

Diferencia de daños por herbívoros entre hojas jóvenes de color rojo y verde, ¿podría tratarse de mimetismo vegetal?

Pablo P. Jara Torres

Centro de Estudios Ambientales, Facultad de Ciencias Químicas de la Universidad de Cuenca. Campus Balzay, Av. Víctor Manuel Albornoz y Av. De los Cerezos, CP 010103 Cuenca, Ecuador.

Dirección de Investigación de la Universidad de Cuenca, Av. 12 de Abril, Cuenca, Ecuador.

Autor para correspondencia: pablo.jara@ucuenca.edu.ec

Fecha de recepción: 18 de marzo 2016 - Fecha de aceptación: 2 de mayo 2016

RESUMEN

La presencia de coloración roja en las hojas jóvenes de algunas especies vegetales en los bosques tropicales podría servir como una señal para los herbívoros de la presencia de defensas químicas en las mismas, que tendría como consecuencia el escape al daño por los herbívoros. Los objetivos específicos de este trabajo fueron comparar entre hojas jóvenes verdes y rojas: a) los niveles de daño por herbívoros, b) la dureza y c) la aceptabilidad de tejido vegetal por herbívoros generalistas (saltamontes *Vellea mexicana*). Las hojas jóvenes rojas presentaron significativamente menor daño por herbívoros que las hojas jóvenes verdes; la dureza fue también significativamente menor en las hojas jóvenes rojas, mientras que la aceptabilidad de follaje por herbívoros no mostró diferencia significativa entre los dos tipos de hojas. Se sugiere que la coloración roja podría representar una estrategia efectiva de baja inversión de recursos que estaría permitiendo a las vulnerables hojas jóvenes escapar al daño causado por los herbívoros.

Palabras clave: Daños por herbivoría, hojas jóvenes, coloración rojo y verde, estrategias de defensa, Los Tuxtlas.

ABSTRACT

The presence of red coloration on young leaves of some plant species in tropical forests could serve as signal for herbivores of the presence of chemical defenses, resulting in the escape damage by herbivores. The specific objectives of this study were to compare between green and red young leaves: a) levels of herbivore damage, b) the hardness and c) the acceptability of plant tissue by generalist herbivores (grasshoppers *Vellea mexicana*). Red young leaves had significantly less damage by herbivores than young green leaves; hardness was also significantly lower in the red young leaves, while the acceptability of foliage by herbivores showed no significant difference between the two types of leaves. It is suggested that the red coloration may represent an effective strategy of low investment of resources that would allow vulnerable young leaves to escape the damage caused by herbivores.

Keywords: Damage by herbivory, young leaves, red and green coloring, defense strategies, Los Tuxtlas.

1. INTRODUCCIÓN

La relación trófica más frecuente que ocurre entre las plantas y los animales se define como herbivoría (Coley & Barone, 1996; Kessler & Baldwin, 2002; Agrawal, 2005), esta interacción consiste en el consumo de plantas por parte de los animales (Howe & Jander, 2008) y es fundamental para el mantenimiento de la estructura de las comunidades de organismos (Roldán & Simonetti, 2001; Royo &

Carso, 2005; Novotny *et al.*, 2007; Young *et al.*, 2003), principalmente por ser la relación que permite el paso de la energía química y el carbono almacenado por las plantas (autótrofas) hacia los animales (heterótrofos) (Mariano, 2005, mencionado en Heredia & Ruiz, 2011). El consumo de biomasa foliar por parte de los herbívoros reduce el área fotosintética de las plantas y con ello la capacidad de sintetizar compuestos de carbono, además se produce la pérdida de nutrientes y carbono almacenado en las hojas (Kursar & Coley, 2003; Strauss & Irwin, 2004). Desde el punto de vista de la ecología funcional interesa conocer cuál es el impacto de la herbivoría sobre el crecimiento y distribución de las poblaciones de plantas; mientras que desde el punto de vista de la ecología evolutiva interesa establecer cuáles son las consecuencias de la herbivoría sobre la evolución de atributos morfológicos, fisiológicos y de historia de vida que permiten a las plantas sobrevivir en presencia de los animales que las dañan, ya sea evitando ser atacadas o tolerando el daño (Mariano, 2005, mencionado en Heredia & Ruiz, 2011). En este estudio en particular nos planteamos conocer si el color rojo en hojas nuevas que presentan algunas especies vegetales de los bosques tropicales podría ser el resultado de la influencia de la herbivoría en el proceso de evolución que les estaría permitiendo a las plantas escapar del daño por herbívoros.

