



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOMÉDICAS

Instituto de Ecología

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

LA DIVERSIDAD DE FENOTIPOS
QUÍMICOS Y SU RELACIÓN CON LA
DEFENSA DE *Persea americana*

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA

GUADALUPE TORRES GURROLA

DIRECTOR DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ESPINOSA GARCÍA

MÉXICO, D.F.

ABRIL, 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
DIRECTOR GENERAL DE ADMINISTRACIÓN
ESCOLAR, UNAM
Presente.

Nos permitimos informarle que con base al Artículo 31 del RGEPE el Comité Académico de **DOCTORADO EN CIENCIAS BIOMÉDICAS**, en su reunión 265 del 18 de agosto de 2010, designó el siguiente jurado para examen grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de **TORRES GURROLA GUADALUPE** con número de cuenta **500033861**, con la tesis titulada "**LA DIVERSIDAD DE FENOTIPOS QUÍMICOS Y SU RELACIÓN CON LA DEFENSA DE *Persea americana***", dirigida por el Dr. Francisco Javier Espinosa García.

Presidente: Dra. Anaya Lang Ana Luisa
Vocal: Dr. Ricardo Reyes Chilpa
Vocal: Dr. Zenón Cano Santana
Vocal: Dr. Ramón Marcos Soto Hernández
Secretario: Dr. Dr. Francisco Javier Espinosa García

Atentamente
"Por mi raza hablará el espíritu"
Cd. Universitaria, a 20 de agosto de 2010



DR. FEDERICO MARTÍNEZ MONTES
COORDINADOR DEL PROGRAMA

C.c.p Lic. Balfred Santaella Hinojosa, Coordinador de la Unidad de Administración Escolar del Posgrado, UNAM
Tutor: Dr. Francisco Javier Espinosa García
Coordinación de PDCB

FMM/pmr.

AGRADECIMIENTOS

A mi tutor el **Dr. Francisco J. Espinosa García** del Centro en investigaciones en ecosistemas, por todo el apoyo, confianza, paciencia y conocimientos que me entregó para la realización de éste trabajo de investigación.

A los miembros de mi comité tutorial, el **Dr. Guillermo Delgado Lamas** del instituto de química de la UNAM, en cuyo laboratorio durante mi estancia, obtuve los conocimientos necesarios para la realización de éste proyecto.

Al **Dr. Miguel Martínez Ramos** del centro de investigaciones en ecosistemas por los valiosos comentarios durante el periodo de mi formación académica y la realización de éste proyecto.

A los miembros del jurado asignados para la defensa de mi tesis, a la **Dra. Ana Luisa Anaya** del Instituto de Ecología de la UNAM, al **Dr. Ricardo Reyes Chilpa** del Instituto de Química de la UNAM, al **Dr. Zenón Cano Santana** de la Facultad de Ciencias de la UNAM, al **Dr. Ramón Marcos Soto Hernández** del Colegio de Postgraduados, por sus comentarios y sugerencias que enriquecieron el contenido de este manuscrito.

Al **Dr. Salvador Montes Hernández** por las facilidades otorgadas en el Banco de Germoplasma del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP)

Al **Geógrafo Jesús Fuentes Junco**, por la elaboración de los mapas; al **M. C. Heberto Ferreira Medina** y al **Ing. Alberto Valencia García** por su ayuda técnica, a mis compañeros Ángel, Yolanda, Cintia, Erick, Alicia, Gerardo, Lucero, Yesenia, del laboratorio de Ecología Química del Centro de Investigaciones en Ecosistemas, por su valioso apoyo y compañía durante las largas jornadas de trabajo tanto en el campo como en el laboratorio; a Maribel por su amistad y aliento durante la realización de este proyecto.

A la **M.C. Ma. Teresa Ramírez Apan** y el **M.C. Antonio Nieto Camacho** por su apoyo y amistad durante mi estancia en el Instituto de Química; también a mis compañeros del laboratorio Ma. Luisa, Raquel, Alejandra, Blanca y Edgar por su ayuda durante mi estancia en el laboratorio de Productos Naturales del mismo Instituto

A las siguientes instituciones: Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM (POFJEG) y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Proyecto 34895-V otorgado a FJEG), por el apoyo económico. Al CONACyT por la beca que otorgó a la primera autora durante sus estudios de doctorado en el Posgrado en Ciencias Biomédicas de la UNAM.

DEDICATORIA

A mi esposo, compañero y amigo Gerardo, quien siempre me ha apoyado en todos mis proyectos.

“Gracias por estar siempre conmigo”.

A mis hijos Gerald, Josseline, Jorge, Israel y Emmanuel pues son la energía e inspiración que me mueven para llegar a la meta.

“Siempre estarán en mi corazón”.

A mi mamá Marilú y a mis hermanos José, Celia, Cayetano, Ma. del Carmen y Alejandra que siempre me han animado en la conclusión de mis estudios.

“Mil gracias por estar siempre cuando los he necesitado”.

INDICE

| | |
|---|-----|
| RESUMEN GENERAL..... | 1 |
| INTRODUCCIÓN GENERAL..... | 3 |
| LITERATURA CITADA | 7 |
| CAPÍTULO I..... | 11 |
| 1. LOS METABOLITOS SECUNDARIOS DE <i>PERSEA AMERICANA</i> Y ESPECIES AFINES: INCIDENCIA Y ACTIVIDAD BIOLÓGICA..... | 11 |
| RESUMEN..... | 12 |
| 1.1 INTRODUCCIÓN..... | 15 |
| 1.2. RESULTADOS..... | 17 |
| 1.2.1. <i>Diversidad estructural de los compuestos químicos de Persea.</i> | 17 |
| 1.2.2. <i>Actividad biológica de los compuestos encontrados en Persea spp.</i> | 40 |
| 1.2.3. <i>Composición química de los órganos de Persea spp.</i> | 52 |
| 1.3 DISCUSIÓN..... | 54 |
| 1.3.1. <i>Consideraciones ecológicas de las mezclas de los metabolitos secundarios.</i> | 54 |
| 1.3.2. <i>Actividades múltiples de los metabolitos secundarios</i> | 55 |
| 1.3.3. <i>Variabilidad en el número de actividades de los terpenos.</i> | 55 |
| 1.3.4. <i>Actividad de los demás compuestos.</i> | 56 |
| 1.3.5. <i>Atracción de entomófagos.</i> | 56 |
| 1.3.6. <i>Atrayentes de los polinizadores.</i> | 57 |
| 1.3.7. <i>Compuestos citotóxicos, antivirales y antiinflamatorios.</i> | 57 |
| 1.3.8. <i>Diversidad de compuestos en Persea.</i> | 58 |
| LITERATURA CITADA | 60 |
| AGRADECIMIENTOS | 97 |
| CAPÍTULO 2 | 98 |
| 2. DOCUMENTO PUBLICADO: PATRONES DE VARIACIÓN Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA EN FENOTIPOS QUÍMICOS FOLIARES DE <i>PERSEA AMERICANA</i> VAR. <i>DRYMIFOLIA</i> | 98 |
| RESUMEN..... | 99 |
| 2.1 INTRODUCCIÓN..... | 99 |
| 2.2. MATERIALES Y MÉTODOS..... | 100 |
| 2.2.1. <i>Toma de muestras.</i> | 100 |
| 2.2.2. <i>Procedimiento de extracción y cuantificación de los metabolitos secundarios.</i> | 100 |
| 2.2.3. <i>Identificación y cuantificación de los compuestos químicos.</i> | 101 |
| 2.2.4. <i>Análisis estadístico.</i> | 101 |
| 2.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN..... | 101 |
| 2.3.1. <i>Grupos y subgrupos del banco de germoplasma.</i> | 102 |
| 2.3.2. <i>Distribución geográfica del origen de las accesiones según su grupo químico.</i> | 102 |
| 2.3.3. <i>Grupos generados por características químicas.</i> | 102 |
| 2.3.4. <i>Variación química dentro y entre estados.</i> | 106 |
| 2.3.5. <i>Proporción de compuestos más abundantes en las localidades.</i> | 106 |
| 2.3.6. <i>Correlación entre localización geográfica y la incidencia de los compuestos volátiles.</i> | 106 |
| 2.4. CONCLUSIONES..... | 109 |
| AGRADECIMIENTOS..... | 109 |
| LITERATURA CITADA..... | 109 |
| CAPÍTULO 3 | 111 |
| 3. DOCUMENTO PUBLICADO: THE FOLIAR CHEMICAL PROFILE OF CRIOLLO AVOCADO, <i>PERSEA AMERICANA</i> VAR. <i>DRYMIFOLIA</i> (LAURACEAE), AND ITS RELATIONSHIP WITH THE INCIDENCE OF A GALL-FORMING INSECT, <i>TRIOZA ANCEPS</i> (TRIOZIDAE). | 111 |
| ABSTRACT..... | 112 |

| | |
|---|------------|
| 3.1. INTRODUCTION..... | 112 |
| 3.2. MATERIALS AND METHODS..... | 113 |
| 3.2.1. <i>Study site</i> | 113 |
| 3.2.2. <i>Sample processing and chromatographic analysis</i> | 113 |
| 3.2.3. <i>Data analysis</i> | 114 |
| 3.2.4. <i>Size and shape analysis</i> | 114 |
| 3.3. RESULTS..... | 115 |
| 3.3.1. <i>Relationships among phytochemical diversity, accession origin, and gall incidence</i> | 115 |
| 3.3.2. <i>Size and shape analysis of the foliar secondary compound mixtures of individual trees</i> | 115 |
| 3.3.3. <i>Size of foliar chemical compounds among groups</i> | 116 |
| 3.3.4. <i>Shape of foliar chemical compounds among groups</i> | 117 |
| 3.4. DISCUSSION..... | 119 |
| 3.5. ACKNOWLEDGEMENTS..... | 120 |
| 3.6. REFERENCES..... | 120 |
| CAPÍTULO 4 | 122 |
| 4. RELACIÓN DE LA DIVERSIDAD QUÍMICA FOLIAR DEL AGUACATE HASS (<i>PERSEA AMERICANA</i> VAR. HASS) CON LA HERBIVORÍA Y LA ONTOGENIA | 122 |
| RESUMEN..... | 123 |
| 4.1 INTRODUCCIÓN..... | 125 |
| 4.2 MATERIALES Y MÉTODOS | 126 |
| 4.2.1. <i>Toma de muestras</i> | 127 |
| 4.2.2. <i>Procedimiento de extracción y cuantificación de los metabolitos secundarios</i> | 127 |
| 4.2.3. <i>Identificación y cuantificación de los compuestos químicos</i> | 128 |
| 4.2.4. <i>Tasas de herbivoría</i> | 129 |
| 4.2.5. <i>Análisis estadístico</i> | 130 |
| 4.2.6. <i>Análisis de tamaño y forma</i> | 130 |
| 4.3 RESULTADOS..... | 132 |
| 4.3.1. <i>Relación de la diversidad fitoquímica con daño por herbivoría</i> | 132 |
| 4.3.2. <i>Tasas de herbivoría por edad de la hoja, ubicación y orientación</i> | 135 |
| 4.3.3. <i>Contenido de agua foliar por edad de la hoja, ubicación y orientación</i> | 137 |
| 4.3.4. <i>Diferencias en las distintas épocas de colecta</i> | 140 |
| 4.3.5. <i>Compuestos más abundantes en las 3 diferentes épocas</i> | 145 |
| 4.3.6. <i>Análisis de tamaño y forma de las mezclas de metabolitos secundarios en la ontogenia</i> | 147 |
| 4.3.6.1. <i>Tamaño de los compuestos químicos foliares de <i>P. americana</i> var. Hass entre grupos</i> | 149 |
| 4.3.6.2. <i>Forma de los compuestos químicos foliares de <i>P. americana</i> var. Hass entre grupos</i> | 161 |
| 4.4 DISCUSIÓN..... | 164 |
| 4.5 CONCLUSIONES..... | 168 |
| LITERATURA CITADA | 169 |
| 4.7. AGRADECIMIENTOS | 173 |
| DISCUSIÓN GENERAL | 174 |
| LITERATURA CITADA | 175 |

