

**Efecto de la calidad de la hoja de *Solanum
viarum* (Solanaceae) en el desarrollo de
Gratiana boliviana (Coleóptera: Crisomelidae)**

Carlos Antonio Aguirre

Zamorano, Honduras

Diciembre; 2009

ZAMORANO
CARRERA DE CIENCIA Y PRODUCCIÓN AGROPECUARIA

**Efecto de la calidad de la hoja de *Solanum*
viarum (Solanaceae) en el desarrollo de
Gratiana boliviana (Coleóptera: Crisomelidae)**

Proyecto especial presentado como requisito parcial para optar
al título de Ingeniero Agrónomo en el
Grado Académico de Licenciatura

Presentado por

Carlos Antonio Aguirre

Zamorano, Honduras

Diciembre; 2009

Efecto de la calidad de la hoja de *Solanum viarum* (Solanaceae) en el desarrollo de *Gratiana boliviana* (Coleóptera: Crisomelidae)

Presentado por:

Carlos Antonio Aguirre

Aprobado:

Abelino Pitty, Ph.D.
Asesor Principal

Miguel Vélez, Ph.D.
Director Carrera de Ciencia y
Producción Agropecuaria

Alfredo Rueda, Ph.D.
Asesor

Raúl Espinal, Ph.D.
Decano Académico

Rodrigo Díaz, Ph.D.
Asesor

Kenneth L. Hoadley, D.B.A.
Rector

Abelino Pitty, Ph.D.
Coordinador Fitotecnia

RESUMEN

Aguirre, C.A. 2009. Efecto de la calidad de la hoja de *Solanum viarum* (Solanaceae) en el desarrollo de *Gratiana boliviana* (Coleóptera: Crisomelidae).

Solanum viarum (Dunal) es una planta nativa de Sur y Centro América. Fue introducida por accidente a los Estados Unidos y se ha convertido en un serio problema en pasturas, tierras de cultivos y áreas de conservación natural. Un crisomélido, *Gratiana boliviana*, originario de Argentina y Paraguay, fue introducido en mayo de 2003, y desde esa fecha más de 140,000 adultos han sido liberados en Florida, Georgia, Alabama y Texas. En el presente estudio se evaluó el comportamiento de *S. viarum* bajo condiciones de sol o sombra en invernadero y campo y cómo el crecimiento del arbusto bajo estos escenarios influye en el desarrollo de su controlador biológico *G. boliviana*. En condiciones de invernadero las hojas *S. viarum* que crecen bajo sombra tienen mayor contenido de aminoácidos y agua, pero menor dureza y contenido de clorofila, además, las plantas son más altas, tienen mayor área foliar y ancho en el dosel. Los cambios en la planta se reflejaron en el comportamiento de *G. boliviana*, al alimentarse de hojas que crecieron bajo la sombra, hubo mayor sobrevivencia de las larvas, reducción en los días de larva a adulto y mayor fecundidad. En el campo, las hojas que crecen en la sombra tienen mayor contenido de agua y menor dureza, pero no hubo diferencia en el contenido de clorofila. En las plantas no se encontró diferencia significativa en la altura, pero sí en el diámetro del dosel.

Palabras clave: Control biológico, Florida, manejo integrado, plagas exóticas.

CONTENIDO

Portadilla.....	I
Página de firmas.....	II
Resumen	III
Contenido	IV
Índice de figuras	V
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. METODOLOGÍA	3
3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	7
4. CONCLUSIONES.....	13
5. RECOMENDACIONES.....	14
6. AGRADECIMIENTOS.....	15
7. LITERATURA CITADA	16

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura

1. A) Área foliar (cm²), B) altura (cm) y C) diámetro (cm) (\pm error estandar) de las plantas de *Solanum viarum* expuestas a sol o sombra en condiciones de invernadero, Florida, EE.UU.,2009.....8
2. A) Dureza de la hoja (g/mm²), B) contenido de clorofila (unidades SPAD) y C) contenido de agua (%) (\pm error estandar) en las hojas de plantas de *Solanum viarum* que se desarrollaron bajo sombra o sol en condiciones de invernadero, Florida, EE.UU.,2009.....8
3. Concentraciones de aminoácidos (pMol/mg \pm error estándar) de hojas de *Solanum viarum* creciendo en sombra o sol en condiciones de invernadero, Florida, EE.UU., 2009.....9
4. A) Tiempo de desarrollo desde larvas a adultos (días), B) sobrevivencia de la larvas (%) C) y fecundidad de los adultos (número de huevos/hembra/mes) (\pm error estándar) de *Gratiana boliviana* alimentada con hojas desarrolladas en sol o sombra en condiciones de invernadero, Florida, EE.UU.,2009.....10
5. Longitud (\pm error estándar) de los adultos obtenidos (hembras y machos) de *Gratiana boliviana* que se alimentaron de hojas desarrolladas bajo sombra y sol, Florida, EE.UU., 2009.....11
6. Dureza de la hoja (g/mm²), B) contenido de clorofila (unidades SPAD) y C) contenido de agua (%) (\pm error estándar) en las hojas de plantas que se desarrollaron bajo sombra o sol en condiciones de campo, T3 Ranch, St. Lucie County, Florida, EE.UU., 2009.....12
7. A) A) Altura y B) diámetro del dosel (\pm error estándar) de las plantas expuestas a sol o sombra en condiciones de campo, T3 Ranch, St. Lucie County, Florida, EE.UU., 2009.....12

1. INTRODUCCIÓN

Solanum viarum (Dunal) es una planta nativa de Sur y Centro América. Ha sido encontrada en Brasil, norte de Argentina, México y Honduras (Díaz *et al.* 2007). Fue introducida a los Estados Unidos probablemente por semillas adheridas a los zapatos de la gente o posiblemente por un descuido en la importación de productos agrícolas (Mullahey *et al.* 1993). Esta planta ha llegado a ser una de las malezas más problemáticas en el estado de Florida, donde fue registrada por primera vez en 1986 (Mullahey *et al.* 1993). El primer espécimen de herbario fue colectado en 1988 y está presente en el herbario de la Universidad de Florida (Mullahey *et al.* 1993).

Solanum viarum se ha convertido en un serio problema en áreas dedicadas a pasturas, tierras de cultivo y áreas de conservación natural. En 1993 se reportaron 161,000 ha infestadas en el estado de Florida y para 1995 aumentó a 500,000 ha (Mullahey *et al.* 1998). Es causante de pérdidas millonarias debido a la reducción del área para pasturas, incremento en los costos de producción debido al uso de herbicidas y el control mecánico con chapeadoras (Mullahey *et al.* 1993).