En comparación con los bosques templados, las altas tasas de daño por herbívoros en hojas jóvenes en los bosques tropicales sugieren que éstas han experimentado fuertes presiones de selección que han dado como resultado una muy cercana relación entre la historia de vida de los herbívoros y los estados fenológicos de las plantas (Price *et al.*, 1991; Novotny & Basset, 2005). En los bosques tropicales una de las diferencias más importantes en los patrones de daño por herbívoros se da entre hojas maduras y hojas jóvenes en desarrollo (Strauss *et al.*, 2002; Andrew & Hughes, 2005). Se ha observado que los niveles de tasas de daño por herbívoros en hojas jóvenes pueden ser de 5 a 25 veces mayores que en hojas maduras y esto puede estar relacionado con altas calidades nutricionales que presentan las hojas jóvenes (Coley & Barone, 1996; Kursar & Coley, 2003). Los modelos costo-beneficio de defensas por su parte, sugieren que las hojas jóvenes contienen compuestos móviles de pequeño peso molecular, defensas físicas-morfológicas, defensas nutricionales y defensas fenológicas (Kessler & Baldwin, 2002; Stamp, 2003; Frost *et al.*, 2008), es decir una variedad de estrategias para evitar el daño por herbívoros. Una estrategia al parecer limitada, que ha sido observada en las hojas jóvenes de bosques tropicales es el retraso en el enverdecimiento de las mismas antes de que maduren (Coley & Barone, 1996; Dominy *et al.*, 2002; Chaves, 2007). Algunas de esas especies vegetales que retrasan la producción de clorofila presentan hojas nuevas o primordios foliares de color rojo. Esta observación nos lleva a sugerir que la presencia de coloración roja sólo en las hojas nuevas podría servir también como una señal para los herbívoros de la presencia de defensas químicas en las mismas. Una consecuencia de esto sería el escape al daño por los herbívoros. El objetivo de este estudio fue evaluar esa hipótesis comparando el daño ocasionado por herbivoría, las durezas, y la aceptabilidad por herbívoros generalistas entre las hojas jóvenes verdes y rojas en una selva tropical lluviosa.

La coloración roja en hojas nuevas podría servir como una estrategia de mimetismo para las plantas frente a la herbivoría, se ha visto por ejemplo en un estudio reciente que 4 de 7 especies con hojas nuevas rojas no contienen metabólicos para defensa de los herbívoros (Karageorgou *et al.*, 2008). Es decir, la coloración roja de hojas nuevas en algunas especies vegetales puede estar asociada al contenido de defensas químicas y en otras especies no. El mimetismo de los vegetales es fruto de la selección natural: atrae a los polinizadores y ahuyenta a los depredadores (Barret, 1987; Provenza *et al.*, 2000; Lev-Yadun & Inbar, 2002; Lev-Yadun & Gould, 2009). Si encontramos evidencia de que el color rojo (y no los metabolitos de defensa) de las hojas nuevas de los bosques tropicales les permite a las plantas disminuir los daños por herbivoría, podríamos sugerir que esa adecuación del color en las hojas nuevas representa una estrategia de mimetización efectiva que les estaría permitiendo a algunas especies aparentar no ser buen alimento y evitar de esta forma ser atacadas por los herbívoros.