RESUMEN GENERAL

Se investigó la función de la diversidad fitoquímica relacionada con el ataque de los herbívoros en *Persea americana*, en diferentes escalas: dentro y entre poblaciones, y dentro del individuo. Probamos dos hipótesis, a) que la defensa de la planta está determinada por la diversidad fitoquímica; y b) que un compuesto o grupos de compuestos determinan la defensa de la planta. Antes de probar las hipótesis, revisamos la literatura y encontramos 357 metabolitos secundarios (MS) reportados en las 24 especies de *Persea* que han sido estudiadas, y documentamos la actividad de cada uno de ellos (capítulo 1). *P. americana* es la especie más estudiada y la mayor cantidad de MS se han aislado de hojas y la minoría de frutos, ramas y troncos. Se encontraron 126 terpenoides, 13 aromáticos, 8 alcaloide, 15 fenoles, 19 furanos, 19 flavonas, una leucoantocianidina, 41 ligninas, 6 lactona, 4 esteroides, 16 alcoholes, 7 cetonas, 29 aldehídos, 28 ácidos y ésteres, un triglicérido, 20 alcanos y alquenos, 4 azúcares. El sesgo en la investigación de los MS de *Persea* no permite hacer generalizaciones sobre la función de la diversidad fitoquímica, aunque se encontró que la mayoría de los compuestos donde se reporta su actividad biológica pueden afectar a varias especies o procesos bioquímicos o patológicos. Para probar las hipótesis a escala geográfica y poblacional describimos la variación de terpenoides y fenilpropanoides volátiles foliares en las accesiones de *P. americana* var. *drymifolia* (aguacate criollo) del banco de germoplasma del INIFAP-Celaya y determinamos los fenotipos químicos foliares de esos árboles y sus patrones de variación y distribución geográfica en (capítulo 2). Los resultados muestran la formación de grupos y subgrupos, la mayor distribución se encuentra a través del Eje Volcánico Transversal, todos los subgrupos se diferencian significativamente por el estragol siendo este y el cariofileno los compuestos más abundantes (> 10%), además que el estragol tuvo correlación positiva significativa con la latitud, longitud y altitud. Los árboles del banco de germoplasma estaban diferencialmente atacados por el insecto agallero de la hoja (*Trioza anceps*), relacionamos entre individuos los perfiles químicos foliares de *P. americana* var. *drymifolia* con la incidencia del insecto formador de agallas *Trioza anceps* (capítulo 3); encontramos que la diversidad química, la incidencia de agallas, la altitud y latitud tuvieron débiles correlaciones entre ellos mismos y el análisis de correlación múltiple indica que la incidencia de agallas tuvo una relación no-lineal con los terpenoides de las hojas de aguacate; el análisis de tamaño y forma mostró variación

intraespecífica en los perfiles químicos entre los cinco grupos de árboles clasificados por el número de agallas por 10 cm² de la hoja. Finalmente estudiamos la función de la diversidad fitoquímica en las diferentes edades de las hojas dentro de los individuos, en tres diferentes épocas y dos posiciones de la copa del árbol (capítulo 4); no encontramos relación lineal del índice de diversidad de Shannon con el porcentaje de daño, sin embargo, cuando el porcentaje de daño como variable dependiente y como covariables la diversidad y el porcentaje de agua foliar, encontramos diferencias en la edad de la hoja. Hay mucha variación entre los individuos y dentro de cada individuo, encontramos combinaciones específicas de compuestos químicos en las diferentes edades de las hojas. Podemos concluir que la función de la diversidad fitoquímica es más compleja que la riqueza de compuestos de la mezcla. Aparentemente, cada interacción entre una planta y un consumidor estará determinada tanto por combinaciones específicas de compuestos como por sus diferentes concentraciones.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El aguacate es una de las frutas más nutritivas, por eso ha ocupado un lugar muy importante en la dieta humana tanto por su sabor como por su aspecto y por los beneficios que aporta, sin contar con su alta densidad energética. Además es excepcional por la cantidad y calidad de su proteína, y provee cantidades importantes de fibra dietética (Barrera *et al.* 1999).

UBICACIÓN TAXONÓMICA

Reino: Plantae
División: Magnoliophyta
Clase: Magnoliopsida
Orden: Laurales
Familia: Lauraceae
Genero: *Persea*

Persea es un género botánico de cerca de 150 especies de árboles siempreverdes de la familia del laurel, Lauraceae. El miembro más conocido es el aguacate o palta (*P. americana americana*), muy cultivada en regiones subtropicales por sus grandes frutos comestibles. Son árboles medianos, 15-30 m de altura en madurez. Hojas simples, lanceoladas a lanceoladas anchas, variando entre especies desde 5-30 cm de longitud, y 2-12 cm de ancho, con arreglos espiralados o alternados en los tallos. Las flores están en cortas panículas, con seis pequeños segmentos de periantos verde amarillentos de 3-6 mm de longitud, nueve estambres y un ovario con un solo embrión. El fruto es una drupa oval o aplanada, con una cubierta carnosa cubriendo una sola semilla; con tamaño muy variable entre las especies, 1-1,5 cm en *P. borbonia* y *P. indica*, más de 1-2 dm en *P. americana*.

Las especies de *Persea* tienen una heterogénea distribución, con cerca de 70 especies del Neotrópico, de Brasil a Chile en Sudamérica a Centroamérica y México, las Indias Occidentales, el sudeste de EE. UU.; una sola especie, *P. indica*, endémica de las Islas de Macaronesia, incluyendo Madeira y la Islas Canarias; y 80 especies del este

asiático y sudeste de Asia. Ninguna de las especies es muy tolerante a fríos severos, salvo, *P. borbonia*, *P. ichangensis* y *P. lingue*, sobreviven temperaturas debajo de los -12 °C; también requieren suelo húmedo continuo, y no toleran sequía.

Las evidencias de fósiles indican que el género es originario de África Occidental durante el Paleoceno, y expandido de Asia, a Sudamérica, luego Europa y finalmente Norteamérica. Es a través del África de secano, oeste de Asia, el Mediterráneo del Oligoceno al Pleistoceno, y la glaciación de Europa durante el Pleistoceno, causando la extinción del género en esas regiones, resultando en la actual distribución.

El género *Persea* tiene tres subgéneros. El subgénero asiático *Machilus* es tratada en separado del género *Machilus* por muchos autores, incluido en *Flora of China*, con incompatibilidad de injerto entre el subgénero *Persea* y el *Eriodaphne*. Subgénero *Persea* de Centroamérica. dos especies: *Persea americana* Mill.-Avocado (*Persea americana* Mill. var. *drymifolia* (Schltdl. & Cham.) S.F.Blake; *Persea americana* var. *floccosa*; *Persea americana* var. *Guatemalensis*; *Persea americana* var. *nubigena*; *Persea americana* var. *steyermarkii*) y *Persea schiedeana*-Coyo. Subgénero *Eriodaphne* (*Mutisiopersea*) de América, Macaronesia, con unas 70 especies por menciona algunas de ellas tenemos: *Persea alpigena* Spreng.; *Persea borbonia* Spreng.; *Persea caerulea* (Ruiz & Pav.) Mez; *Persea cinerascens* Blake; *Persea donnell-smithii* Mez; *Persea indica*-Viñátigo; *Persea lingue*-Lingue; *Persea longipes*; *Persea palustris*-Swampbay; *Persea skutchii*. Subgénero *Machilus* de Asia, con unas 80 especies como por ejemplo: *Persea edulis*; *Persea ichangensis*; *Persea japonica*; *Persea macrantha*; *Persea nanmu*; *Persea thunbergii*; *Persea yunnanensis* (Esacademic 2011).

La hipótesis que trata de explicar la diversidad y concentración de los metabolitos secundarios (MS), supone que mientras más alta es la diversidad de éstos mayor es la protección para la planta (Firn y Jones, 2003; Jones y Firms, 1991; Jones y Lawton, 1991; Rhoades, 1979), y que a mayor presión de consumidores sobre la planta se favorece mayor diversidad química (Langenheim, 1984, 1994). Sin embargo, pocos estudios han mostrado experimentalmente que la alta diversidad de mezclas de MS puede reducir el ataque de los herbívoros más efectivamente que la baja diversidad de éstos (Adams y Bernays, 1978; Castellanos y Espinosa-García, 1997). En poblaciones de plantas es frecuente que la variación química entre los individuos sea discreta, esto es, que haya grupos de individuos,

con perfiles fitoquímicos distintos (Snyder, 1992; Torres-Gurrola *et al.*, 2009). Asimismo, es bien sabido que la química de la planta afecta la calidad de ésta, limitando el crecimiento y la reproducción de los herbívoros; sin embargo, muchos herbívoros pueden usar los MS (p. ej. secuestrándolos), en su defensa contra sus propios enemigos naturales, alimentándose de su planta hospedero que contiene MS tóxicos, creando los herbívoros el espacio libre de enemigos (Ode, 2006).

Las hojas cuando son jóvenes a menudo son más vulnerables al daño causado por herbívoros y patógenos, ya que son preferidas en comparación con las hojas maduras (Aide, 1993; Coley, 1983; Feeny, 1970; Selman y Lowman, 1983; Wint, 1983); por lo tanto, el tiempo en que ocurre el mayor daño es en el primer mes de desarrollo (Coley y Aide, 1991; Lowman y Box, 1983). La herbivoría de las hojas jóvenes (cerca al final de la expansión) puede imponer más altos costos en la pérdida de recursos y la potencial productividad de una planta (Jurik y Chabot, 1986). Los niveles de fenoles (Choong, 1996; Coley 1983; Langenheim *et al.*, 1986; Read *et al.*, 2003; Turner, 1995), terpenos (Crankshaw y Langenheim, 1981; Hall y Langenheim, 1986; Mihaliak y Lincoln, 1989), alcaloides (van Dam *et al.*, 1995, 1996) y glucósidos cianogénicos (Gleadow y Woodrow, 2000; Lamont, 1993), están más concentrados en las hojas jóvenes, a pesar de ello, son más consumidas que las hojas maduras (Choong 1996; Coley 1983), pues esto no siempre sucede (Lambdon *et al.*, 2003; van Dam *et al.*, 1996).

Las concentraciones relativas de los MS pueden ser muy importantes para determinar la capacidad de defensa de determinados fenotipos e influir en los patrones multidimensionales de las interacciones bióticas de las plantas (An *et al.*, 2001; Barbehenn *et al.*, 2001; Castellanos y Espinosa-García, 1997; Espinosa-García y Langenheim, 1991; Rasmussen y Einhellig, 1977; Stamp y Yang, 1996), por lo que el análisis de tamaño y forma de la concentración absoluta (CA) y concentración relativa (CR) de las mezclas de MS que definen a los fenotipos químicos de los individuos, proporciona una herramienta analítica para examinar y relacionar variaciones y covariaciones de CA y CR de los MS en las plantas, con diversos factores y procesos ecológicos (Boecklen y Price, 1989; Mosimann y James, 1979).

A pesar de la importancia de la química de la planta y de que los MS están asociados con la resistencia de las plantas a las plagas y enfermedades (Edwards *et al.*,

1993; Espinosa-García, 2001; Langenheim, 2003), el estudio y la caracterización de la variación química del aguacate criollo o “Hass” (tanto en bancos de germoplasma como en las formas silvestres) han tenido poca atención (p. ej. los estudios de Bergh *et al.*, 1973; Rincón-Hernández *et al.*, 2005). Muchos de estos compuestos (como los terpenoides) están bajo un fuerte control genético, y pueden ser usados como marcadores para la resistencia a plagas y patógenos (Lavi *et al.*, 1993a, 1993b; Mhameed *et al.*, 1995). La variabilidad química en plantas frecuentemente está asociada con la distribución geográfica (Azevedo *et al.*, 2001; Dodd y Rafii, 1994; Goralka y Langenheim, 1995), por lo que es posible que esta asociación también se encuentre en *P. americana* var. *drymifolia*.

El aguacate es originario de las áreas montañosas del centro y este de México y partes altas de Guatemala (Williams, 1977), de donde se ha llevado al resto del mundo (Barrientos-Priego y López-López, 1998; Martínez-Blanco, 1998; INIFAP y CIPAC, 1996). Se reconocen tres razas o variedades: “mexicana” (*Persea americana* var. *drymifolia*), “guatemalteca” (*P. americana* var. *guatemalensis*) y “antillana” (*P. americana* var. *americana*). *Persea americana* var. *drymifolia* produce frutos que se consumen y comercializan localmente y se usa como pie de injerto para el cultivo de “Hass”; esta variedad también es importante, pues junto con *P. americana* var. *guatemalensis* constituyen los progenitores del cultivar “Hass” el más distribuido en el mundo (Fielder *et al.*, 1998; Barrientos-Priego y López-López, 1998).

Las formas silvestres de *Persea americana* var. *drymifolia* (aguacate criollo) se encuentran en bosques mesófilos de montaña o de lauráceas (Challenger, 1998; Lorea-Hernández, 2002; Space, 2002), cuyo estado de conservación es muy precario, y cuya superficie original ha disminuido por la apertura de nuevas áreas a la agricultura y la ganadería, el sobrepastoreo, los incendios forestales, el avance de las áreas urbanas y explotación maderera (Lorea-Hernández 2002; Sánchez-Pérez, 1999). Así, una parte considerable de la enorme riqueza fitogenética de *Persea* spp. está amenazada por la destrucción de estos ecosistemas y por la sustitución de cultivos tradicionales por cultivos mejorados.

El objetivo central del presente trabajo fue el estudio de la función de la diversidad fitoquímica relacionada con el ataque de los herbívoros. El trabajo se divide en cuatro capítulos. El primer capítulo incluye la información de los metabolitos secundarios del

género *Persea*, y propiedades biológicas reportadas hasta el momento de los mismos de manera individual o en mezclas, documentando lo que se conoce del género. El segundo capítulo revisa la distribución geográfica y la diversidad de fenotipos químicos de *P. americana* var. *drymifolia* que se encuentra en el banco de germoplasma del INIFAP-Celaya, nos permite conocer la variación química intra e interpoblacional. El capítulo tres aborda el estudio de la relación entre la diversidad fitoquímica de *P. americana* var. *drymifolia* y la defensa de la planta contra el herbívoro especialista inductor de agallas *Trioza anceps*; además revisa si algún fitoquímico permite o evita el establecimiento del insecto en la planta hospedera. El cuarto capítulo abordó el estudio del efecto de la edad de la hoja, la temporada y los estratos superior e inferior en la copa del árbol sobre de la defensa de la planta.