Solanum viarum es un arbusto pequeño, tiene una altura de 1 a 2 m, con flores blancas pegadas desde el tallo; los tallos y hojas tienen espinas. Las espinas miden de 1 a 3 cm de largo y son recurvadas. Las hojas son pubescentes, miden de 15 a 20 cm de largo y de 8 a 15 cm de ancho. Las frutas son globulares con un diámetro de 2 a 3 cm, cada fruta tiene de 190 a 385 semillas. Un arbusto produce 50,000 semillas/año con un 75% de germinación (Mullahey 1996). Los animales silvestres como cerdos y venados se alimentan de la fruta y dispersan las semillas a través de las heces (Mullahey *et al.* 1993). Además, puede ser dispersada por el hombre con los equipos de trabajo utilizados en el campo, heno y grama (Horner 2003).

Debido a la condición de maleza exótica y los problemas económicos causados, un programa de control biológico clásico fue iniciado en 1994 (Medal *et al.* 1996). Un crisomélido, *Gratiana boliviana*, fue introducido de Argentina y Paraguay. Su primera liberación se realizó en mayo de 2003, y desde esa fecha más de 140, 000 adultos han sido liberados en Florida, Georgia, Alabama y Texas (Universidad de Florida 2009).

Las larvas y adultos de *G. boliviana* se alimentan del follaje de *S. viarum* y reducen el área foliar y la producción de frutos. Estos daños reducen la competitividad de esta maleza y da ventajas a los pastos forrajeros (Medal *et al.* 2002a). El ciclo de vida de *G. boliviana* inicia cuando las hembras depositan los huevos en las hojas y los peciolos de *S. viarum*.

Las hembras producen en promedio 300 huevos. El estado de huevo dura aproximadamente 5 a 6 días a 25°C. El estado larvario es completado en 15-16 días. El estado de pupa dura de 6 a 7 días. En total el ciclo requiere de 26 a 31 días (Medal *et al.* 2002b). Previo a la liberación de *G. boliviana*, se desarrollaron varios estudios de especificidad del insecto en Argentina y Estados Unidos. Los estudios incluyeron 123 especies de plantas de 31 familias. Los resultados demostraron un alto grado de especificidad de *G. boliviana* en el follaje de *S. viarum* (Medal *et al.* 2002b).

En el campo se observan arbustos de *S. viarum* creciendo bajo bosques de roble y pinos que proveen sombra y en pastizales abiertos con luz directa. Estas variaciones en la intensidad de la luz recibida en el arbusto se reflejan en cambios en la estructura de la planta y calidad de la hoja. Por ejemplo, en los pastizales donde no hay sombra, las plantas tienen menor tamaño y las hojas tienen mayor cantidad de espinas, estructura rústica y crecen con un ángulo aproximado de 45° en relación al tallo. Las plantas que crecen bajo la sombra de los árboles son más altas, tienen menor cantidad de espinas y las hojas crecen en un ángulo de 90° con relación al tallo (Aguirre observación personal 2009).

La intensidad lumínica afecta directamente las características morfológicas en las plantas, como la dureza de las hojas y el espaciamiento entre las venas. Las hojas que provienen de plantas creciendo bajo la sombra son más largas y delgadas comparadas con las que crecen bajo luz directa (Herms 1993). Además, hay un efecto en la producción de metabolitos primarios y secundarios. Una reducción en la cantidad de luz recibida tiene una consecuencia negativa en la fotosíntesis, y por tanto, una reducción en la producción de carbohidratos. Altas intensidades de luz estimulan la producción de metabolitos secundarios (Herms 1993). Estos metabolitos protegen las plantas contra depredadores y patógenos, a la vez sirven como atrayentes para polinizadores y dispersores de semillas (Taiz *et al.* 2002).

Los objetivos del estudio fueron: evaluar el desarrollo de *Solanum viarum* bajo condiciones de sol o sombra en invernadero, determinar la sobrevivencia de inmaduros y la fecundidad de adultos de *Gratiana boliviana* al alimentarse de plantas crecidas en sombra o sol en condiciones de invernadero. Además, caracterizar las estructuras físicas y contenido de aminoácidos de las hojas de plantas desarrolladas bajo sol o sombra en condiciones de campo.

2. METODOLOGÍA

2.1 DESCRIPCIÓN DEL LUGAR DE ESTUDIO

El proyecto se realizó en un invernadero de la Universidad de Florida en el Indian River Research and Education Center ubicado en Fort Pierce, Florida. La humedad relativa en el invernadero era de 51 (± 10) % y la temperatura promedio de 26 (± 4) °C. El invernadero está ubicado de este a oeste, con respecto a la posición del sol. Con esto se aprovecha la mayor cantidad de luz irradiada por el sol, sin que haya interferencia entre las plantas.

Dentro del invernadero se construyó una caja de 1.65 m de ancho, 2.00 m de largo y 1.70 m de alto con malla color negro que filtraba un 75% de la luz irradiada por el sol. La malla es fabricada por la compañía Easy Gardener Inc., Waco, Texas, Estados Unidos. Dentro del mismo invernadero se colocaron dos mesas de 2 m de largo, 0.5 m de ancho y 0.6 m de alto, donde fueron expuestas plantas de *S. viarum* sin cobertura adicional. El material de cobertura del invernadero era de polietileno de baja densidad que posee un estabilizador a los rayos ultravioletas en su capa exterior y propiedades antiadherentes al polvo.

Se utilizaron 60 plantas de *S. viarum* (15 días después de emergidas), libre de enfermedades y con una altura promedio de 5 cm y 4 hojas verdaderas mayores a 2 cm de ancho en promedio. Treinta plantas de *S. viarum* fueron expuestas a la sombra provocada por la caja construida dentro del invernadero y 30 fueron expuesta al sol sin ninguna cobertura, más que la brindada por el invernadero. Las plantas fueron colocadas en las mesas en una distribución aleatoria, cada semana se cambió aleatoriamente la posición de la maceta para exponer las plantas a diferentes ángulos de luz dentro de la caja (sombra) o invernadero (sol).