2. MÉTODOS

2.1. Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en octubre de 2002 en la Estación Biológica Los Tuxtlas, ubicada al sur del Estado de Veracruz en México (18°30'-18°40'N y 95°03'- 95°10'O). La estación ocupa un rango

altitudinal entre 150 y 530 msnm. Esta área está localizada en una zona lluviosa (precipitación media anual: 4900 mm), con una época de secas entre marzo y mayo; y una época de lluvias entre junio a febrero (Estrada & Coates-Estrada, 1983). El tipo de vegetación corresponde a Selva Alta Perennifolia (Miranda & Hernández, 1963) con elementos arbóreos que llegan a alcanzar 40 o más metros de altura. El área de la estación es un mosaico de vegetación caracterizado por áreas de selva mezcladas con cultivos, pastizales y acahuales o áreas en donde la selva está en proceso de regeneración (Mendoza *et al.*, 2005).

2.2. Establecimiento de las unidades de muestreo

En la Estación Biológica “Los Tuxtlas” se realizaron recorridos por dos senderos que estaban al borde de la carretera y dos senderos que estaban al interior del bosque. En ambos casos se trata de lugares con presencia de vegetación secundaria; es decir, sitios perturbados en regeneración. Se localizaron especies de plantas dicotiledóneas que tenían el primordio foliar u hoja joven de color rojo y la especie planta vecina similar en tamaño más próxima con hoja joven de color verde. En los senderos que estaban hacia el interior del bosque no se encontraron prácticamente plantas con hojas jóvenes rojas, a excepción de una sola.

2.3. Medición de los índices de daño por herbívoros

Se recolectaron el mayor número posible de hojas jóvenes rojas por planta que se encontraron y un número parecido de hojas jóvenes verdes de la planta vecina más similar en tamaño. En total se colectaron 35 pares de plantas. La herbivoría se midió en laboratorio utilizando el Índice de Herbivoría IH (Domínguez & Dirzo, 1995) que consiste en observar el área foliar consumida y asignarles los rangos de 0 (para 0% de herbivoría), 1 (1-6%), 2 (6-12%), 3 (12-25%), 4 (25-50%) y 5 (>50%); y luego calcular las medias para cada una de las plantas muestreadas (en este caso 35 plantas con hojas jóvenes rojas y 35 plantas con hojas jóvenes verdes). Se utilizó el IH de Domínguez y Dirzo porque éste ha sido probado con éxito varias veces para medir las tasas de herbivoría en diferentes estudios realizados en los Tuxtlas.

2.4. Medición de dureza de las hojas

La medida de la dureza se realizó con un penetrómetro, del cual se obtiene una medición en gramos. La dureza de las hojas se midió en 35 pares de plantas (plantas con hojas jóvenes rojas y plantas con hojas jóvenes verdes). Se tomaron dos mediciones y se calculó la media para cada hoja joven, tanto roja como verde.

2.5. Aceptabilidad de tejido vegetal por herbívoros generalistas

Para evaluar la aceptabilidad del tejido vegetal se seleccionaron herbívoros generalistas, en este caso grillos (ortópteros). Una vez capturados, en el laboratorio se escogieron 8 individuos que aparentemente eran de la misma especie (*Vellea mexicana*), y a su vez presentarían un tamaño similar. Todos fueron sometidos a una misma dieta (se los alimentó con lechuga) durante 2 horas. Seguidamente, se les puso en ayuno por un período de 3 horas. Se colocó un insecto por caja de Petri totalizando 8 réplicas. Previamente se colocó un cuadrado de 2x2 cm de tejido vegetal (ya sea de hojas jóvenes verdes o rojas) por caja. Después de 10 horas se retiraron a los ortópteros y se midió con papel milimétrico la cantidad de área foliar consumida (mm²) en los dos tipos de hojas.