LITERATURA CITADA

- Adams C. M. y Bernays E. A. 1978. The effect of combinations of deterrents on the feeding behaviour of *Locusta migratoria*. *Entomol. Exp. Appl.* **23**: 101-109.
- Aide T. M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology*, **74**: 455-466.
- An M., Pratley J. E., y Haig T. 2001. Phytotoxicity of vulpia residues: III. Biological activity of identified allelochemicals from *Vulpia myuros*. *J. Chem. Ecol.* **27**: 383-394.
- Azevedo N. R., Campos I. F. P., Ferreira H. D., Portes T. A., Santos S. C., Seraphin J. C., Paula J. R., y Ferri P. H. 2001. Chemical variability in the essential oil of *Hyptis suaveolens*. *Phytochemistry*, **57**: 733-736.
- Barbehenn R. V., Bumgarner S. L., Roosen E. F., y Martin M. M. 2001. Antioxidant defenses in caterpillars: role of the ascorbate-recycling system in the midgut lumen. *J. Insect Physiol.* **47**: 349-357.
- Barrera, G. J. L., Bautista, J. M., and Fernández, D. F. 1999. Ensayos de ácidos grasos insaturados en el aceite de aguacate criollo (*Persea drymifolia* Ness). Memorias del VIII Congreso de Horticultura, México **7**: 48.
- Barrientos-Priego, A.F., y L. López-López. 2000. Historia y genética del aguacate, en D. Téliz, H. González, J. Rodríguez y R. Dromundo (eds.), *El aguacate y su manejo integrado*. Mundi-Prensa, México, pp. 33-51.
- Bergh B. O., Scora R. W., y Storey W. B. 1973. A comparison of leaf terpenes in *Persea* subgenus *Persea*. *Bot. Gaz.* **134**: 130-134.
- Boecklen W. J. y Price P. W. 1989. Size and shape of sawfly assemblages on arroyo willow. *Ecology*, **70**: 1463-1471.
- Castellanos I. y Espinosa-García F. J. 1997. Plant secondary metabolite diversity as a resistance trait against insect: a test with *Sitophilus granarius* (Coleoptera: Curculionidae) and seed secondary metabolites. *Biochem. Syst. Ecol.* **25**: 591-602.

- Boecklen W. J. y Price P. W. 1989. Size and shape of sawfly assemblages on arroyo willow. *Ecology*, **70**: 1463-1471.
- Castellanos I. y Espinosa-García F. J. 1997. Plant secondary metabolite diversity as a resistance trait against insect: a test with *Sitophilus granarius* (Coleoptera: Curculionidae) and seed secondary metabolites. *Biochem. Syst. Ecol.* **25**: 591-602.
- Challenger A. 1998. La zona ecológica templada húmeda (bosque mesófilo de montaña). In T. Segovia y G. Lara (eds.), *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro*: 443-518. México, D.F.: CONABIO. Instituto de Biología, UNAM. Agrupación Sierra Madre, S.C.
- Choong M. F. 1996. What makes a leaf tough and how this affects the pattern of *Castanopsis fissa* leaf consumption by caterpillars. *Funct. Ecol.* **10**: 668-674.
- Coley P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.* **53**: 209-233.
- Coley P. D. y Aide T. M. 1991. Comparisons of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes, y W. W. Benson (eds.), *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*: 25-49. New York: Wiley.
- Crankshaw D. R. y Langenheim J. H. 1981. Variation in terpenes and phenolics through leaf development in *Hymenaea* and its possible significance to herbivory. *Biochem. Syst. Ecol.* **9**: 115-124.
- Dodd R. S. y Rafii Z. A. 1994. Chemical and ecological variability of *Cupressus bakeri* on Goosenest Mountain, California. *Biochem. Syst. Ecol.* **22**: 393-400.
- Edwards P. B., Wanjura W. J., y Brown W. V. 1993. Selective herbivory by Christmas beetles in response to intraspecific variation in Eucalyptus terpenoids. *Oecologia*, **95**: 551-557.
- Esacademic (Ficha técnica). <http://www.esacademic.com/dic.nsf/eswiki/758856>. (Consultada el 27 de enero de 2011).
- Espinosa-García F. J. 2001. La diversidad de los metabolitos secundarios y la teoría de la defensa vegetal. In A. L. Anaya, F. J. Espinosa-García, y R. Cruz-Ortega (eds.), *Relaciones Químicas entre Organismos. Aspectos Básicos y Perspectivas de su Aplicación*: 231-249. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México y Plaza y Valdés.
- Espinosa-García F. J. y Langenheim J. H. 1991. Effect of some essential oil phenotypes in coastal redwood on the growth of several fungi with endophytic stages. *Biochem. Syst. Ecol.* **19**: 629-642.
- Feeny P. P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, **51**: 565-581.
- Fielder J., Bufler G., y Bangerth F. 1998. Genetic relationships of avocado (*Persea americana* Mill.) using RAPD markers. *Euphytica*, **101**: 249-255.
- Firn R. D. y Jones C. G. 2003. Natural products - A simple model to explain chemical diversity. *Nat. Prod. Rep.* **20**: 382-391.
- Gleadow R. M. y Woodrow I. E. 2000. Temporal and spatial variation in cyanogenic glycosides in *Eucalyptus cladocalyx*. *Tree Physiol.* **20**: 591-598.
- Goralka R. J. L. y Langenheim J. H. 1995. Analysis of foliar monoterpenoid content in the California Bay Tree, *Umbellularia californica*, among populations across the distributions of the species. *Biochem. Syst. Ecol.* **23**: 439-448.

- Hall G. D. y Langenheim J. H. 1986. Temporal changes in the leaf monoterpenes of *Sequoia sempervirens*. *Biochem. Syst. Ecol.* **14**: 61-69.
- INIFAP y CIPAC; Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas y Pecuarias y Collaborative International Pesticides Analytical Council de la Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural (SAGAR) 1996. Situación actual de la Investigación en aguacate: retos y demandas. Campo Experimental Forestal Agrícola y Pecuaria-Uruapan, Mich, México.
- Jones C. G. y Firms R. D. 1991. On the evolution of plant secondary chemical diversity. *Philos. T. Roy. Soc. B.* **333**: 273-280.
- Jones C. G. y Lawton J. H. 1991. Plant chemistry and insect species richness of British Umbellifers. *J. Anim. Ecol.* **60**: 767-777.
- Jurik T. W. y Chabot B. F. 1986. Leaf dynamics and profitability in wild strawberries. *Oecologia*, **69**: 296-304.
- Lambdon P. W., Hassall M., Boar R. R., y Mithen R. 2003. Asynchrony in the nitrogen and glucosinolate leaf-age profiles of *Brassica*: is this a defensive strategy against generalist herbivores? *Agr. Ecosyst. Environ.* **97**: 205-214.
- Lamont B. B. 1993. Injury-induced cyanogenesis in vegetative and reproductive parts of two *Grevillea* species and their F1 hibrid. *Ann. Bot-London* **71**: 537-542.
- Langenheim J. H. 2003. Ecological roles of resins. *Plant Resins: chemistry, evolution, ecology, and ethnobotany*: 196-253. Portland, Oregon: Timber Press Science.
- Langenheim J. H. 1984. The roles of plant secondary chemicals in wet tropical ecosystems. In E. Medina, H. A. Mooney, y C. Vázquez-Yañez (eds.), *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*: 189-208. La Haya: Dr.W. Junk.
- Langenheim J. H. 1994. Higher plant terpenoids: A phytocentric overview of their ecological roles. *J. Chem. Ecol.* **20**: 1223-1280.
- Langenheim J. H., Macedo C. A., Ross M. K., y Stubblebine W. H. 1986. Leaf development in the tropical leguminous tree *Copaifera* in relation to microlepidopteran herbivory. *Biochem. Syst. Ecol.* **14**: 51-59.
- Lavi U., Lahav E., Degani C., y Gazit S. 1993a. Genetics of skin color, flowering group and anise scent in avocado. *J. Hered.* **84**: 82-84.
- Lavi U., Lahav E., Degani C., Gazit S., y Hillel J. 1993b. Genetic variance components and heritabilities of several avocado traits. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* **118**: 400-404.
- Lorea-Hernández F. G. 2002. La familia Lauraceae en el sur de México: diversidad, distribución y estado de conservación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* **71**: 59-70.
- Lowman M. D. y Box J. D. 1983. Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest trees. *Austral Ecol.* **8**: 17-25.
- Martínez-Blanco G. 1998. Micronutrientes en el aguacate. *El aguacatero. Boletín Informativo*: APROAM. 5 (ficha técnica)
<http://www.aproam.com/boletines/aguacatero.html> (Consultada el 14 de octubre del 2009).
- Mhameed S., Hillel J., Lahav E., Sharon D., y Lavi U. 1995. Genetic association between DNA fingerprint fragments and loci controlling agriculturally important traits in avocado (*Persea americana* Mill.). *Euphytica*, **84**: 81-87.
- Mihaliak C. A. y Lincoln D. E. 1989. Changes in leaf mono- and sesquiterpene metabolism with nitrate availability and leaf age in *Heterotheca subaxillaris*. *J. Chem. Ecol.* **15**: 1579-1588.

- Mosimann J. E. y James F. C. 1979. New statistical methods for allometry with application to Florida red-winged blackbirds. *Evolution*, **33**: 444-459.
- Ode P. J. 2006. Plant chemistry and natural enemy fitness: Effects on herbivore and natural enemy interactions. *Annu. Rev. Entomol.* **51**: 163-185.
- Rasmussen J. A. y Einhellig F. A. 1977. Synergistic inhibitory effects of p-coumaric and ferulic acids on germination and growth of grain sorghum. *J. Chem. Ecol.* **3**: 197-205.
- Read J., Gras E., Sanson G. D., Clissold F., y Brunt C. 2003. Does chemical defence decline more in developing leaves that become strong and tough at maturity? *Aust. J. Bot.* **51**: 489-496.
- Rhoades D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In G. A. Rosenthal y D. A. Jansen (eds.), *Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites*: 3-54. New York: Academic Press.
- Rincón-Hernández, C., Sánchez Pérez, J. L., and Espinosa-García, F. J. Caracterización química de los árboles de *Persea americana* Mill. var. *drymifolia* (Schltdl. & Cham.) S.F. Blake de los bancos de germoplasma INIFAP (Michoacán). Memorias del II Congreso Mexicano y Latinoamericano del Aguacate en CD, pp. 1-7. 2005. Uruapan, Mich., México. 17 a 21 de octubre.
- Sánchez-Pérez J. L. 1999. Recursos genéticos de aguacate (*Persea americana* Mill.) y especies afines en México. *Rev. Chapingo Ser. Hortic.* **5**: 7-18.
- Selman B. J. y Lowman M. D. 1983. The biology and herbivory rates of *Novacastria nothofagi* Selman (Coleoptera: Chrysomelidae), a new genus and species on *Nothofagus moorei* in australian temperate rain forests. *Aust. J. Zool.* **31**: 179-191.
- Snyder M. A. 1992. Selective herbivory by Albert's squirrel mediated by chemical variability in ponderosa pine. *Ecology*, **73**: 1730-1741.
- Space J. 2002. Zonas ecológicas de América del Norte, Centro América y el Caribe. *Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales 2000 - Informe Principal*: 213-222. Viale delle Terme di Caracalla, 00100 Roma: Dirección de Información de la FAO.
- Stamp N. E. y Yang Y. L. 1996. Response of insect herbivores to multiple allelochemicals under different thermal regimes. *Ecology*, **77**: 1088-1102.
- Torres-Gurrola G., Montes-Henández S., y Espinosa-García F. J. 2009. Patrones de variación y distribución geográfica en fenotipos químicos foliares de *Persea americana* var. *drymifolia*. *Rev. Fitotec Mex.* **32**: 19-30.
- Turner I. M. 1995. Foliar defences and habitat adversity of three woody plant communities in Singapore. *Funct. Ecol.* **9**: 279-284.
- van Dam N. M., de Jong T. J., Iwasa Y., y Kubo T. 1996. Optimal distribution of defences: are plants smart investors? *Funct. Ecol.* **10**: 128-136.
- van Dam N. M., Witte L., Theuring C., y Hartmann T. 1995. Distribution, biosynthesis and turnover of pyrrolizidine alkaloids in *Cynoglossum officinale*. *Phytochemistry*, **39**: 287-292.
- Williams L. O. 1977. The avocados, a synopsis of the genus *Persea* subg. *Persea*. *Econ. Bot.* **31**: 315-320.
- Wint G. R. W. 1983. Leaf damage in tropical rain forest canopies. In S. L. Sutton, T. C. Whitmore, y A. C. Chadwick (Eds.), *Tropical rain forest: ecology and management*: 229-239. Oxford.

