemplo, en la conservación de especies, se debe tomar en cuenta de igual manera tanto la pérdida de las especies, así como la pérdida de los genotipos, ya que pueden tener grandes implicaciones en los procesos del ecosistema (Crutsinger *et al.*, 2006). Mientras que en otros sistemas de estudio el genotipo de una especie puede quedar en segundo plano, siendo de mayor relevancia los procesos del ecosistema (Tack *et al.*, 2010). De tal manera, la variación genética de plantas no siempre tiene efectos importantes en todas las especies en todos los ambientes (Bailey *et al.* 2009). Sin embargo, son más los estudios que fundamentan que la variación genética de plantas es uno de los factores principales que determina la estructura de las comunidades (Whitham *et al.*, 2006; Johnson *et al.*, 2006; Crawford *et al.*, 2007; Schädler *et al.*, 2010; Smith *et al.*, 2011).

Un mayor énfasis en la comprensión de la genética de comunidades, puede ser un poderoso enfoque para comprender cómo los genes juegan un papel en la formación de las interacciones entre especies y sobre los procesos ecológicos y evolutivos. (Smith *et al.*, 2011). La fusión del estudio de la genética de plantas con los procesos ecológicos de las comunidades y el ecosistema pueden proporcionar un mejor entendimiento de cómo los complejos ecosistemas naturales se forman y se mantienen a lo largo del tiempo evolutivo.

Agradecimientos

Pablo Cuevas-Reyes agradece a la Coordinación de la Investigación Científica de la UMSNH por su generoso soporte financiero.

Referencias

- Adams RI, Goldberry S, Whitham TG, Zinkgraf MS, Dirzo R. 2011. Hybridization among dominant tree species correlates positively with understory plant diversity. *Am. J. Bot.* 98:1623-1632
- Bailey JK, Schweitzer JA, Rehill BJ, Lindroth RL, Martinsen GD, Whitham TG. 2004. Beavers as molecular geneticists: a genetic basis to the foraging of an ecosystem engineer. *Ecology*. 85:603-608

- Bailey JK, Wooley SC, Lindroth RL, Whitham TG. 2006. Importance of species interactions to community heritability: a genetic basis to trophic-level interactions. *Ecol. Lett.* 9:78-85
- Bailey JK, Schweitzer JA, U' beda F, Koricheva J, LeRoy CJ, Madritch MD, Rehill BJ, Bangert RK, Fischer DG, Allan GJ, Whitham TG. 2009. From genes to ecosystems: a synthesis of the effects of plant genetic factors across levels of organization. *Philos. T. R. Soc. B. En prensa*
- Bangert RK, Allan GJ, Turek RJ, Wimp GM, Meneses N, Martinsen GD, Keim P, Whitham TG. 2006a. From genes to geography: a genetic similarity rule for arthropod community structure at multiple geographic scales. *Mol. Ecol.* 15:4215-4228
- Bangert RK, Turek RJ, Rehill B, Wimp GM, Schweitzer JA, Allan GJ, Bailey JK, Martinsen GD, Keim P, Lindroth RL, Whitham TG. 2006b. A genetic similarity rule determines arthropod community structure. *Mol. Ecol.* 15:1379-1391
- Chaplin-Kramer R, Kliebenstein DJ, Chiem A, Morrill E, Mills NJ, Kremen C. 2011. Chemically mediated tritrophic interactions: opposing effects of glucosinolates on a specialist herbivore and its predators. *J. Appl. Ecol.* 48:880-887
- Cook-Patton SC, Mcart SH, Parachnowitsch AL, Thaler JS, Agrawal AA. 2011. A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function. *Ecology.* 92:915-923
- Crawford KM, Crutsinger GM, Sanders NJ. 2007. Host-plant genotypic diversity mediates the distribution of an ecosystem engineer. *Ecology.* 88:2114-2120
- Cronin JT, Abrahamson WG. 2001. Goldenrod stem galler preference and performance: effects of multiple herbivores and plant genotypes. *Oecologia.* 27:87-96
- Crutsinger GM, Collins MD, Fordyce JA, Gompert Z, Nice CC, Sanders NJ. 2006. Plant Genotypic Diversity Predicts Community Structure and Governs an Ecosystem Process. *Science.* 313:966-968
- Crutsinger GM, Souza L, Sanders NJ. 2008. Intraspecific diversity and dominant genotypes resist plant invasions. *Ecol. Lett.* 11:16-23
- Forkner RE, Marquis RJ, Lill JT. 2004. Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecol. Entomol.* 29:174-187
- Fritz RS, Hochwender CG, Brunsfeld SJ, Roche BM. 2003. Genetic architecture of susceptibility to herbivores in hybrid willows. *J. Evol. Biol.* 16:1115-1126
- Hamilton JG, Zangerl AR, DeLucia EH, Berenbaum M. 2001. The carbon-nutrient balance hypothesis. *Its rise and fall. Ecol. Lett.* 4:86-95
- Hanski I, Saccheri I. 2006. Molecular-level variation affects population growth in a butterfly metapopulation. *PLoS. Biol.* 4:0719-0726
- Harvey JA, Van Dam NM, Gols R. 2003. Interactions over four trophic levels: foodplant quality affects development of a hyperparasitoid as mediated through a herbivore and its primary parasitoid. *J. Anim. Ecol.* 72:520-531
- Hwang SY, Lindroth RL. 1997. Clonal variation in foliar chemistry of aspen: effects on gypsy moths and forest tent caterpillars. *Oecologia* 111: 99-108
- Hochwender CG, Fritz RS. 2004. Plant genetic differences influence herbivore community structure: evidence from a hybrid willow system. *Oecologia.* 138:547-557
- Hughes AR, Stachowicz JJ. 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proc. Natl Acad. Sci.* 101:8998-9002
- Hughes AR, Inouye BD, Johnson MTJ, Underwood N, Vellend M. 2008. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecol. Lett.* 11: 609-623
- Hunter, M.D. & Price, P.W. (1992) Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology.* 73: 724-732
- Johnson MTJ, Agrawal A. 2005. Plant genotype and environment interact to shape a diverse arthropod community on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecology.* 86:874-88
- Johnson MTJ, Lajeunesse MJ, Agrawal AA. 2006. Additive and interactive effects of plant genotypic diversity on arthropod communities and plant fitness. *Ecol. Lett.* 9:24-34
- Johnson MTJ. 2008. Bottom-up effects of plant genotype on aphids, ants and predators. *Ecology.* 89:145-154
- Kanaga MK, Latta LC, Mock KE, Ryel RJ, Lindroth RL, Pfrender ME. 2009. Plant genotypic diversity and environmental stress interact to negatively affect arthropod community diversity. *Arthropod-Plant. Inte.* 3:249-258
- Keith AR, Bailey JK, Whitham TG. 2010. A genetic basis to community repeatability and stability. *Ecology.* 91:3398-3406
- Laitinen ML, Julkunen-Tiitto R, Tahvanainen J *et al.* 2005. Variation in birch (*Betula pendula*) shoot secondary chemistry due to genotype, environment, and ontogeny. *J. Chem. Ecol.* 31, 697-717
- Lill JT, Marquis RJ. 2001. The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies. *Oecologia.* 126:418-428
- Martinsen GD, Floate KD, Waltz AM, Wimp GM, Whitham TG. 2000. Positive interactions between leafrollers and other arthropods enhance biodiversity on hybrid cottonwoods. *Oecologia.* 123:82-89
- Mooney KA. 2011. Genetically based population variation in aphid association with ants and predators. *Arthropod-Plant. Inte.* 5:1-7
- Mooney KA, Agrawal AA. 2008. Plant Genotype Shapes Ant-Aphid Interactions: Implications for Community Structure and Indirect Plant Defense. *Am. Nat.* 171:195-205
- Moya-Laran J. 2011. Genetic variation, predator-prey interactions and food web structure. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 366:1425-1437
- Nichols-Orians CM, Fritz RS, Clausen TP. 1993. The genetic basis for variation in the concentration of phenolic glycosides in *Salix sericea*: clonal variation and sex-based differences. *Biochem. Syst. Ecol.* 21: 535-542.
- Parker JD, Salminen JP, Agrawal AA. 2010. Herbivory enhances positive effects of plant genotypic diversity. *Ecol. Lett.* 13:553-563
- Pulliam HR. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.* 132: 652-661
- Rehill B, Clauss A, Wiczorek L *et al.* (2005) Foliar phenolic glycosides from *Populus fremontii*, *Populus angustifolia*, and their hybrids. *Biochem. Syst. Ecol.* 33:125-131
- Reusch TBH, Ehlers A, Haemmerli A, Worm B. 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102:2826-2831