2.6. Análisis de datos

Para evaluar los índices de daño por herbívoros, la dureza y la aceptabilidad de tejido vegetal por herbívoros generalistas en hojas jóvenes rojas y verdes se utilizó la prueba de Wilcoxon para muestras pareadas. Se utilizó esa prueba debido a que la distribución de datos no mostró una curva normal.

3. RESULTADOS

3.1. Daños por herbívoros

Las hojas jóvenes rojas sufrieron un daño por herbívoros significativamente menor (0 - 0.108 - 0.459 - 1 - 1)¹ que las hojas jóvenes verdes (0 - 0.75 - 1.2 - 3 - 4.18)¹; hojas rojas: $\bar{X}=0.477$, $\sigma=0.394$; hojas verdes: $\bar{X}=1.660$, $\sigma=1.250$; $F=10.06$; $p<0.00001$, $n=35$ (ver la Figura 1).

3.2. Dureza de las hojas

Las hojas jóvenes verdes fueron significativamente más duras (9 - 21 - 25.5 - 27 - 43)¹ que las hojas jóvenes rojas (3 - 8 - 9 - 10 - 15)¹; hojas rojas: $\bar{X}=8.970$, $\sigma=2.604$; hojas verdes: $\bar{X}=24.364$, $\sigma=6.214$; $p=0.011$, $n=33$ (ver la Figura 2).

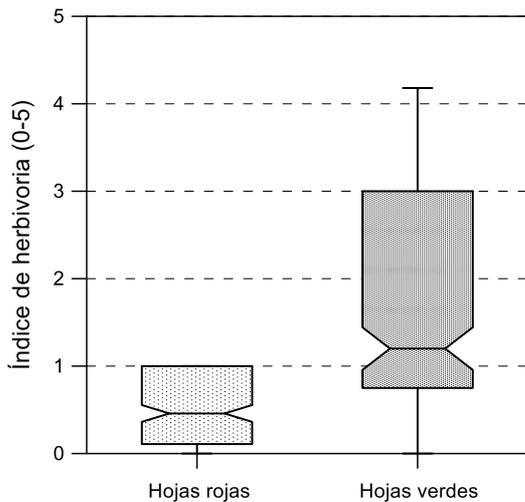


Figura 1. Índices de herbivoría en plantas con hojas jóvenes de color rojo y plantas con hojas jóvenes de color verde.

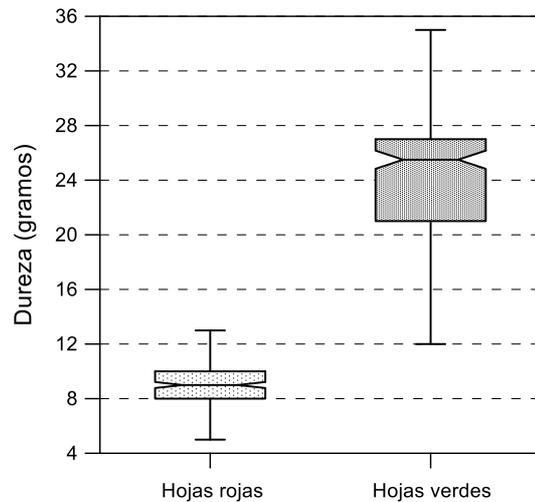


Figura 2. Dureza de hojas jóvenes verdes y rojas.

3.3. Aceptabilidad de tejido por herbívoros generalistas

No se observaron diferencias significativas en la aceptabilidad de tejido vegetal entre hojas jóvenes verdes y rojas (hojas rojas: $\bar{X}=25.63$, $\sigma=56.5$; hojas verdes: $\bar{X}=19.5$, $\sigma=29.43$; $p=0.75$, $n=8$).