CAPÍTULO I

1. LOS METABOLITOS SECUNDARIOS DE *Persea americana* Y ESPECIES AFINES: INCIDENCIA Y ACTIVIDAD BIOLÓGICA

SECONDARY METABOLITES OF *Persea americana* AND RELATED SPECIES: INCIDENCE AND BIOLOGICAL ACTIVITY

GUADALUPE TORRES GURROLA¹, GUILLERMO DELGADO LAMAS² Y FRANCISCO J. ESPINOSA-GARCÍA¹

¹Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. ex-Hacienda de San José de la Huerta. , C.P. 58190, Morelia, Mich. Tel. 01-443-322-27-77 Ext. 42628, Fax 01-443-322-27-19 México. gtorres@oikos.unam.mx y espinosa@oikos.unam.mx. ²Instituto de Química, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. C.P. 04510, México, D.F., México.

RESUMEN

Persea americana se cultiva en ambientes tropicales a subtropicales en casi todos los estados de la República Mexicana, aunque Michoacán concentra la mayoría de la producción comercial. Uno de los principales problemas para la conservación del aguacate es la pérdida acelerada de los bosques donde éste crece en forma silvestre y la sustitución de variedades criollas por variedades seleccionadas para explotación comercial. Esta pérdida también amenaza a la diversidad química presente en las variedades y especies afines de *P. americana*. Es muy factible que la composición química de los diversos órganos del aguacatero sea importante en la resistencia natural contra sus plagas y enfermedades, por lo que es indispensable conocer la incidencia y función de los metabolitos secundarios en el aguacatero. El objetivo de este trabajo fue documentar la incidencia y actividad biológica de los metabolitos secundarios encontrados en las variedades y especies afines de *P. americana* y examinar esta diversidad química de acuerdo a las principales hipótesis propuestas para explicar la diversidad química en las plantas. La mayor variedad de metabolitos secundarios se encuentran en mezclas en las hojas, entre las que se hayan: muchos terpenos, ocho alcaloides, fenoles, furanos, seis lactonas, lignanos, acetatos, aldehídos, cetonas, alcoholes, alcanos y alquenos. Se han encontrado metabolitos secundarios, aunque en menor proporción, en las ramas, tales como: diterpenos, triterpenos y lactonas; en la corteza se registran lactonas; en el xilema sesquiterpenos, alcaloides y triterpenos; en el pericarpio fenoles, flavonas, leucoantocianidinas y alcoholes; en el mesocarpio: sesquiterpenos, fenoles, furanos, flavonas, leucoantocianidinas, lactonas, alcanos, alcoholes y aldehídos; y en la semilla fenoles, furanos, flavonas, leucoantocianidinas y azúcares. Se encontraron compuestos con más de una propiedad biológica. En general, todos los compuestos volátiles tienen efectos antifúngicos, antibacteriales; en los herbívoros antialimentarios, disuasivos de la oviposición, de la masticación y atrayentes de los polinizadores. Los monoterpenos y sesquiterpenos, son atrayentes de los parasitoides. Los diterpenos son principalmente antialimentarios. Los fenoles actúan como atrayentes de los enemigos naturales de la planta. Algunos de estos compuestos también tienen propiedades como anticancerígenas, antivirales, antiinflamatorios, o como medicina tradicional. La gran cantidad de metabolitos secundarios de *Persea* spp. y de sus propiedades biológicas apoyan la hipótesis de que a

mayor diversidad química mayor protección contra los consumidores de plantas; empero la insuficiencia de estudios químicos y ecológicos en las especies de *Persea* no permiten la evaluación apropiada de las hipótesis sobre la función de la diversidad química en la defensa vegetal.

Palabras clave: *Persea americana*, metabolitos secundarios, incidencia, actividad biológica.

ABSTRACT

Persea americana is grown in tropical to subtropical areas in almost every state of Mexico, but Michoacán concentrates most of the commercial production. One of the main problems for the conservation of avocado is the accelerating loss of forests where it grows wild and the replacement of landraces by selected avocado varieties for commercial exploitation. This loss also threatens the chemical diversity present in the varieties and *P. americana* related species. It is very likely that the chemical composition of the various organs of the avocado is important in natural resistance against pests and their diseases, so it is essential to know the impact and role of secondary metabolites in the avocado. The aim of this study was to document the incidence and biological activity of secondary metabolites found in the varieties and *P. americana* related species and to consider the chemical diversity according to the main hypotheses to explain the chemical diversity in plants. The greatest variety of secondary metabolites found in mixtures in the leaves, among which are: many terpenes, eight alkaloids, phenols, furans, six lactones, lignans, acetates, aldehydes, ketones, alcohols, alkanes and alkenes. Secondary metabolites were found in lower proportion in the branches: diterpenes, triterpenes and lactones, in the cortex: lactones, in the xylem: sesquiterpenes, alkaloids and sterols, in the pericarp: phenols, flavones, leucoanthocyanidins and alcohols in the mesocarp: sesquiterpenes, phenols, furans, flavones, leucoanthocyanidins, lactones, alkanes, alcohols and aldehydes, and seed: phenols, furans, flavones, leucoanthocyanidins and sugars. Compounds were found that had more of a biological property. Usually all the volatiles have antifungal, antibacterial, antifeedant effects, oviposition, mastication deterrent, pollinator, herbivores and pathogens attractants. That attract parasitoids are monoterpenes and sesquiterpenes, diterpenes found those whose main activity antifeedant; phenols act as attractants for

natural enemies of the plant. Some of these compounds were also found as anticancer, antiviral, antiinflammatory, and so on, as a traditional medicine used by many generations of mankind. The large number of secondary metabolites of *Persea* spp. and their biological property are consistent with the hypothesis that higher chemical diversity provides a better defence against consumers, but the lack of chemical and ecological studies in *Persea*'s species not allow proper evaluation of hypotheses about the role of chemical diversity in plant defense.

Key words: *Persea americana*, secondary metabolites, incidence, biological activity

1.1 INTRODUCCIÓN

El aguacate (*Persea americana* Mill.: Lauraceae) es un fruto originario de México y Centroamérica, de donde se ha llevado al resto de América y a los demás continentes. *Persea americana* se cultiva en ambientes tropicales a subtropicales en casi todos los estados de México, aunque Michoacán concentra la mayoría de la producción comercial.

La mayoría de las variedades comerciales de aguacate (se han clasificado más de 500) se producen en México, Estados Unidos, Israel y las Islas Canarias. La raza mexicana (var. *drymifolia*) surgió en las montañas de México y está caracterizada por frutos pequeños verdes o negros con piel delgada. El aguacate mexicano puede crecer a elevaciones desde 1,500 hasta 3,000 metros (Bergh, 1975; Sánchez-Pérez, 1999). La raza guatemalteca (var. *guatemalensis*) surgió en las montañas de América Central pero más al sur y generalmente a menor elevación que la raza mexicana. Los aguacates guatemaltecos son medianos o grandes, tienen piel gruesa y son relativamente lentos para madurar. La raza antillana (var. *americana*) se presenta en bosques de tierras bajas de América Central y noroeste de América del Sur, y se originó sobre el lado oeste de las montañas de América Central (Rubi *et al.*, 1995).

Uno de los principales problemas para la conservación del aguacate es la pérdida acelerada de los bosques donde éste crece en forma silvestre y la sustitución de variedades criollas por variedades seleccionadas para explotación comercial (Sánchez-Pérez, 1999). Esto causa pérdida de variabilidad genética que es muy importante para el mejoramiento de la especie (Sánchez-Pérez, 1999). Una de las áreas donde esta variabilidad es importante es en el fitomejoramiento para reducir la susceptibilidad a plagas y enfermedades de las variedades mejoradas que se cultivan en México, entre las que sobresalen “Hass” y “Fuerte”, que son muy susceptibles a enfermedades tanto del follaje, fruto, ramas y troncos. Estas enfermedades en ocasiones pueden causar la muerte de los árboles (como es el caso del cáncer de tronco y ramas), y en el mejor de los casos, afectan la apariencia del fruto y requieren de control químico intensivo que encarece costos de cultivo. Igualmente, plagas como los ácaros, los barrenadores del fruto y del tronco, así como los trips causan grandes pérdidas en cosechas o en su control (Brogdon, 1955).

Es muy factible que la composición química de los diversos órganos del aguacatero sea importante en la resistencia natural de *P. americana* contra sus plagas y enfermedades

(Brune and van Lelyveld, 1982; Prusky *et al.*, 1985; González-Coloma *et al.*, 1992; Espinosa-García *et al.*, 2001). Sin embargo, aunque hay numerosos trabajos sobre la química del aguacate, no existe una compilación de estos compuestos que documente su diversidad, bioactividad e incidencia en los diferentes órganos del aguacatero.

La gran diversidad de metabolitos secundarios presentes en las plantas ha tratado de explicarse con diferentes hipótesis sobre su origen y función (Espinosa-García, 2001; Theis and Lerda, 2003). Una de ellas postula que los metabolitos secundarios dentro de los tejidos de las plantas son redundantes, es decir, que realizan la misma función, y que su gran diversidad se explica como un mecanismo que asegura la defensa aún con la posible pérdida de algunos componentes (Hammerschmidt and Schultz, 1996). Otra hipótesis similar postula que los compuestos en los tejidos funcionan individualmente contra varios tipos de consumidores de las plantas, aunque los diferentes compuestos muestran cierto grado de especificidad; esto es, aunque puede haber compuestos multifuncionales contra herbívoros y patógenos, algunos serán más efectivos contra ciertas especies y otros lo serán con otras especies (Isman *et al.*, 1996). Una hipótesis más se distingue porque propone que los metabolitos secundarios funcionan en conjunto, esto es, como mezclas donde se dan efectos sinérgicos y aditivos que funcionan contra un espectro muy amplio de consumidores (Berenbaum, 1985; Isman *et al.*, 1996). Una visión opuesta a todas estas hipótesis es la que postula que casi todos los metabolitos secundarios son inútiles y que su presencia en las plantas se explica porque estos compuestos no representan costos para éstas y porque las vías metabólicas que los producen ocasionalmente pueden producir un compuesto con alta actividad biológica que sí le sirve a la planta (Jones y Firms, 1991). La gran variedad de metabolitos secundarios que se han aislado de las hojas de *Persea americana*, provee de una oportunidad para confrontar algunas de las hipótesis sobre la función de la diversidad de los metabolitos secundarios. Así, los objetivos de este trabajo fueron: a) documentar la diversidad, bioactividad e incidencia en órganos vegetales de los metabolitos secundarios de las especies del género *Persea*; y b) confrontar los datos de diversidad química de hojas de *Persea americana* con algunas hipótesis que tratan de explicar la función de la diversidad de los metabolitos secundarios. Para lograr estos objetivos se hizo una búsqueda bibliográfica en la base de datos Cambridge Abstracts in

Biology de 1973 a 2010. Con la información recabada se creó un inventario de metabolitos secundarios en *Persea* spp.

1.2. RESULTADOS

1.2.1. Diversidad estructural de los compuestos químicos de *Persea*.

En *Persea* spp. se ordenaron los compuestos encontrados de acuerdo a clasificación biosintéticas de los metabolitos secundarios (Anaya 2003), en este género se han reportado hasta el momento 360 diferentes metabolitos secundarios (tabla 1, 2, 3, 4 y 5).

Entre los metabolitos secundarios caracterizados en el género *Persea* se encuentran: terpenoides (monoterpenos, sesquiterpenos, diterpenos y triterpenos) (Tabla 1); leucoanticianidinas, flavonas, ligninas, fenoles y furanos (Tabla 2); compuestos aromáticos, alcaloides y lactonas (Tabla 3); alcoholes, cetonas y aldehídos (Tabla 4); y esterés, alcanos y azúcares (Tabla 5).

La actividad de los metabolitos secundarios está asociada a su estructura tridimensional. En algunos compuestos el isómero no tiene actividad biológica por lo que representamos la estructura química de terpenoides (monoterpenos, sesquiterpenos, diterpenos y triterpenos) (Fig. 1); leucoanticianidinas, flavonas, ligninas, fenoles, furanos y (Fig. 2); compuestos aromáticos, alcaloides y lactonas (Fig. 3); alcoholes, cetonas y aldehídos (Fig. 4); esterés, alcanos y azúcares (Fig. 5) que se encuentran en el género *Persea*.

La importancia de identificar la parte de la planta y la especie de donde fueron aislados los metabolitos secundarios presentes en el género *Persea* se enlista en la Tabla 6.