Las plántulas fueron sembradas en un sustrato 3B Mix fabricado por la compañía Fafard ubicada en Massachusetts, Estados Unidos. Este sustrato está compuesto por 45% de musgo canadiense quebrado, corteza de pino procesada, perlita, vermiculita, agente hidratante y nutrientes estándares. Para un buen desarrollo de las plantas se les aplicó el fertilizante Miracle-Gro Plant Food, desarrollado por Miracle-Gro® en Marysville, Ohio, Estados Unidos. Este fertilizante contiene 24% de N, fósforo disponible (P_2O_5) 8%, potasio (K_2O) 16%, boro (B) 0.02%, cobre (Cu) 0.07%, quelato de hierro (Fe) 0.15%, quelato de manganeso (Mn) 0.05% molibdeno (Mo) 0.0005%, zinc (Zn) 0.6%. La dosis aplicada fue de 2.5 g/L de agua, recomendada por el fabricante.

2.1.1 El efecto de la intensidad lumínica en *S. viarum* bajo condiciones de invernadero

En la fase inicial se midió únicamente la altura de las plantas desde la base de la planta hasta el ápice meristemático. Luego de dos semanas, se midieron semanalmente y durante cuatro semanas, las siguientes variables: área del dosel, cantidad de clorofila de las hojas, altura y diámetro del dosel en cada planta. El área de planta fue medida tomando una fotografía con una cámara digital Canon, que posee una resolución de 5 Mega Píxeles y una magnitud de 3x.

Se colocó una regla graduada en la base de la planta como referencia para las mediciones. Se utilizaron los programas Adobe Photoshop® e ImageJ para medir el área de cada planta. El contenido de clorofila se midió con el instrumento SPAD502 fabricado por Spectrum Technologies en Illinois, Estados Unidos, cuyas unidades son expresadas como unidades SPAD. Para estimar la variabilidad del contenido de clorofila, las lecturas fueron tomadas de las tres primeras hojas contadas en forma descendente. Dentro de cada hoja se evaluó la segunda y tercera parte de la hoja, contada a partir del peciolo.

Para el análisis de aminoácidos y dureza de las hojas, se usaron cuatro plantas por tratamiento de 30 días de edad. Se tomaron muestras de hojas de la parte superior e inferior de las plantas. El contenido de aminoácidos y la dureza de las hojas fueron analizados en el Invasive Plant Research Laboratory, Departamento de Agricultura de Estados Unidos, Fort Lauderdale, Florida. Los niveles de aminoácidos libres fueron determinados empleando el procedimiento del “Waters AccQTag”. Las muestras de hojas fueron liofilizadas y luego molidas. A 200 mg de muestras de hojas se les aplicó un proceso de hidrólisis ácida (digestión) en 5 mL de 6N de HCl durante 22 horas a 110 °C. Las muestras fueron enfriadas, luego el producto de la hidrólisis ácida fue diluido a 100x con agua desmineralizada, y una alícuota de 1 mL fue filtrada (0.45 µm Millipore). Muestras de 20 µL fueron derivatizadas y analizadas empleando HPLC (High Performance Liquid Chromatography) según la descripción del fabricante Waters Corp.

El análisis en HPLC se realizó empleando un sistema equipado con una bomba 1525EF, un detector de fluorescencia 2475 y un automuestreador 717. Los datos obtenidos fueron analizados con el software “Waters empower2” usando estándares externos de 17 aminoácidos.

La dureza de las hojas g/mm^2 fue medida usando un penetrómetro de hojas. Las medidas ($n = 20$) fueron tomadas de la segunda y quinta hoja contada en forma descendente desde el ápice de la planta hacia la base. Se tomaron cuatro medidas por hoja, una en cada cuadrante.

2.1.2 Daño foliar provocado por *G. boliviana* a *S. viarum* bajo condiciones de invernadero

El daño foliar provocado por la larvas en las plantas inoculadas se midió después que emergieron los adultos. Para medir el daño se cosecharon las plantas enteras. Se tomó una fotografía con escáner a cada hoja de cada planta y se archivaron de acuerdo al número de identificación de la planta. Posteriormente, cada hoja fue reconstruida tomando como referencia una hoja verdadera de la planta en el programa Adobe Photoshop® y subestimando 5% el tamaño real con el fin de uniformizar el tamaño de todas las hojas. Se midió el área foliar dañada por diferencias en pixeles entre las hojas reconstruidas y las hojas dañadas. Los resultados fueron expresados en porcentaje del área dañada.

2.1.3 Efectos de *S. viarum* en larvas y adultos de *G. boliviana*

De cada tratamiento se seleccionaron 10 plantas. Se tomaron datos de área, contenido de clorofila, altura y diámetro para cada una. Se infestó cada planta con 10 larvas de *G. boliviana* de primer instar. Las plantas fueron cubiertas con un marco de metal de 80 cm de alto y un diámetro en la parte superior de 60 cm, ajustable a la maceta en la parte inferior, este marco de metal se cubrió con malla para insectos, con el fin de evitar que las larvas escaparan. Semanalmente se evaluó la sobrevivencia de las larvas y el tiempo que tardaron en llegar a adultos.

Los adultos obtenidos se colocaron en una planta nueva del mismo tratamiento de donde provenía el insecto adulto, durante 5 días hasta que entraron en el periodo de madurez sexual. Posteriormente, se midió la longitud de cada adulto y se separaron por sexo. La longitud de los adultos fue medida tomando una fotografía digital con Automontage fabricado por la compañía Syncroscopy de Inglaterra y posteriormente medidos con el software ImageJ. La separación por sexo se realizó identificando el color de las partes reproductivas y su estructura. Los testículos de los machos son de color anaranjado y las hembras tienen un color blanco en la zona de los oviductos.

2.1.4 Sobrevivencia y fecundidad de adultos *G. boliviana*

Se seleccionaron cinco plantas completamente al azar de cada tratamiento. En cada una se colocaron cinco machos y cinco hembras de *G. boliviana*. El número de adultos sobrevivientes y de huevos se evaluaron cada dos semanas. El experimento finalizó luego de 30 días de infestadas las plantas.

2.2 DESARROLLO DE *S. VIARUM* BAJO CONDICIONES DE SOL O SOMBRA EN EL CAMPO

2.2.1 Descripción del sitio y muestreo

La fase de campo se realizó en el rancho ganadero, T3 Ranch, propiedad del Sr. Bobby Teague, ubicado en St. Lucie County, Florida, Estados Unidos. La temperatura promedio anual es de 27 °C y la humedad relativa de 60% (The Weather Channel EEUU 2009).