4. DISCUSIÓN

Considerando que la dureza de las hojas jóvenes de los bosques tropicales está asociada a la producción de metabolitos secundarios para defensa (Coley & Aide, 1991; Coley & Kursar, 1996; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2003), las hojas jóvenes rojas al ser menos duras que las hojas jóvenes verdes probablemente contienen muy pocos compuestos químicos de defensa. Por ello, es lógico pensar que deberían haber presentado más daño por herbívoros; sin embargo, se encontró que las hojas jóvenes verdes fueron las más atacadas. Por su parte también, el hecho de no haber encontrado diferencias entre hojas jóvenes rojas y verdes en la aceptabilidad de tejido vegetal por herbívoros generalistas, sugiere que ambos tipos de hojas podrían tener características similares con respecto a la palatabilidad y respalda que la adecuación de color rojo en las hojas nuevas les estaría efectivamente permitiendo a las

¹ Las Figuras 1 y 2 son diagramas de caja que suministran información sobre los valores mínimo y máximo, los cuartiles Q1 (25%), Q2 o mediana (50%) y Q3 (75%).

plantas escapar de ser comidas. Aunque no lo consideramos desde el comienzo de la investigación, los resultados de este trabajo son consistentes también con el hecho de que existe evidencia contundente de que la mayoría de los insectos (quienes por lo general son la mayor fuerza herbívora en las selvas tropicales) prácticamente no pueden ver el color rojo (Wilson & Whelan, 1990; Briscoe & Chittka, 2001; Karageorgou & Manetas, 2006; Martínez-Harms *et al.*, 2009). Entonces podríamos sugerir que no se acercan a las hojas rojas porque no las ven a simple vista y que por ello las hojas de ese color fueron menos atacadas.

Varios estudios sugieren que el retraso en el enverdecimiento y la coloración roja de las hojas nuevas no se trata de una “defensa” como tal y que mas bien se trata de una estrategia de ahorro energético (Coley, 1983; Kursar & Coley, 1992a; Kursar & Coley, 1992b; Dominy *et al.*, 2002; Hughes *et al.*, 2010). Esas investigaciones (aunque si lo consideraron) no evidenciaron reducción de daño foliar en las hojas nuevas no verdes, sino encontraron que el solo hecho de invertir en la producción de la estructura de las hojas y no en cloroplastos, les permite a las plantas perder menos energía al momento de sufrir los daños por herbivoría. Los resultados de este trabajo por su parte sí evidenciaron una marcada reducción del daño foliar en las hojas rojas.

Los estudios que proponen que simplemente se trata de una estrategia para reducir el costo metabólico de la herbivoría han trabajado con el criterio de comparar hojas jóvenes verdes con hojas jóvenes que no son verdes, sin discriminar entre hojas de varias tonalidades que van desde el blanco pasando por el rosado hasta llegar al rojo. Nuestra investigación por su parte fue realizada sólo con hojas nuevas de color rojo. Es muy probable que en las plantas que presentan hojas nuevas con tonalidades no tan rojas, el retraso en el enverdecimiento les sirva (como sugieren esos estudios) solo para reducir al mínimo la pérdida de recursos frente a la herbivoría, por su parte en cambio nuestros resultados sugieren que el color rojo en las hojas nuevas además de servir como una estrategia de ahorro energético también serviría para evitar la predación por el hecho de que los insectos no prefieren (o no ven) las hojas de ese color.

El objeto del mimetismo es engañar a los sentidos de los otros organismos que conviven en el mismo hábitat, induciendo en ellos una determinada conducta (Wiens, 1978; Launchbaugh & Provenza, 1993; Provenza *et al.*, 2000). Los casos más conocidos afectan a la percepción visual, pero también hay ejemplos de mimetismo auditivo, olfativo o táctil (Provenza *et al.*, 2000). En este caso, se sugiere que las hojas jóvenes rojas podrían estar engañando a los insectos, porque visualmente no son perceptibles para los insectos.