Tabla 1. Lista de monoterpenos, sesquiterpenos, diterpenos y triterpenos aislados del género *Persea*.

| TERPENOIDES | | | | | |
|-----------------|----------------------|----|----------------------|----|--------------------------------|
| Monoterpenos MT | | | | | |
| 1 | <i>allo</i> -ocimeno | 13 | α -felandreno | 25 | (<i>E</i>)- β -ocimeno |
| 2 | camfeno | 14 | β -felandreno | 26 | α -pineno |
| 3 | hidrato de camfeno | 15 | α -fencheno | 27 | β -pineno |
| 4 | alcanfor | 16 | geraniol | 28 | <i>cis</i> -piperitol |
| 5 | δ -3-careno | 17 | isoborneol | 29 | sabineno |
| 6 | 4-careno | 18 | limoneno | 30 | α -terpineno |
| 7 | carvacrol | 19 | linalool | 31 | γ -terpineno |

Continuación de la tabla 1.

| | | | | | |
|--------------------------|--|----|--------------------------------|----|-------------------------------------|
| 8 | <i>p</i> -cimeno | 20 | óxido de <i>cis</i> -linalool | 32 | α -terpineol |
| 9 | 1,4-cineol | 21 | β -mirceno | 33 | terpinen-4-ol |
| 10 | 1,8-cineol | 22 | <i>trans</i> -ocimeno | 34 | terpinoleno |
| 11 | citral | 23 | <i>cis</i> -ocimeno | 35 | triciclono |
| 12 | citronelal | 24 | (<i>Z</i>)- β -ocimeno | 36 | α -thujeno |
| Sesquiterpenos TS | | | | | |
| 1 | acoradieno | 26 | ciclosativeno | 51 | β -himachaleno |
| 2 | α -amorfeno | 27 | α -copaeno | 52 | α -humuleno |
| 3 | <i>allo</i> -aromadendreno | 28 | β -copaeno | 53 | alcanfor juniper |
| 4 | aromadendreno | 29 | α -cubebeno | 54 | ledeno |
| 5 | bergamoteno | 30 | β -cubebeno | 55 | machikusanol |
| 6 | tras- α -bergamoteno | 31 | cubenol | 56 | <i>cis</i> -muurolo-3,5-dieno |
| 7 | biciclogermacreno | 32 | 1- <i>epi</i> -cubenol | 57 | <i>trans</i> -muurolo-4(14),5-dieno |
| 8 | β -bisaboleno | 33 | α -curcumeno | 58 | α -muuroleno |
| 9 | α -bisabolol | 34 | β -elemeno | 59 | γ -muuroleno |
| 10 | β -bourboneno | 35 | δ -elemeno | 60 | α -muurolol |
| 11 | bulnesol | 36 | elemol | 61 | τ -muurolol |
| 12 | <i>trans</i> -cadina-1,4-dieno | 37 | espatulenol | 62 | (<i>Z</i>)-nerolidol |
| 13 | <i>trans</i> -cadina-1(6),4-dieno | 38 | eudesmol | 63 | (<i>E</i>)-nerolidol |
| 14 | α -cadineno | 39 | γ -eudesmol | 64 | patchouli alcohol |
| 15 | δ -cadineno | 40 | α -farneseno | 65 | β -patchouleno |
| 16 | γ -cadineno | 41 | β -farneseno | 66 | santalol |
| 17 | α -cadinol | 42 | farnesol | 67 | <i>cis</i> - β -santalol |
| 18 | τ -cadinol | 43 | germacreno B | 68 | (<i>E</i>)- β -santalol |
| 19 | β -calacoreno | 44 | germacreno D | 69 | α -selineno |
| 20 | (<i>E</i>)-cariofileno | 45 | globulol | 70 | β -selineno |
| 21 | α -cariofileno | 46 | <i>cis</i> - β -guaieno | 71 | γ -selineno |
| 22 | β -cariofileno | 47 | guaiol | 72 | sesquifelandreno |
| 23 | 9- <i>epi</i> -(β)-cariofileno | 48 | α -gurjuneno | 73 | β -sesquifelandreno |
| 24 | óxido de cariofileno | 49 | β -gurjuneno | 74 | valenceno |
| 25 | carissona | 50 | γ -gurjuneno | 75 | α -zingibereno |
| Diterpenos TD | | | | | |
| 1 | anhidrocinzeilanona | 6 | cinzeilanina | 11 | perseanol |
| 2 | anhidrocinzeilanina | 7 | 2,3-didehidrocinnzeilanono | 12 | rianodol |
| 3 | cinzeilanol | 8 | fitol | 13 | rianodol 14-monoacetato |
| 4 | cinzeilanona | 9 | garajonona | 14 | vignaticol |
| 5 | <i>epi</i> -cinzeilanol | 10 | indicol | | |
| Triterpenos TT | | | | | |
| 1 | perseapicrosido A | 3 | β -sitosteril glucósido | 5 | estigmasteril glucósido |
| 2 | β -sitosterol | 4 | estigmasterol | | |

Tabla 2. Lista de Leucoantocianidinas, flavonas, ligninas, fenoles, furanos y aislados del género *Persea*.

| Compuestos fenólicos | | | | | |
|-------------------------------|--|----|---|----|--|
| Leucoantocianidinas LE | | | | | |
| 1 | Leucoantocianidina I, II, III, IV, y V | | | | |
| Flavonas FL | | | | | |
| 1 | afzelina | 8 | isoflavona | 14 | quercetina 3-O- β -galactopiranosido |
| 2 | aromadendrina | 9 | isorhamnetina 3-O-glucosido | 15 | quercetina 3-O- β -glucopiranosido |
| 3 | catechina | 10 | kaempferola | 16 | quercetina 3-O-ramnosido |
| 4 | (-)- <i>epi</i> -catechina | 11 | naringerina | 17 | quercitrina |
| 5 | 3-O- <i>trans-p</i> -coumaroilkaempferola | 12 | quercetina | 18 | scopolina |
| 6 | flavona no fenólica | 13 | quercetina 3-O- α -D-arabinopiranosido | 19 | taxifolina |
| 7 | flavonol glicosido I y II | | | | |
| Ligninas LI | | | | | |
| 1 | ácido <i>meso</i> -dihidroguaiaretico | 15 | licarina B | 29 | nudiposida |
| 2 | ácido <i>meso</i> -monometil-dihidroguaiaretico | 16 | lingueresinol | 30 | obovatena |
| 3 | (-)-acuminatina | 17 | lionisido | 31 | obovatifol |
| 4 | (\pm)-9,9'-O-diferuloilsecoisolaricir esinola | 18 | machilina A | 32 | obovatinal |
| 5 | <i>epi</i> -eudesmina | 19 | machilina B | 33 | perseal A |
| 6 | <i>epi</i> -siringaresinola | 20 | machilina C | 34 | perseal B |
| 7 | <i>eritro</i> -austrobailignana-6 | 21 | machilina D | 35 | perseal C |
| 8 | eudesmina | 22 | machilina E | 36 | perseal D |
| 9 | filigenina | 23 | machilina F | 37 | perseal F |
| 10 | (+)-galbacina | 24 | machilina G | 38 | perseal G |
| 11 | (+)-galbelgina | 25 | machilina H | 39 | (-)-sesamina |
| 12 | (7S,8S)-7-(4hidroxi-3-metoxifenil)-1'-formil-3'-metoxi-8-metildihidrobenzofurano | 26 | machilina I | 40 | (\pm)-siringaresinol |
| 13 | (-)- <i>iso</i> -guaiacina | 27 | nectandrina A | 41 | ssiorisida |
| 14 | licarina A | 28 | nectandrina B | | |

Continuación de la tabla 2.

| Fenoles FE | | | | | |
|-------------------|--------------------------------------|----|----------------------------------|----|---------------------------|
| 1 | ácido cafeico | 6 | ácido <i>p</i> -coumarico | 11 | chavicol |
| 2 | ácido <i>cis</i> -cafeico | 7 | ácido 3,4-dihidroxi-benzoico | 12 | metil-chavicol |
| 3 | ácido <i>trans</i> -cafeico | 8 | ácido ferúlico | 13 | eugenol |
| 4 | ácido <i>cis</i> -clorogénico | 9 | ácido <i>p</i> -hidroxi-benzoico | 14 | metil-eugenol |
| 5 | ácido <i>trans</i> -clorogénico | 10 | aesculetin | 15 | scopoletin |
| Furanos FU | | | | | |
| 1 | avocadenofurano | 8 | 2-(heptadecil)furano | 14 | majorinolido |
| 2 | perseafurano | 9 | 2-(8Z,11Z-heptadecadienil)furano | 15 | 2-pentilfurano |
| 3 | avocadienofurano | 10 | heptilfurano | 16 | 2-(1E-pentadecenil)furano |
| 4 | avocadinofurano | 11 | isoavocadienofurano | 17 | 2-(1Z-pentadecenil)furano |
| 5 | avocatin | 12 | majoranolido | 18 | 2-(pentadecil)furano |
| 6 | 2-(1E,8Z,11Z-heptadecatrienil)furano | 13 | majorenolido | 19 | perilleno |
| 7 | 2-(1E-heptadecenil)furano | | | | |

Tabla 3. Lista de aromáticos, alcaloides y lactonas aislados del género *Persea*.

| Aromáticos AR | | | | | |
|----------------------|----------------------------|---|------------------------------|----|---|
| 1 | anetol | 6 | estragol | 10 | piridina |
| 2 | (<i>E</i>)-anetol | 7 | fenil-acetaldehido | 11 | siringaldehido |
| 3 | bencil-alcohol | 8 | fenil-etil-alcohol | 12 | 4-vinilguaicol |
| 4 | coniferil alcohol | 9 | 3-metoxi-cinnamaldehido | 13 | <i>o</i> -xileno |
| 5 | dimetil-benzeno | | | | |
| Alcaloides AL | | | | | |
| 1 | <i>dl</i> -coclaurina | 4 | isoboldina | 7 | subafilina |
| 2 | corituberina | 5 | <i>l</i> (-)-N-norarmepavina | 8 | viridiflorena |
| 3 | 4-coumaroilputrescina | 6 | paucina | | |
| Lactonas LA | | | | | |
| 1 | alqueno- γ -lactona | 3 | isolinderanolida E | 5 | isoobtusilactona A |
| 2 | linderanolida E | 4 | obtusilactona A | 6 | (3S,2E)-2-octadecilideno-3-hidroxi-4-metilenobutanolida |

Tabla 4. Lista de Alcoholes, cetonas y aldehídos aislados del género *Persea*.

| Alcoholes AH | | | | | |
|---------------------|--|----|--|----|--|
| 1 | (<i>Z,Z</i>)-1-acetoxi-2-hidroxi-4-oxo-heneicosa-12,15-dieno | 8 | 10',11'-didehidro-5,8,11',12'-tetrahidro-10'-apo-β-caroteno-3,5,8-triol. | 15 | pentan-1-ol |
| 2 | (<i>Z,Z,E</i>)-1-acetoxi-2-hidroxi-4-oxo-heneicosa-5,12,15-trieno | 9 | 5,8,epoxi—5,8-dihidro-10'-apo-β-caroteno-3,10'-diol | 16 | 1,2,4-trihidroxinonadecano |
| 3 | 1-acetoxi-2,4-dihidroxi- <i>n</i> -heptadeca-16-eno | 10 | alcohol fenchilico | 17 | (<i>E</i>)-1,2,4-trihidroxinonadec-6-ano |
| 4 | 4-acetoxi-1,2-dihidroxi- <i>n</i> -heptadeca-16-eno | 11 | hexanol | 18 | 1,2,4-trihidroxiheptadec-16-eno |
| 5 | 1-acetoxi-2,4-dihidroxi- <i>n</i> -heptadeca-16-ino | 12 | hexenol | 19 | 1,2,4-trihidroxiheptadec-16-ino |
| 6 | 4-acetoxi-1,2-dihidroxi- <i>n</i> -heptadeca-16-ino | 13 | <i>cis</i> -3-hexen-1-ol | | |
| 7 | <i>Z</i> -7-decenol | 14 | 2,4-nonadienol | | |
| Cetonas CE | | | | | |
| 1 | (<i>2E,5E,12Z,15Z</i>)-1-hidroxi-heneicosa-2,5,12,15-tetraen-4-ona | 4 | 3-penten-2-ona | 6 | persenona B |
| 2 | (<i>2E,12Z,15Z</i>)-1-hidroxi-heneicosa-2,12,15-trien-4-ona | 5 | persenona A | 7 | undecan-2-ona |
| 3 | (<i>Z</i>)-jasmona | | | | |
| Aldehídos AD | | | | | |
| 1 | <i>p</i> -metil-benzaldehido | 11 | 11-dodecenal | 21 | Nonanal |
| 2 | α-citraurin | 12 | furfural | 22 | non-2-(<i>E</i>)-enal |
| 3 | Decanal | 13 | heptanal | 23 | Octadecanal |
| 4 | deca-2(<i>E</i>),4(<i>Z</i>)-dienal | 14 | hept-2(<i>E</i>)-enal | 24 | Octanal |
| 5 | deca-2(<i>E</i>),4(<i>E</i>)-dienal | 15 | hexadecanal | 25 | (<i>E</i>)-2-octenal |
| 6 | Decenal | 16 | Hexanal | 26 | Pentadecanal |
| 7 | dec-2-enal | 17 | 2-hexenal | 27 | Tetradecanal |
| 8 | dec-4-enal | 18 | heptadecanal | 28 | Tridecanal |
| 9 | Dodecanal | 19 | metional | 29 | 10-undecenal |
| 10 | 10-dodecenal | 20 | 3-metoxicinnamaldehido | | |