El rancho está dedicado exclusivamente a la producción de ganado de carne. La presencia de *S. viarum* en esta finca reduce el área de pastoreo y en algunos casos es encontrada como monocultivo dentro de la finca. En la finca hay dos regiones bien marcadas, una donde los pastizales abiertos ocupan la mayor área y otra conformada por los bosques donde hay sombra de árboles como robles, palmeras y vegetación nativa de Florida. En estas zonas, el ganado pasa el tiempo cuando las temperaturas son muy altas durante el día o durante la noche.

Un transecto aproximado de 100 m fue establecido en pastizales abiertos y en los bosques. En cada transecto, se tomaron datos de 15 plantas separadas al menos por 5 m entre ellas. Los datos tomados fueron; contenido de clorofila en las hojas, altura, diámetro de la planta y una muestra de la segunda y quinta hoja contada en forma descendente para el análisis de la dureza de la hoja.

2.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se analizó la normalidad de las variables. Las variables expresadas como proporciones fueron transformadas usando el método de arcoseno. La diferencia en los tratamientos fue analizada con un ANDEVA usando un factor (sombra/sol) en el programa estadístico SAS v.8. (2001) con un nivel de significancia de $P \leq 0.05$.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1 EFECTO DE LA INTENSIDAD LUMÍNICA EN *S. VIARUM* BAJO CONDICIONES DE SOL O SOMBRA EN INVERNADERO

Las plantas de *S. viarum* expuestas a la sombra mostraron mayor área foliar, altura y ancho en el dosel, comparadas con las expuestas al sol ($P < 0.0001$) (Figura 1). Plantas bajo la sombra tratan de maximizar la captura de luz, para realizar esto hacen modificaciones físicas, expanden las hojas y elongan los tallos. Bustamante (2001) reporta que las mallas para sombra reducen las fluctuaciones entre las temperaturas diurnas y nocturnas y aumentan la humedad ambiental, variables que intervienen en la formación de un microclima favorable para el desarrollo óptimo de las plantas. Resultados similares a los obtenidos en el presente estudio fueron reportados en Chile (*Capsicum annum*) donde las plantas bajo sombra con mallas fueron más altas, se mejoró el tiempo a floración y la calidad de los frutos (Tun Dzul *et al.* 2004).

Las plantas bajo sol mostraron significativamente ($P < 0.0001$) mayor contenido de clorofila (39.4 unidades SPAD) comparadas con las que crecieron bajo sombra (33.8 unidades SPAD) (Figura 2B). Esta diferencia en el contenido de clorofila pudo haber sido debido a la cantidad de luz recibida en las plantas de cada tratamiento.

Las hojas que crecieron bajo sombra mostraron significativamente ($P < 0.0001$) tener menor dureza (25.0 g/mm^2) comparadas con las que crecieron en el sol (52.5 g/mm^2) (Figura 2A). Jansen y Stamp (1997) encontraron que en plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum*) expuestas al sol las hojas tienen mayor dureza comparadas con aquellas que crecen bajo la sombra.

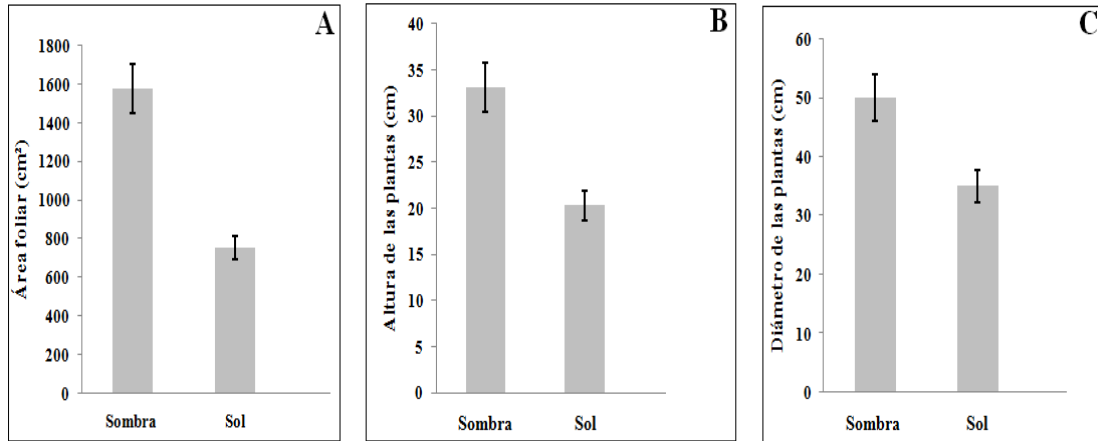


Figura 1. A) Área foliar (cm²), B) altura (cm) y C) diámetro (cm) (\pm error estandar) de las plantas de *Solanum viarum* expuestas a sol o sombra en condiciones de invernadero, Florida, EE.UU., 2009.

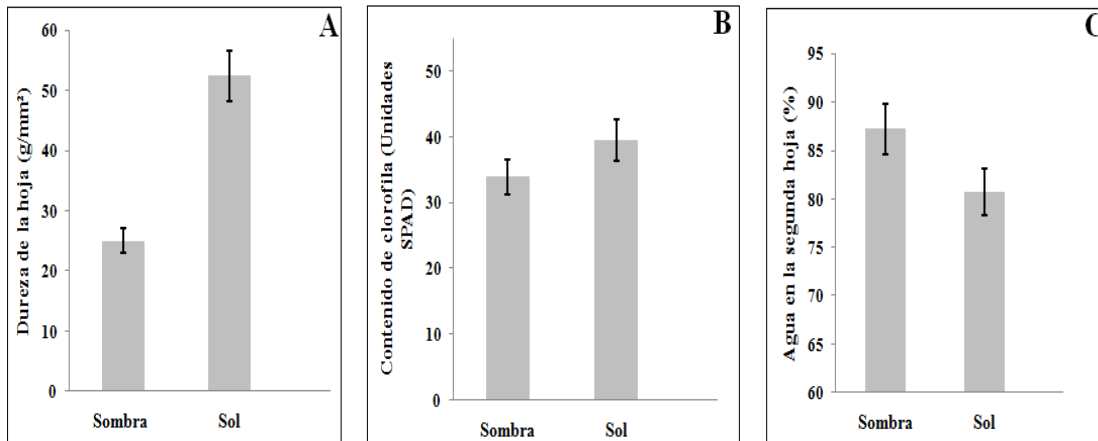


Figura 2. A) Dureza de la hoja (g/mm²), B) contenido de clorofila (unidades SPAD) y C) contenido de agua (%) (\pm error estandar) en las hojas de plantas de *Solanum viarum* que se desarrollaron bajo sombra o sol en condiciones de invernadero, Florida, EE.UU., 2009.