5. CONCLUSIONES

Es necesario realizar investigaciones más amplias y profundas sobre las consecuencias del color rojo en hojas nuevas de plantas tropicales para evitar la herbivoría. Los resultados de este trabajo permiten sugerir que: la coloración roja en hojas nuevas de algunas especies de plantas de la Selva Tropical Húmeda de los Tuxtlas además de que representaría una estrategia de reducción en el costo metabólico de producción foliar, también estaría permitiendo a los primordios escapar de la vista y el daño de los herbívoros; es decir, sí podría tratarse también de un caso de mimetismo vegetal.

AGRADECIMIENTOS

Los datos para elaborar esta publicación los obtuve en octubre de 2002 para uno de mis proyectos individuales de investigación que realicé con el fin de aprobar el curso de Ecología de la Interacción Planta - Animal dictado en el Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México. Este curso ha sido el más fascinante e interesante que he tomado hasta ahora. Por ello, agradezco mucho a los doctores Rodolfo Dírzo y Néstor Mariano (maestros del curso) y a todos los demás compañeros.

BIBLIOGRAFÍA

- Agrawal, A., 2005. Future directions in the study of induced plant responses to herbivory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115(1), 97-105.
- Andrew, N., L. Hughes, 2005. Herbivore damage along a latitudinal gradient: relative impacts of different feeding guilds. *Oikos*, 108(1), 176-182.
- Barret, S., 1987. Mimicry in plants. *Scientific American*, 255(9), 76-83.
- Briscoe, A., L. Chittka, 2001. The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology*, 46(1), 471-510.
- Chaves, O.M., 2007. Retraso del enverdecimiento en las hojas nuevas de *Pernettya prostrata* (ericaceae): Posibles funciones adaptativas. *Pensamiento Actual.*, 7(8-9), 96-104.
- Coley, P.D., 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland rainforest. *Ecological Monographs*, 53, 209-233.
- Coley, P., T. Aide, 1991. *Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests*. En: Price, P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, W.W. Benson (Eds.), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. New York: Wiley & Sons Inc., pp. 25-49.
- Coley, P., T. Kursar, 1996. *Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological trade-offs* (Chapt. 11). En: Mulkey, S.S., R.L. Chazdon, A.P. Smith (Eds.), *Tropical forest plant ecophysiology*. London, UK: Chapman & Hall, pp. 305-336.
- Coley, P.D., J.A. Barone, 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 27, 305-335.
- Domínguez, C., R. Dirzo, 1995. *Plant herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests*. En: Bullock, S.H., E. Medina, H.A. Mooney (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, pp. 304-325.
- Dominy, N., P. Lucas, L. Ramsden, P. Riba-Hernandez, K. Stoner, M. Turner, 2002. Why are young leaves red? *Oikos*, 98(1), 163-176.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, 1983. Rain forest in Mexico: Research and conservation at Los Tuxtlas. *Oryx*, 17, 201-204.
- Frost, C., C. Mescher, J. Carlson, C. De Moraes, 2008. Plant defense priming against herbivores: Getting ready for a different battle. *Plant Physiology*, 146(3), 818-824.
- Heredia, J., P. Ruiz, 2011. *Evaluación de daños causados por insectos herbívoros en tres estadios de sucesión secundaria de Bosque Tropical Seco en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica*. Tesis, Escuela Politécnica Superior de Gandia, Universidad Politécnica de Valencia, 16 pp.
- Howe, G., G. Jander, 2008. Plant immunity to insect herbivores. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 41-66.
- Hughes, N., W. Smith, K. Gould, 2010. Red (anthocyanic) leaf margins do not correspond to increased phenolic content in New Zealand *Veronica* spp. *Annals of botany*, 105(4), 647-654.
- Karageorgou, P., Y. Manetas, 2006. The importance of being red when young: Anthocyanins and the protection of young leaves of *Quercus coccifera* from insect herbivory and excess light. *Tree Physiology*, 26(5), 613-621.
- Karageorgou, P., C. Buschmann, Y. Manetas, 2008. Red leaf color as a warning signal against insect herbivory: Honest or mimetic? *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 203(8), 648-652.
- Kessler, A., I. Baldwin, 2002. Plant responses to insect herbivory: The emerging molecular analysis. *Annual Review of Plant Biology*, 53, 299-328.
- Kursar, T., P. Coley, 1992a. Delayed development of the photosynthetic apparatus in tropical rain forest species. *Functional Ecology*, 6, 411-422.