Tabla 5. Lista de ácidos y ésteres, triglicéridos, alcanos, alquenos y azúcares aislados del género *Persea*.

| Ácidos y ésteres AE | | | | | |
|------------------------------|---|----|--|----|---|
| 1 | ácido 11-dodecenoico | 11 | acetato de farnesilo | 20 | (5 <i>E</i> ,12 <i>Z</i> ,15 <i>Z</i>)-2-hidroxi-4-oxoheneicoso-5,12,15-trien-1-il-acetato |
| 2 | ácido (1' <i>S</i> ,6' <i>R</i>)-8'-hidroxiabscisico β- <i>D</i> -glucosido | 12 | (<i>E,E</i>)- acetato de farnesilo | 21 | isopersin |
| 3 | ácido palmítico | 13 | acetato de fenchilo | 22 | acetato de linalilo |
| 4 | ácido tetradecanoico | 14 | acetato de geranilo | 23 | miristato de metilo |
| 5 | acetato de ciclohexilo | 15 | hexadecanoato de metilo | 24 | palmitato de metilo |
| 6 | ácido (1' <i>R</i> ,3' <i>R</i> ,5' <i>R</i> ,8' <i>S</i>)-epi-dihidrofaseico β- <i>D</i> -glucosido | 16 | <i>cis</i> -3-acetato de hexenilo | 25 | acetato de nerilo |
| 7 | acetato de bornilo | 17 | 2-hidroxi-4-oxoheneicosan-1-il acetato | 26 | persealido |
| 8 | acetato de citronellilo | 18 | (2 <i>R</i> ,12 <i>Z</i> ,15 <i>Z</i>)-2-hidroxi-4-oxoheneicoso-12,15-dien-1-il-acetato | 27 | persin |
| 9 | 1-acetato de decilo | 19 | (5 <i>E</i> ,12 <i>Z</i>)-2-hidroxi-4-oxoheneicoso-5,12,-dien-1-il-acetato | 28 | 4- acetato de terpinenilo |
| 10 | Isциadinonato de dimetilo | | | | |
| Triglicéridos TR | | | | | |
| 1 | triolein | | | | |
| Alcanos y Alquenos AC | | | | | |
| 1 | heptano | 8 | tricosano | 15 | triacontano |
| 2 | octano | 9 | tetracosano | 16 | hentriacontano |
| 3 | oct-2(<i>E</i>)-ene | 10 | pentacosano | 17 | dotriacontano |
| 4 | n-nonano | 11 | hexacosano | 18 | tritriacontano |
| 5 | decano | 12 | heptacosano | 19 | tetratriacontano |
| 6 | hexadecano | 13 | octacosano | 20 | pentatriacontano |
| 7 | heptadecano | 14 | nonacosano | | |
| Azúcares AZ | | | | | |
| 1 | _D -eritro- _L -gluco-nonulosa | 3 | mannoheptulosa | 4 | perseitol |
| 2 | _D -glicero- _D -manno-octulosa, 8Cl. | | | | |

TERPENOS

MONOTERPENOS

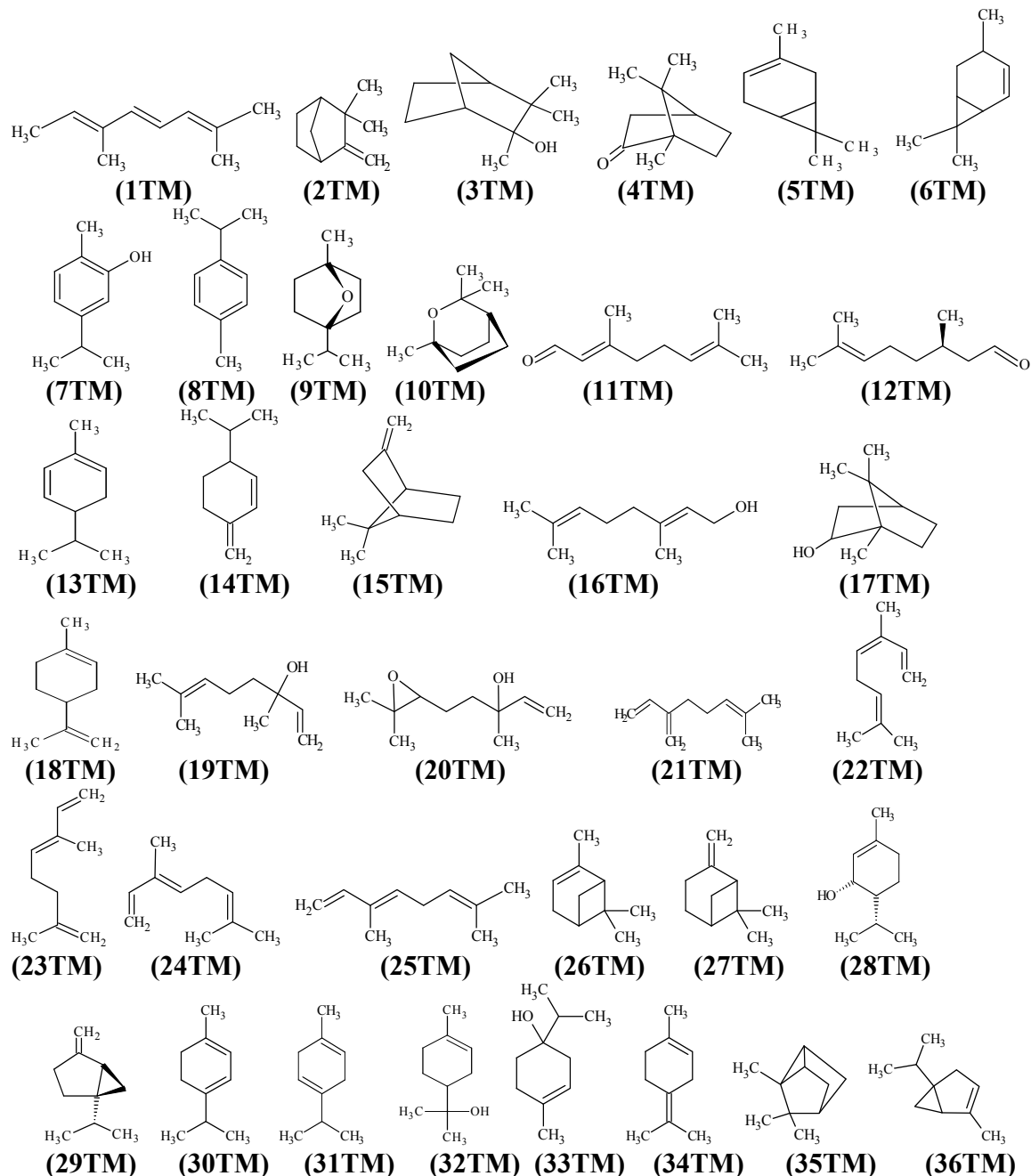
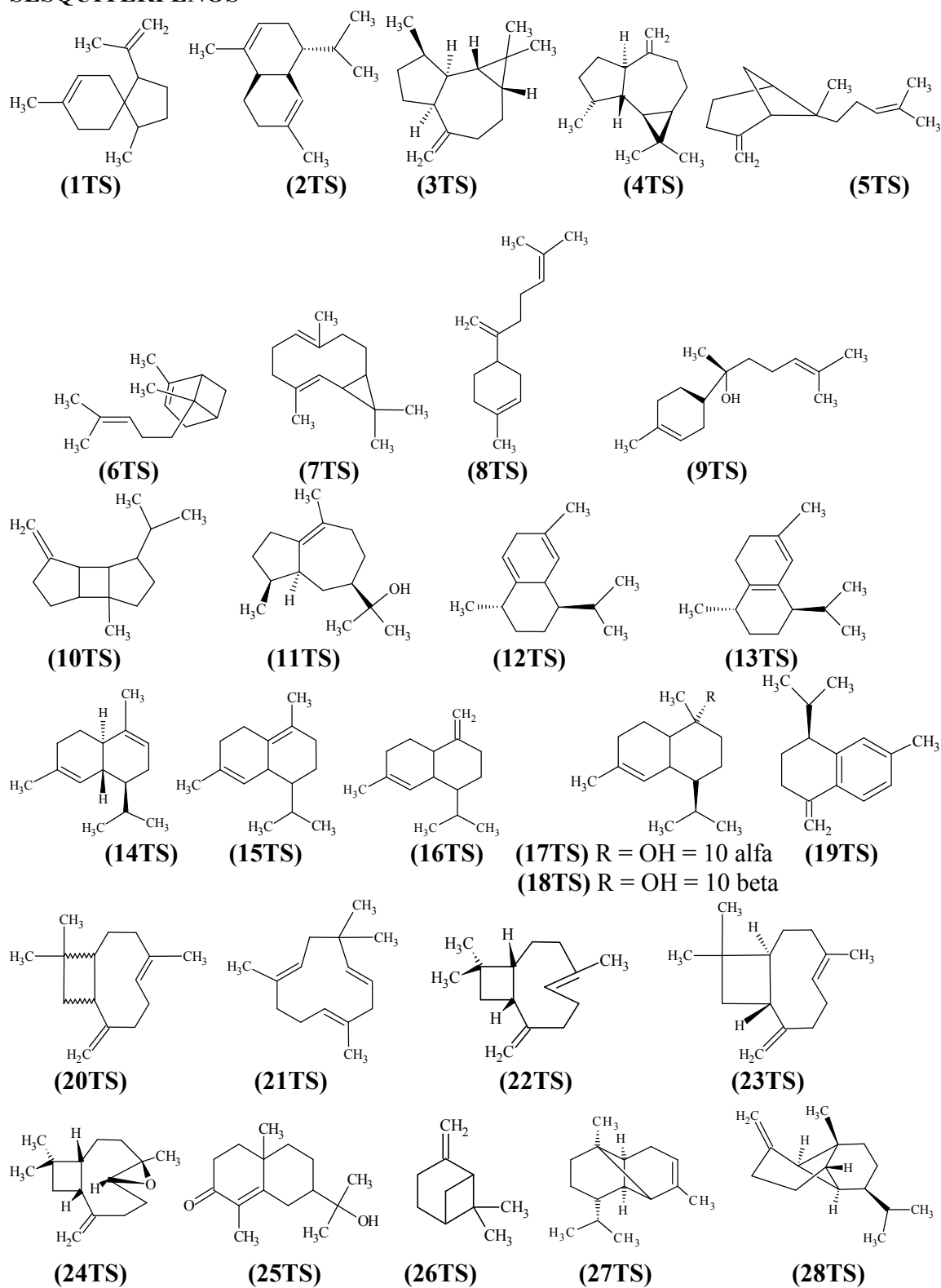
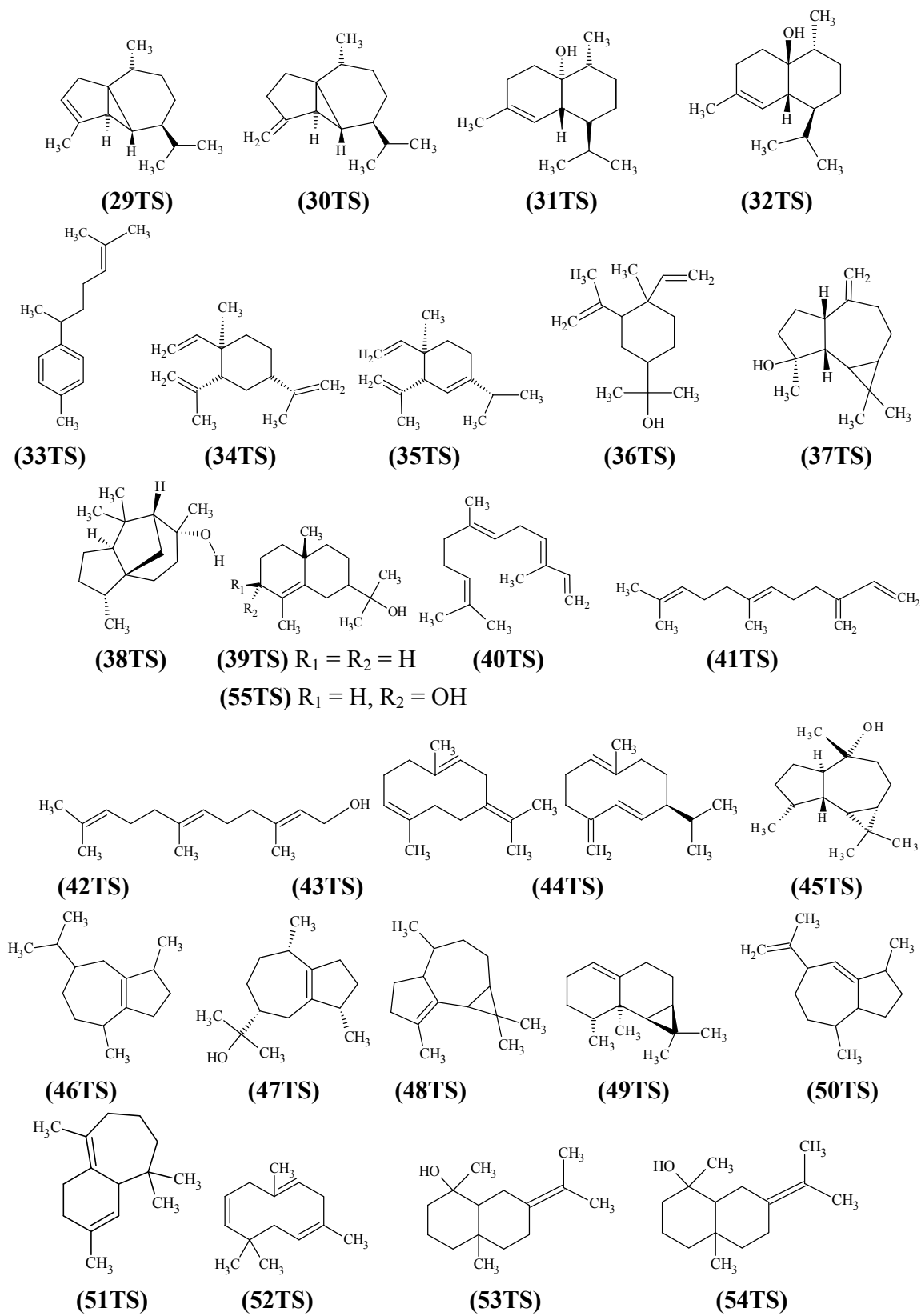


Fig. 1. Estructuras químicas de los monoterpénos (TM), sesquiterpénos (TS), diterpénos (TD), triterpénos (TT) encontrados en el género *Persea*. Los números que contiene cada clave en las estructuras son progresivos, y corresponden a los nombres que se encuentran en la tabla 1.