3.2 AMINOÁCIDOS EN LA HOJA DE *S. VIARUM* BAJO CONDICIONES DE INVERNADERO

Las concentraciones de los 17 aminoácidos analizados, con excepción de glicina y glutamina, fueron mayores ($P \leq 0.05$) en las plantas bajo sombra (Figura 3). Las plantas usan la mayor parte del nitrógeno que fijan para la formación de aminoácidos (Eichhorn *et al.* 1992), estos aminoácidos son usados para la formación de proteínas que posteriormente se convertirán en estructuras en la plantas (Eichhorn *et al.* 1992). Herms (1992) reporta que las plantas en la sombra usan el nitrógeno para crecer, en cambio las plantas en el sol usan el nitrógeno para formar metabolitos secundarios para defenderse. Estudios realizados en tomate (*Lycopersicon esculentum*) demostraron que las plantas expuestas al sol contienen mayor cantidad de metabolitos secundarios (rutina, tomatina,

ácido clorogénico), pero menor cantidad de proteína (Jansen y Stamp 1997). Estudios similares en *Lindera benzoin* demostraron igualmente que las plantas que crecen bajo sombra tienen mayor cantidad de proteína (Muth *et al.* 2008).

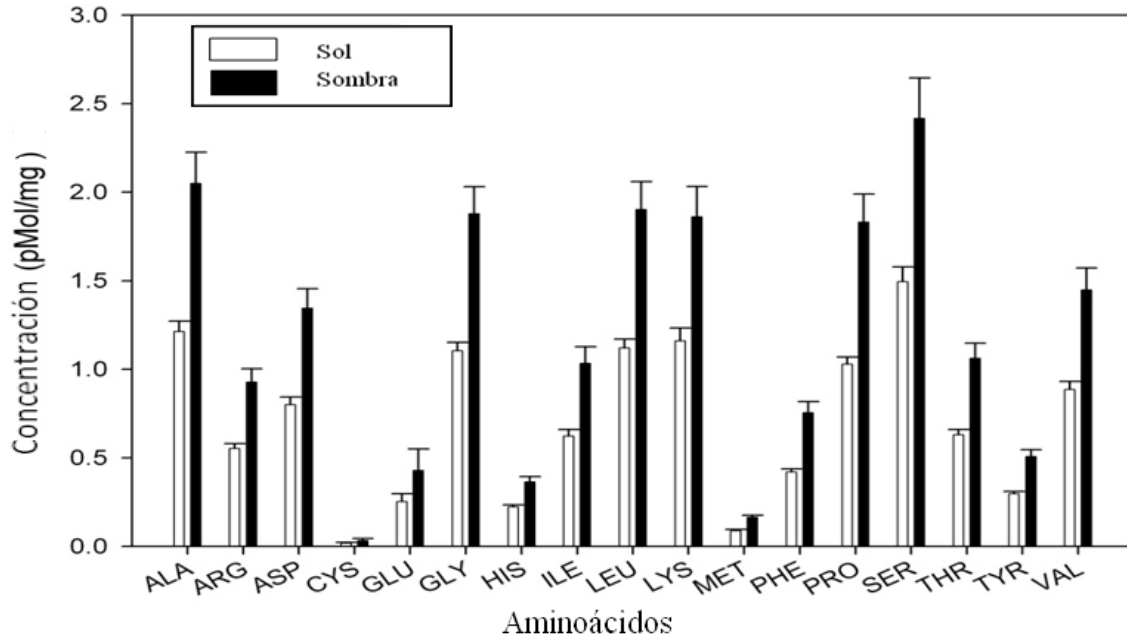


Figura 3. Concentraciones de aminoácidos (pMol/mg \pm error estándar) de hojas de *Solanum viarum* creciendo en sombra o sol en condiciones de invernadero, Florida, EE.UU., 2009

3.3 EFECTOS DE *S. VIARUM* EN LARVAS Y ADULTOS DE *G. BOLIVIANA*

El tiempo de desarrollo de larvas a adulto de *G. boliviana* que se alimentaron de *S. viarum* expuestas al sol fue mayor ($P < 0.001$) (27.9 días) en comparación con las que se alimentaron de plantas expuestas a sombra (25.2 días) (Figura 4B). El porcentaje de sobrevivencia desde larva a adulto alimentadas con *S. viarum* desarrolladas en sombra fue mayor ($P < 0.003$) (83%) que el de las larvas que se alimentaron de plantas que crecieron bajo sol (56%) (Figura 4A). La longitud de las hembras y machos que se alimentaron de plantas que crecieron bajo sombra fue mayor ($P \leq 0.05$) (0.66 y 0.63 cm, respectivamente) comparados con la de las hembras y machos que se alimentaron de las plantas que se desarrollaron bajo sol (0.64 y 0.62 cm, respectivamente) (Figura 5). Adultos alimentados con hojas de plantas que crecieron en la sombra mostraron mayor ($P \leq 0.04$) fecundidad (99.0 huevos/hembra/mes) comparados con los que se alimentaron con plantas que crecieron en el sol (72.4 huevos/hembra/mes) (Figura 4C).

Estudios realizados en tomate (*Solanaceae: Lycopersicon esculentum*) determinaron que las larvas de *Manduca sexta* (Sphingidae) alimentadas con plantas expuestas al sol tuvieron un crecimiento retardado y consecuentemente la tasa de crecimiento de los adultos fue baja (Jansen y Stamp 1997). Esto podría estar asociado a la calidad de la hoja, estudios realizados en *Lindera benzoin* (Lauraceae) demostraron que las hojas de plantas expuestas a la sombra tienen mayor cantidad de proteína, nitrógeno disuelto y agua (Muth *et al.* 2008). Otros estudios realizados en tomate demostraron que la cantidad de proteína en las plantas expuestas a sombra es mayor (Jansen y Stamp 1997). Estas investigaciones están relacionadas con el presente estudio que demuestra que *S. viarum* creciendo bajo la sombra tienen mayor calidad de hojas (mayor cantidad de aminoácidos y menor dureza en las hojas), lo que pudo haber provocado que las larvas y adultos de *G. boliviana*, al alimentarse de hojas expuestas a la sombra, mostraran mayor sobrevivencia, longitud y fecundidad.