- Kursar, A., P. Coley, 1992b. Delayed greening in tropical leaves: an antiherbivore defense? *Biotropica*, 24, 256-262.
- Kursar, T., D. Coley, 2003. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology*, 31(8), 929-949.
- Lev-Yadun, S., M. Inbar, 2002. Defensive ant, aphid and caterpillar mimicry in plants? *Biological Journal of the Linnean Society*, 77(3), 393-398.
- Lev-Yadun, S., K. Gould, 2009. *Role of anthocyanins in plant defence* (Chapter 2). En: Winefield, C., K. Davies, K. Gould (Eds.). *Anthocyanins: Biosynthesis, functions and application*. New York: Springer Verlag, pp. 22-28.
- Launchbaugh, K., F. Provenza, 1993. Can plants practice mimicry to avoid grazing by mammalian herbivores? *Oikos*, 66(3), 501-504.
- Martínez-Harms, J., A. Palacios, N. Marquez, P. Estay, M. Arroyo, J. Mpodozis, 2010. Can red flowers be conspicuous to bees? *Bombus dahlbomii* and South American temperate forest flowers as a case in point. *Journal of Experimental Biology*, 213, 564-571.
- Mendoza, E., J. Fay, R. Dirzo, 2005. A quantitative study of forest fragmentation in a neotropical area in southeast México *Revista Chilena de Historia Natural*, 78, 451-467.
- Miranda, F., E. Hernández, 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 29, 29-179.
- Novotny, V., Y. Basset, 2005. Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1568), 1083-1090.
- Novotny, V., P. Drozd, S.E. Miller, M. Kulfan, M. Janda, Y. Basset, G.D. Weiblen. 2007. Response to Comment on "Why Are There So Many Species of Herbivorous Insects in Tropical Rainforests?" Technical Document, www.sciencemag.org, *Science*, 315, 2 pp.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, F. Vendramini, J. Cornelissen, D. Gurvich, M. Cabido, 2003. Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology*, 28(6), 642-650.
- Price, P.W, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, W.W. Benson, 1991. *Plant-Animal Interactions*. New York, USA: Wiley-Interscience/John Wiley & Sons, 605 pp.
- Provenza, F., B. Kimball, J. Villalba, 2000. Roles of odor, taste, and toxicity in the food preferences of lambs: Implications for mimicry in plants. *Oikos*, 88(2), 424-432.
- Roldán, A., J. Simonetti, 2001. Plant-mammal interactions in tropical Bolivian Forest with differing hunting pressures. *Conservation Biology*, 15(3), 617-623.
- Royo, A.A., W.P. Carso, 2005. The her community of a tropical forest in central Panamá: dynamics and impact of mammalian herbivores. *Oecologia: Plant animal interaction*, 145(1), 66-75.
- Stamp, N., 2003. Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *The Quarterly Review of Biology*, 78(1), 23-55.
- Strauss, Y., J. Rudgers, J. Lau, R. Irwin, 2002. Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(6), 278-285.
- Strauss, S., R. Irwin, 2004. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 435-66.
- Wiens, D., 1978. *Mimicry in plants* (Chapter 6). In: Hecht, M.H. (Ed.), *Evolutionary biology*, USA: Springer, pp. 365-403.
- Willson, M., C. Whelan, 1990. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *American Naturalist*, 136(6), 790-809.
- Young, H., J. McCauley, K. Helgen, J. Goheen, E. Otárola-Castillo, T. Palmer, R. Dirzo. 2013. Effects of mammalian herbivore declines on plant communities: observations and experiments in an African savanna. *Journal of Ecology*, 101, 1030-1041.