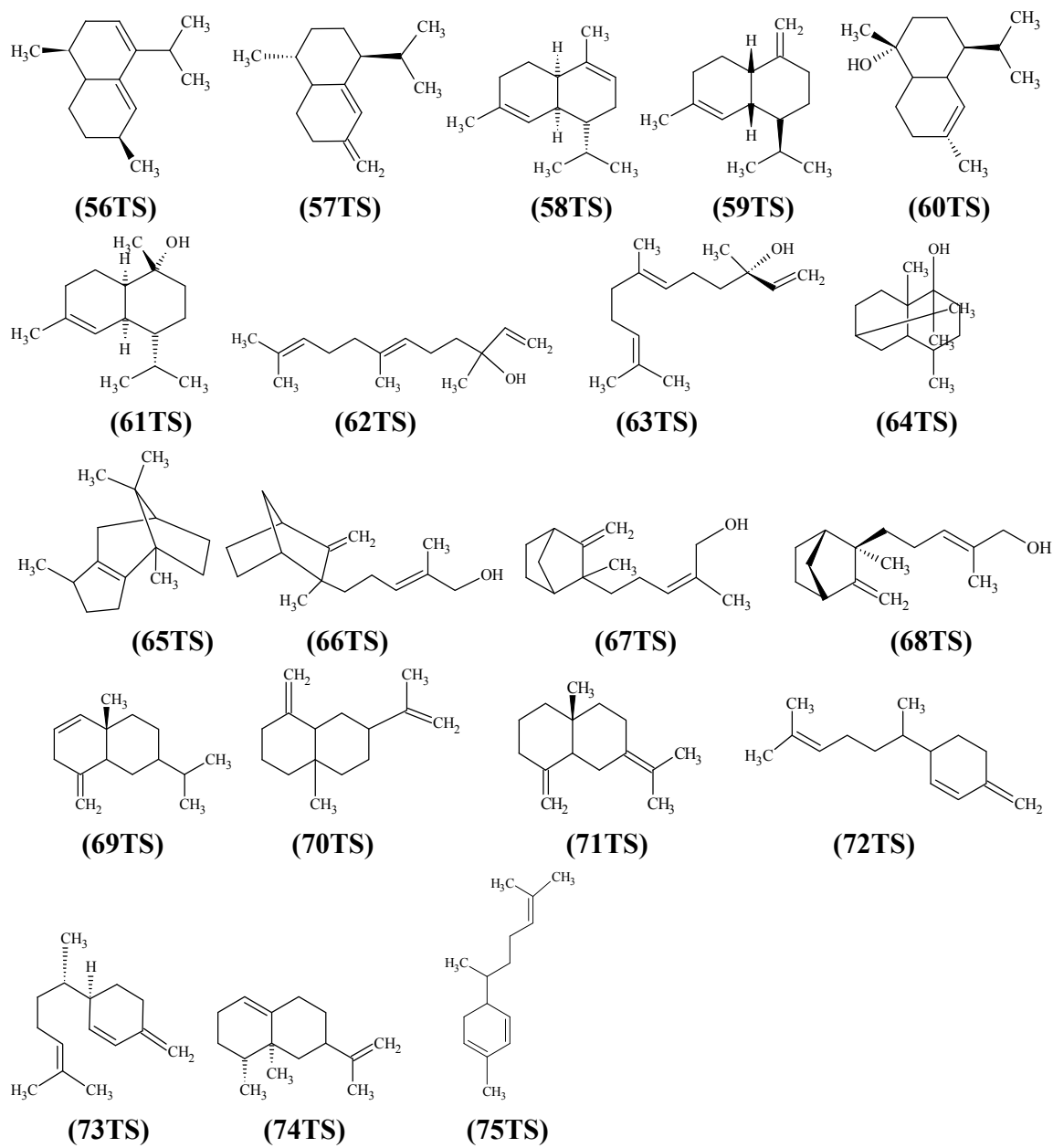
SESQUITERPENOS



Continuación de la figura 1.

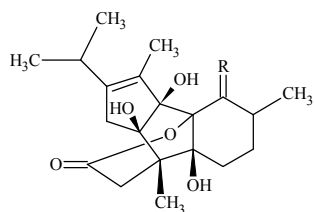


Continuación de la Figura 1.



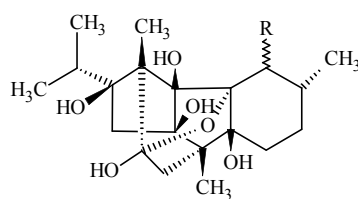
Continuación de la fig. 1.

DITERPENOS



(1TD) R = O

(2TD) R = α OH, H

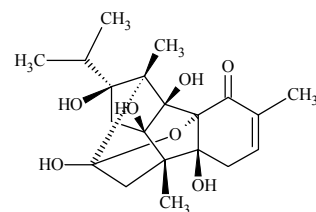


(3TD) R = α -OH

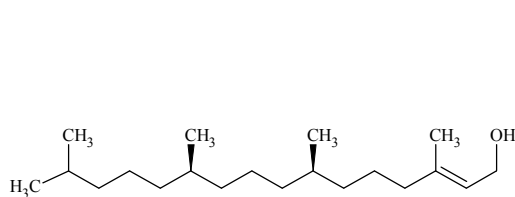
(4TD) R = O

(5TD) R = β -OH

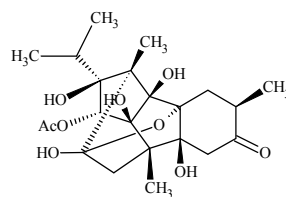
(6TD) R = α -OAc



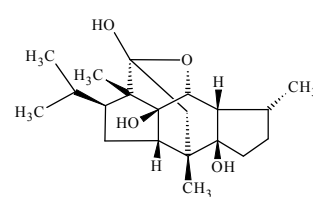
(7TD)



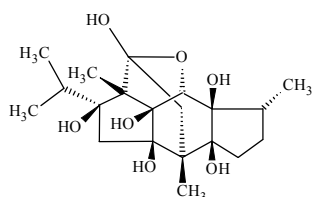
(8TD)



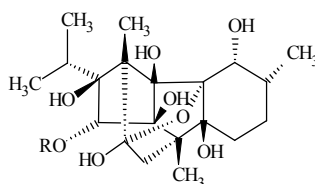
(9TD)



(10TD)

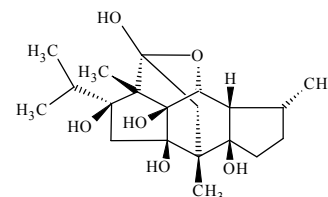


(11TD)



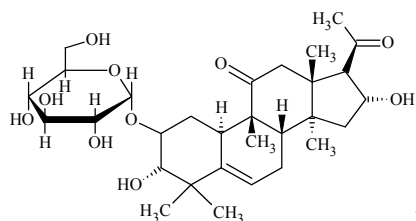
(12TD) R = H

(13TD) R = Ac

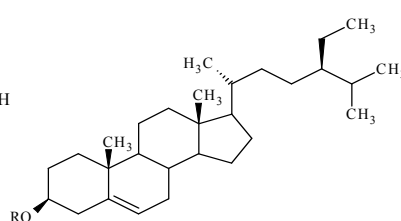


(14TD)

TRITERPENOS

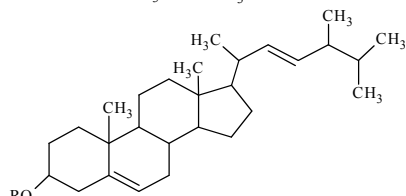


(1TT)



(2TT) R = H

(3TT) R = Glucosa

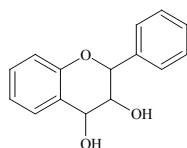


(4TT) R = H

(5TT) R = Glucosa

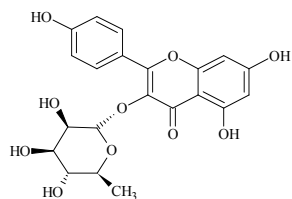
Continuación de la Fig. 1.

LEUCOANTOCIANIDINAS

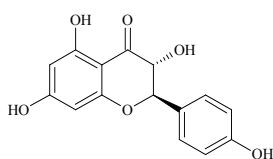


(1LE)

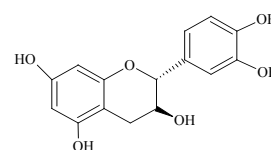
FLAVONAS



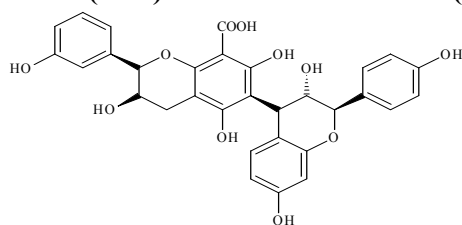
(1FL)



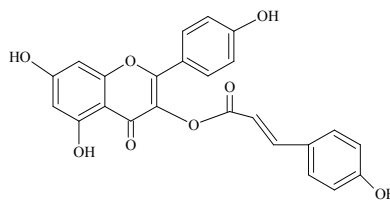
(2FL)



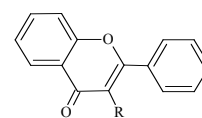
(3FL)



(4FL)

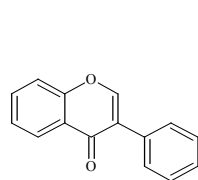


(5FL)

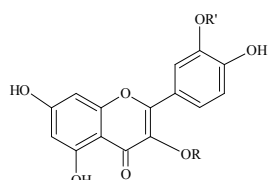


(6FL) R = H

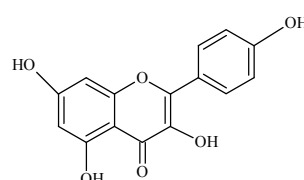
(7FL) R = OGluc



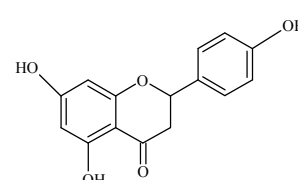
(8FL)



(9FL) R = D-glucosa; R' = CH₃

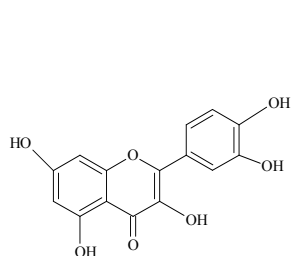


(10FL)

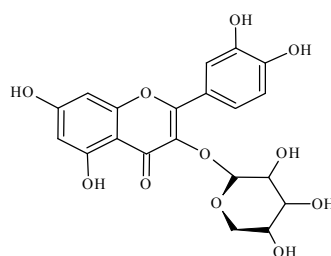


(11FL)

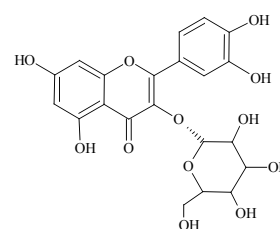
(16FL) R = L-rhamnosa; R' = H



(12FL)

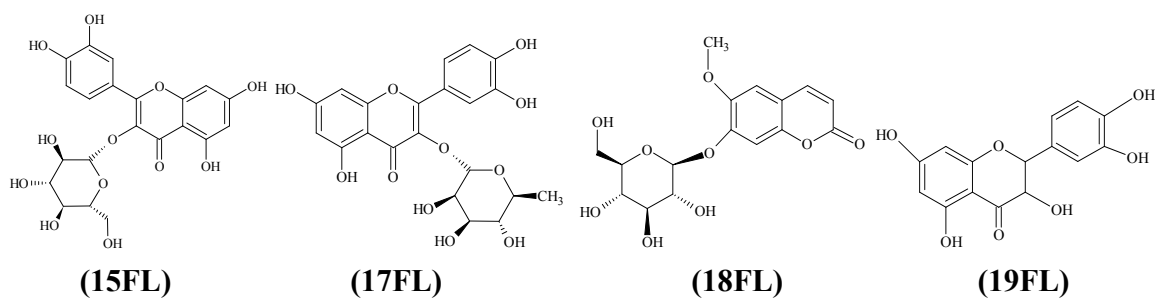


(13FL)

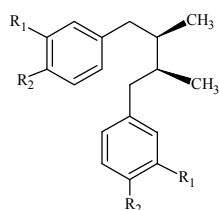


(14FL)

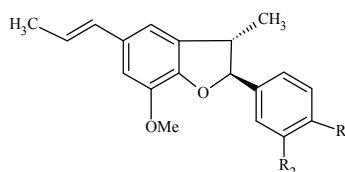
Fig. 2. Estructuras químicas de las leucoantocianidinas (LE), flavonas (FL), ligninas (LI), fenoles (FE), furanos (FU), encontrados en el género *Persea*. Los números que contiene cada clave en las estructuras son progresivos, y corresponden a los nombres que se encuentran en la tabla 2.