- Schädler M, Brandl R, Kempel A.** 2010. Host plant genotype determines bottom-up effects in an aphid-parasitoid-predator system. *Entomol. Exp. Appl.* 135:162-169
- Schweitzer JA, Bailey JK, Hart SC, Woolbright SA, Whitham TG.** 2004. A genetic component to ecosystem processes: the role of genetic variation, and condensed tannins on soil nitrogen dynamics. *Ecol. Lett.* 7:127-134
- Schweitzer JA, Bailey J K, Fischer DG, LeRoy CJ, Lonsdorf EV, Whitham TG, Hart SC.** 2008. Plant–soil–microorganism interactions: heritable relationship between plant genotype and associated soil microorganisms. *Ecology.* 89:773-781
- Smith DS, Bailey JK, Shuster SM, Whitham TG.** 2011. A geographic mosaic of trophic interactions and selection: trees, aphids and birds. *J. Evol. Biol.* 24:422-429
- Tack AJM, Ovaskainen O, Pulkkinen P, Roslin T.** 2010. Spatial location dominates over host plant genotype in structuring an herbivore community. *Ecology.* 91:2660-2672
- Trigo J. R.** 2011. Effects of pyrrolizidine alkaloids through different trophic levels. *Phytochem Rev.* 10:83-98
- Underwood, N.** (2007) Variation in and correlation between intrinsic rate of increase and carrying capacity. *Am. Nat.* 169: 136-141
- Underwood N.** 2009. Effect of genetic variance in plant quality on the population dynamics of a herbivorous insect. *J. Anim. Ecol.* 78:839-847
- Whitham, TG, Bailey JK, Schweitzer JA, Shuster SM, Bangert RK, LeRoy CJ, Lonsdorf EV, Allan GJ, DiFazio SP, Potts BM, Fischer DG, Gehring CA, Lindroth RL, Marks JC, Hart SC, Wimp GM, Wooley SC.** 2006 A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Rev Genet.* 7: 510-523
- Whitham TG, DiFazio SP, Schweitzer JA, Shuster SM, Allen GJ, Bailey JK Woolbright SA.** 2008. Extending genomics to natural communities and ecosystems. *Science.* 320:492-495
- Wimp GM, Wooley S, Bangert RK, Young WP, Martinsen GD, Keim P, Rehill B, Lindroth RL, Whitham T. G.** 2007. Plant genetics predicts intra-annual variation in phytochemistry and arthropod community structure. *Mol. Ecol.* 16: 5057-5069
- Wootton, J. T.** 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 25:443-466