Los efectos de *S. viarum* en *G. boliviana* pudieron haber sido influenciado por variables como la humedad relativa, temperatura y efecto de la sombra en el invernadero, estas variables no fueron consideradas en el presente estudio. Jansen y Stamp (1997) encontraron que la temperatura tiene influencia directa en el consumo de alimento en larvas de *Manduca sexta* alimentándose de plantas de tomate expuestas a la sombra o sol. Diaz *et al.* (2008) encontraron que la temperatura tiene influencia en el tiempo de desarrollo de los huevos, larvas y pupas de *G. boliviana*.

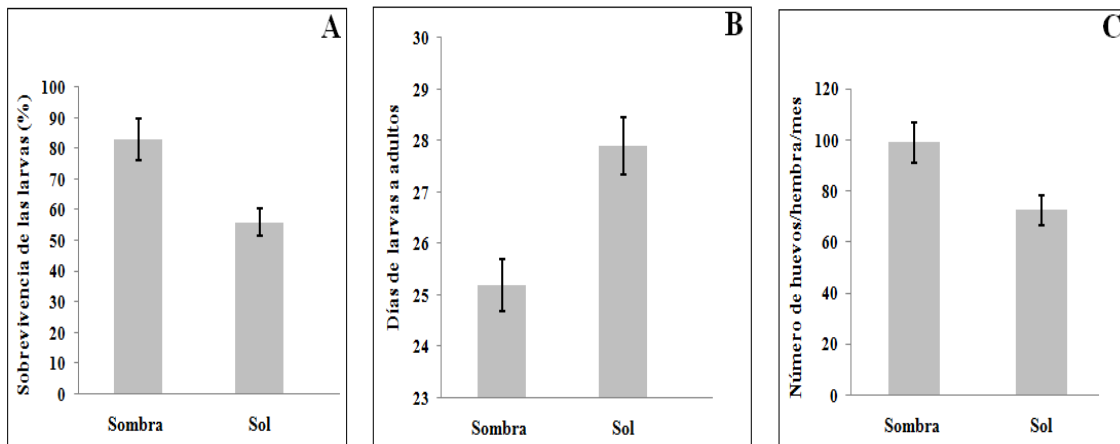


Figura 4. A) Tiempo de desarrollo desde larvas a adultos (días), B) sobrevivencia de la larvas (%) y C) fecundidad de los adultos (número de huevos/hembra/mes) (\pm error estandar) de *Gratiana boliviana* alimentada con hojas de *Solanum viarum* desarrolladas en sol o sombra en condiciones de invernadero, Florida, EE.UU., 2009.

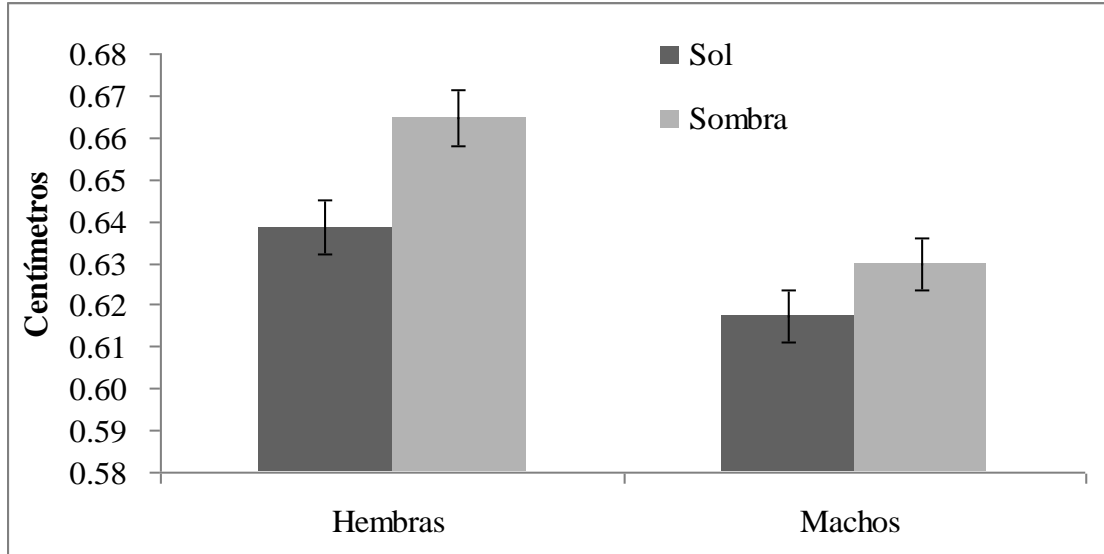


Figura 5. Longitud (\pm error estandar) de los adultos obtenidos (hembras y machos) de *Gratiiana boliviana* que se alimentaron de hojas de *Solanum viarum* desarrolladas bajo sombra y sol, Florida, EE.UU., 2009.

3.4 DAÑO FOLIAR PROVOCADO POR *G. BOLIVIANA* A *S. VIARUM*

El daño foliar provocado por las larvas de *G. boliviana* a plantas de *S. viarum* que se desarrollaron bajo la sombra (10.7%) fue mayor ($P < 0.05$) que en las plantas desarrollada en el sol (2.7%). Esto podría estar asociado a que las hojas que crecieron en la sombra tenían mayor contenido de agua ($P < 0.0004$) (Figura 2C), además, eran más suaves, por lo que se piensa que *G. boliviana* tuvo que consumir mayor cantidad de área foliar para poder suplir sus necesidades nutricionales y consumió más por ser más suaves. Muth *et al.* (2008) encontraron que plantas de *L. benzoin* que crecen bajo sombra tienen menor cantidad de carbohidratos monoestructurales, pero mayor contenido de agua en las hojas y que su herbívoro *Epimecis hortaria* (Geometridae) consume mayor área foliar en plantas que crecen en la sombra.

3.5 DESARROLLO DE *S. VIARUM* BAJO CONDICIONES DE CAMPO

Al igual que en condiciones de invernadero, la dureza de las hojas de *S. viarum* encontradas en pastizales abiertos, donde reciben luz directa del sol, fue mayor ($P < 0.0001$) que la de las hojas creciendo bajo los bosques (Figura 6A). Las plantas de *S. viarum* creciendo bajo los bosques mostraron ser más anchas ($P \leq 0.001$) que las que crecieron en el sol (Figura 7B). Las hojas que crecieron bajo sombra mostraron mayor contenido de agua ($P < 0.0001$) (Figura 6C). Lo que podría estar provocando que *G. boliviana* se desarrolle con mayor vigor en los bosques por la calidad nutricional de la hoja y que el porcentaje de sobrevivencias a las heladas sea mayor en estas áreas. En adición, se ha observado que los adultos que entran en periodo de diapausa para sobrevivir el invierno, emergen con mayor rapidez y vigor en la primavera en los bosques.

No se encontró diferencia significativa en el contenido de clorofila (Figura 6B) ni en la altura de las plantas (Figura 7A) que se encontraron creciendo en los pastizales abiertos o en los bosques, a diferencia de las condiciones de invernadero, donde se encontró diferencia significativa entre las plantas que crecieron en sol o sombra (Figura 2B y 1B respectivamente). Esta diferencia podría ser debido a que la cantidad de luz no es constante en el sotobosque, comparadas con el invernadero donde las condiciones son controladas. Adicionalmente, en el campo se encontró un alto grado de variabilidad en la edad de las plantas, condiciones de suelo (estructura y fertilidad), estas variables son muy difíciles de controlar en condiciones de campo y tienen una influencia directa en el crecimiento de las plantas.

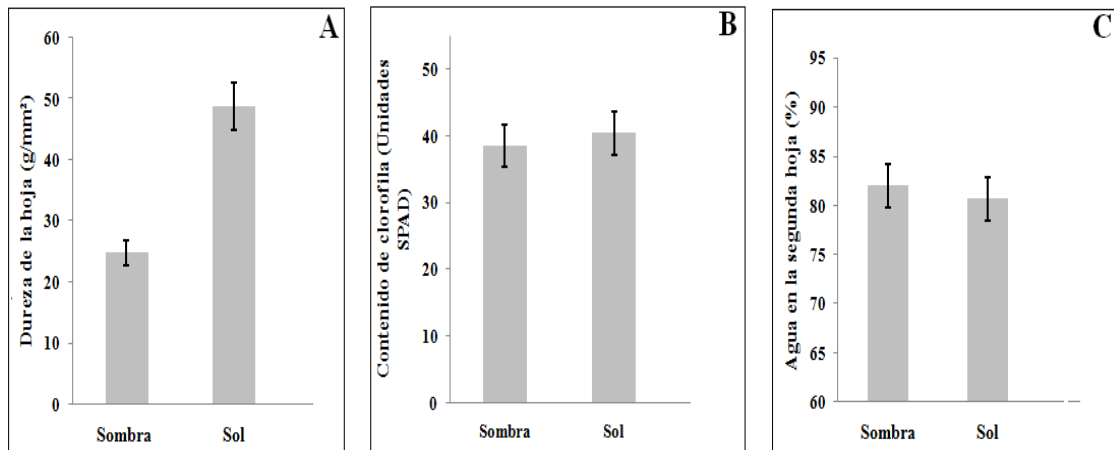


Figura 6. A) Dureza de la hoja (g/mm²), B) contenido de clorofila (unidades SPAD) y C) contenido de agua (%)(± error estándar) en las hojas que se desarrollaron bajo sombra o sol en condiciones de campo, T3 Ranch, St. Lucie County, Florida, EE.UU., 2009.

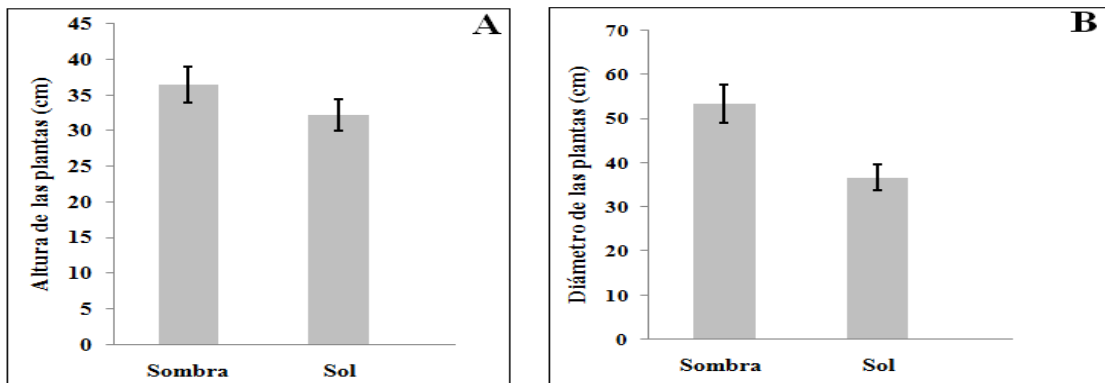


Figura 7 A) Altura y B) diámetro del dosel (± error estándar) de las plantas expuestas a sol o sombra en condiciones de campo, T3 Ranch, St. Lucie County, Florida, EE.UU., 2009.

4. CONCLUSIONES

1. La intensidad lumínica afecta el desarrollo, estructura de la planta y calidad de las hojas de *S. viarum*.

Bajo condiciones de invernadero

1. Las plantas de *S. viarum* que crecieron bajo la sombra mostraron mayor área foliar, altura, ancho, contenido de agua y contenido de aminoácidos. Sin embargo, manifestaron menor contenido de clorofila y dureza en las hojas.
2. Plantas expuestas a la sombra presentaron mayor área foliar consumida.
3. Las larvas de *G. boliviana* mostraron desarrollo más rápido, mayor porcentaje de sobrevivencia y mayor longitud alimentándose de plantas de *S. viarum* que crecieron bajo sombra.
4. Los adultos de *G. boliviana* mostraron mayor fecundidad alimentándose de plantas que crecieron bajo la sombra.

Bajo condiciones de campo

1. Las plantas que crecieron bajo la sombra mostraron ser más anchas, pero con menor dureza en sus hojas.
2. Las plantas que crecieron bajo sol o sombra no mostraron diferencias en el contenido de clorofila ni altura.

5. RECOMENDACIONES

1. Las crianzas masivas de *G. boliviana* en el laboratorio para su liberación en el campo deberían de realizarse en condiciones de sombra dado que en este ambiente la planta tiene mejor calidad de hoja para alimentar al herbívoro.
2. Las liberaciones de *G. boliviana* en el campo deberían ser realizadas en los bosques, ya que *S. viarum* presenta mayor calidad en las hojas, además en estas zonas los rancheros no pueden controlar la maleza mecánicamente.
3. Realizar estudios de metabolitos secundarios en *S. viarum* (asociados con la defensa de la planta) para entender o comprobar si las plantas en la sombra tienen menos defensas químicas.
4. Estudiar del efecto de la sombra y humedad relativa en el comportamiento de *G. boliviana* para comprender si en estas condiciones tienen un afecto adicional al provocado por la calidad de las hojas de *S. viarum*.
5. Monitorear las poblaciones de *G. boliviana* para confirmar la preferencia del herbívoro por plantas que crecen bajo la sombra en el campo.
6. Estudiar el comportamiento para comprobar si hay alguna preferencia del herbívoro por plantas que crecen simultáneamente bajo la sombra o sol.

6. AGRADECIMIENTOS

A mi madre y mis abuelos por todo el apoyo brindado en la trayectoria de mi vida estudiantil, a toda mi familia por estar siempre a mi lado brindándome apoyo y por confiar plenamente en mi. A Solange Herrera por todo el apoyo, confianza, respeto, amistad y amor brindado durante estos cuatro años. A mi compañero de cuarto Luis Fernando Maldonado Mejía por todo su apoyo, respeto, confianza y amistad brindada durante estos cuatro años que compartimos juntos en la escuela.

Expreso especial agradecimiento a; Dr. Rodrigo Díaz- BCRCL, UF, Dr. Abelino Pitty (Zamorano), Dr. Alfredo Rueda (Zamorano), Dr. William A. Overholt- BCRCL, UF, Dr. Gregory Wheeler- IPRL, USDA Fort Lauderdale, Ben Anuforum- BCRCL, UF, Larry Markle-USDA, Dr. Veronica Manrique- BCRCL, UF, Cecil Montemayor- BCRCL, UF, Ashley Deaton, Todd and Gerard Condon, Bobby Teague Ranch, por el todo el conocimiento, apoyo y amistad brindada durante el proceso de realización de la investigación y por contribuir con mi formación profesional.

7. LITERATURA CITADA

Bustamante, OJD. 2001. Bioespacios y la modificación microclimática, alternativa de control del “chino” en jitomate (*L. esculentum* Mill.) y otras hortalizas. Simposium el “chino” del jitomate. Horticultura Mexicana 8 (3): 22-27.

Díaz, R; Overholt, WA; Samayoa, AC; Sosa, F; Cordeau, D; Medal J. 2008. Temperature-dependent development, cold tolerance, and potential distribution of *Gratiana boliviana* (Coleoptera:Chrysomelidae), a biological control agent of tropical soda apple, *Solanum viarum* (Solanaceae). Bio Science Technology 18(2):193-207.

Díaz, R; Samayoa, AC; Overholt, WA. 2007. *Solanum viarum* Dunal (Solanaceae), primer reporte para Honduras. CEIBA 49(1):133-134

Eichhorn, SE; Ray, FE; Peter, HR; Raven, E; Ray, FE. c1992. Biología de las plantas. Asimilación de nitrógeno. Trad. S.S del Campo, F.L. Maya, M.M. Serra. 4 ed. Barcelona España. Editorial Reverté, S.A. 528 p.

Herms, AD; William, JM. 1992. The dilemma of plants: To grow or defend. The Quarterly Review of Biology 67 (3): 283-394.

Horner, T. 2003. Field Release of a Nonindigenous Beetle, *Gratiana boliviana* (Coleoptera: Chrysomelidae), for biological control of tropical soda apple, *Solanum viarum* (Solanaceae) (en línea). Consultado sept 2009. Disponible en [https://web01.aphis.usda.gov/oxygen_fod/fb_md_ppq.nsf/0/6a2f9780108fde3a852568f200678b9b/\\$FILE/0033.pdf](https://web01.aphis.usda.gov/oxygen_fod/fb_md_ppq.nsf/0/6a2f9780108fde3a852568f200678b9b/$FILE/0033.pdf)

Jansen, PT; Stamp, NE. 1997. Effects of light availability on host plant chemistry and the consequences for behavior and growth of an insect herbivore. Entomologia Experimentalis et Applicata 82: 319–333.

Medal, JC; Overholt, W; Stansly, P; Osborne, L; Roda, A; Chong, J; Gaskalla, R; Burns, E; Hibbard, K; Sellers, B; Gioeli, K; Munyan, S; Gandolfo, D; Hight, S; Cuda, J. 2002a. Classical biological control of tropical soda apple in the USA. ENY-824 (IN457).

Medal, JC; Sudbrink, D; Gandolfo, D; Ohashi, D; Cuda, JP. 2002b. *Gratiana boliviana*, a potential biocontrol agent of *Solanum viarum*: Quarantine host-specificity testing in Florida and field surveys in South America. BioControl 47: 445–461.

Medal, JC; Charudatan, R; Mullahey, J; Pitelli, RA. 1996. An exploratory insect survey of tropical soda apple in Brazil and Paraguay. *Florida Entomologist* 79:70-73.

Mullahey, JJ; Nee, M; Wunderlin, RP; Delaney, KR. 1993. Tropical soda apple (*Solanum viarum*): A new weed threat in subtropical regions. *Weed Technology* 7:783-786.

Mullahey, JJ; Shilling, DG; Mislevy, P; Akanda, RA. 1998. Invasion of tropical soda apple (*Solanum viarum*) into the US: Lessons learned. *Weed Technology* 12: 733–736.

Mullahey, JJ. 1996. Tropical soda apple (*Solanum viarum* Dunal), a Biological pollutant threatening Florida. *Castanea* 61 (3): 255-260.

Muth, NZ; Kluger, EC; Levy, JH; Edwards, MJ; Niesenbaum, RA. 2008. Increased per capita herbivory in the shade: Necessity, feedback, or luxury consumption?. *Ecoscience* 15 (2): 182-188.

Taiz, L; Zeiger, E. 2002. *Plant Physiology. Photosynthesis: The light reaction, secondary metabolites and plant defense* Ed. SD Andrew. 3. ed. Sunderland Massachusetts. Sinauer. 111-190, 285-286 p.

The weather channel. 2009. Weather for Fort Pierce, FL (en línea). Consultado sept. 2009. Disponible en http://www.weather.com/weather/local/USFL0156?lsw=Fort%20Pierce,%20FL&lwsa=WeatherLocalUndeclared&from=searchbox_typeahead

Tun Dzul, JC; Basulto, FS; Baeza, WA. 2004. Efecto del sombreado sobre el comportamiento de chile (*Capsicum annum* l.) en suelos pedregosos de Yucatán. Primera Convención mundial del chile. *Horticultura Mexicana* 221-217.

University of Florida. 2009. *Gratiana boliviana* (en línea). Consultado sept. 2009. Disponible en <http://bcrc1.ifas.ufl.edu/GratiFormResults.asp>