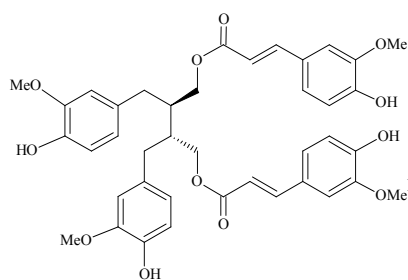
LIGNINAS



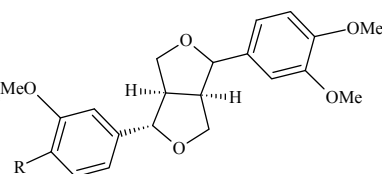
- (1LI) $R_1, R_4 = \text{OCH}_3$; $R_2, R_3 = \text{OH}$
 (2LI) $R_1, R_3, R_4 = \text{OMe}$; $R_2 = \text{OH}$
 (18LI) $R_1, R_2 = \text{OCH}_2\text{O}$; $R_3, R_4 = \text{OCH}_2\text{O}$



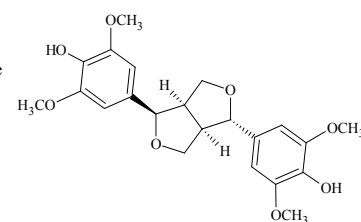
- (3LI) $R_1, R_2 = \text{OCH}_3$
 (14LI) $R_1 = \text{OH}$; $R_2 = \text{OMe}$
 (15LI) $R_1, R_2 = \text{OCH}_2\text{O}$



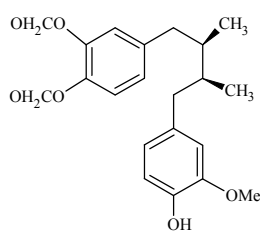
(4LI)



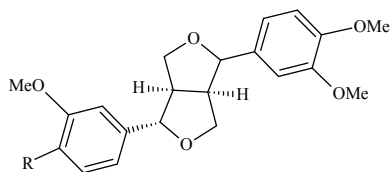
- (5LI) $R = \text{OCH}_3$
 (9LI) $R = \text{OH}$



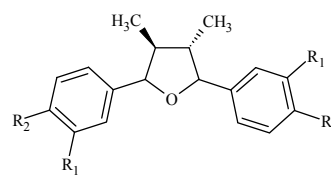
(6LI)



(7LI)

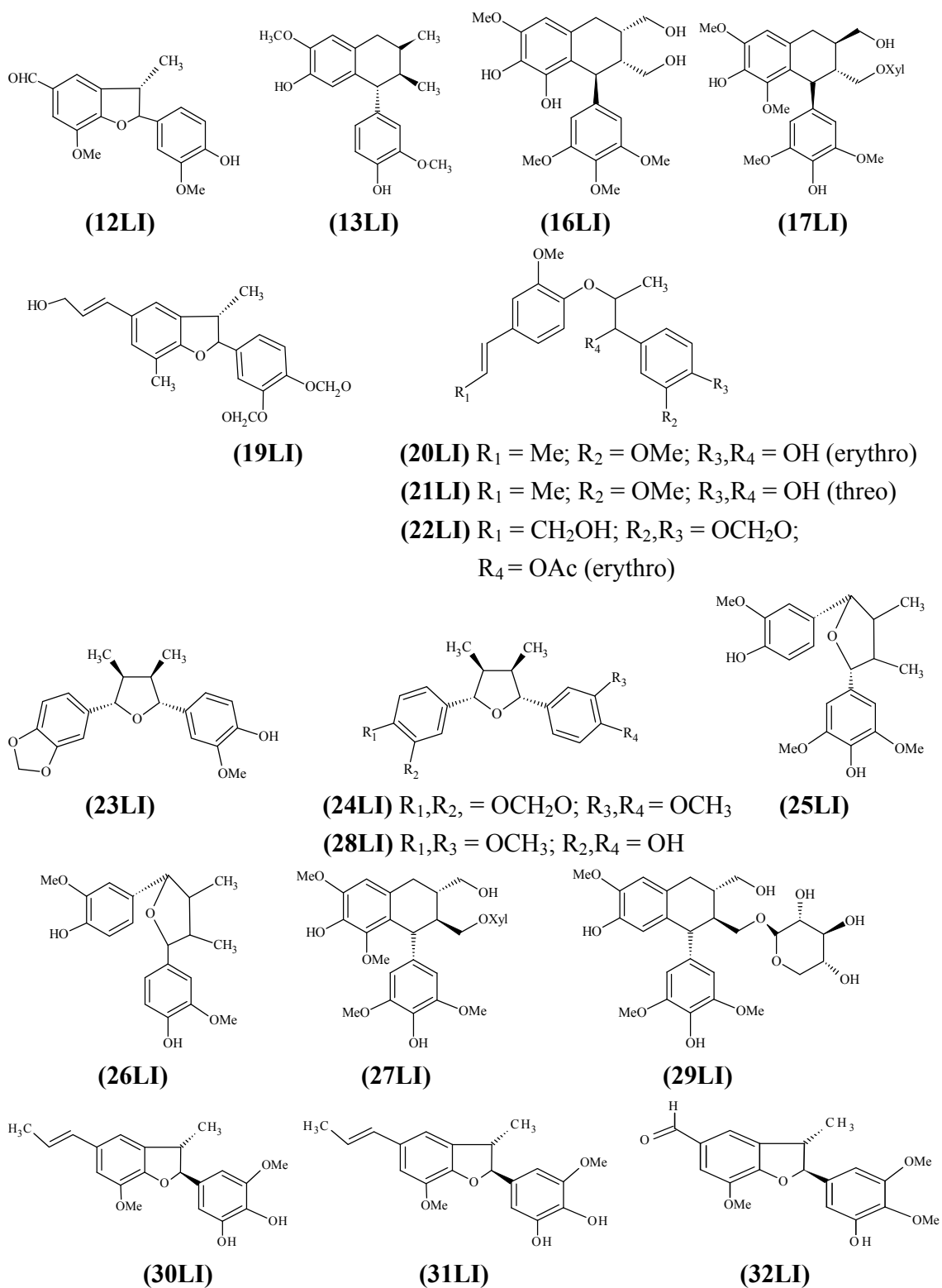


(8LI)

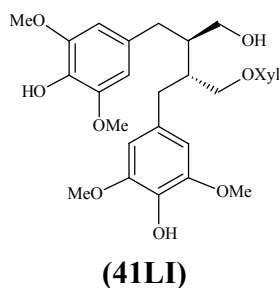
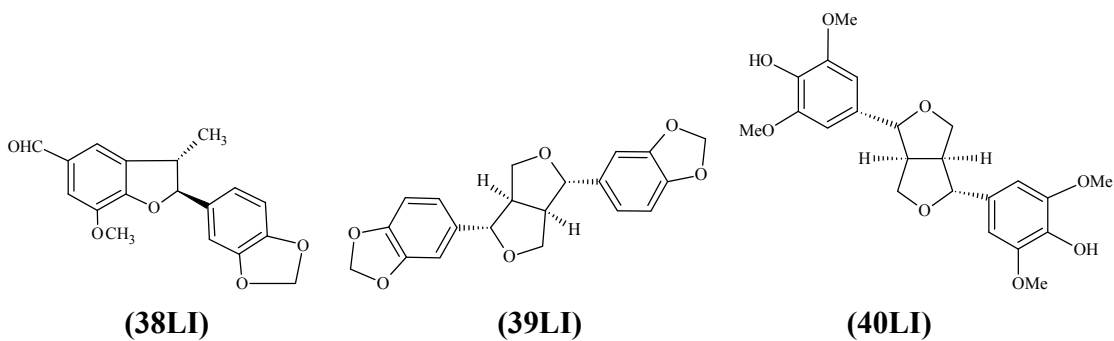
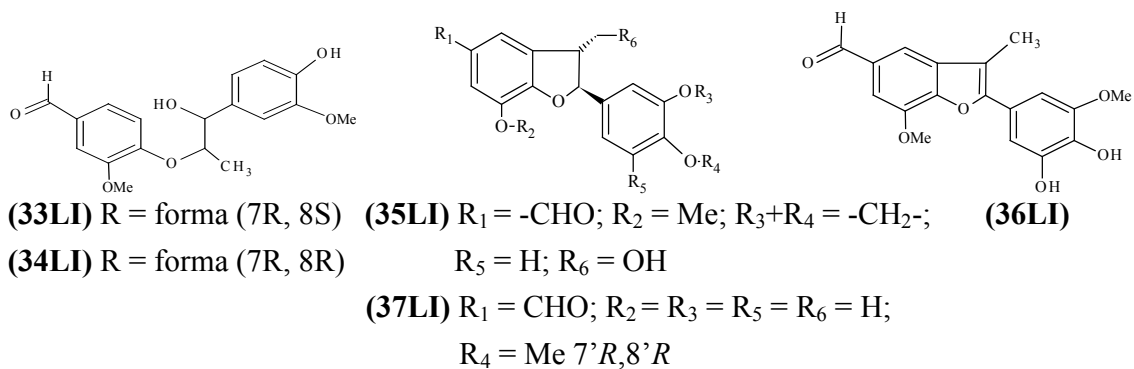


- (10LI) $R_1, R_2 = \text{OCH}_2\text{O}$
 (11LI) $R_1, R_2 = \text{OCH}_3$

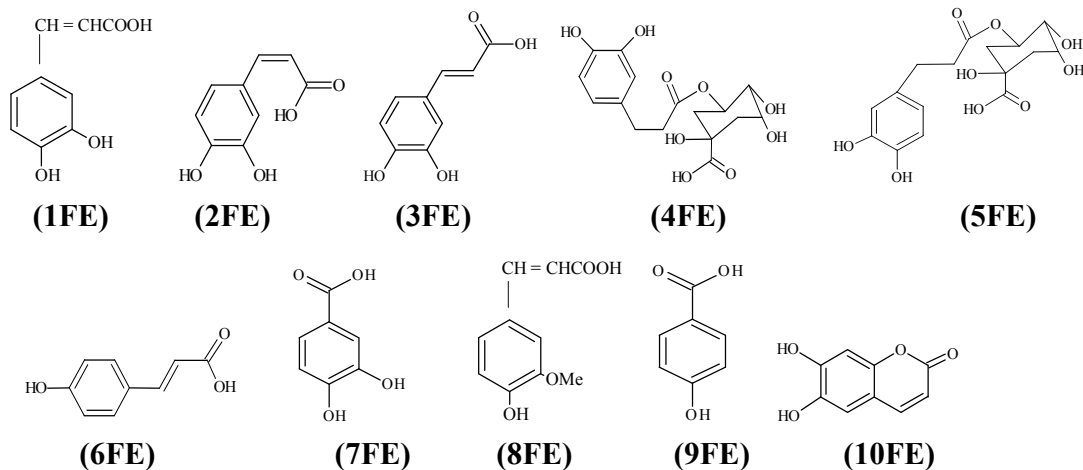
Continuación de la Fig. 2.



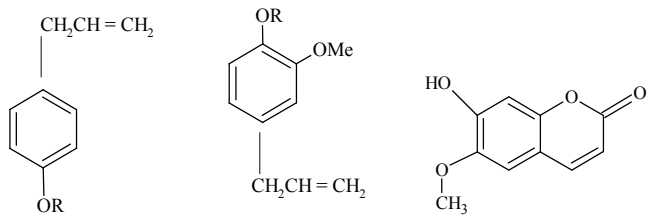
Continuación de la Fig. 2.



FENOLES

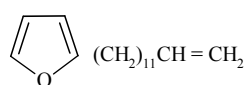


Continuación de la Fig. 2.

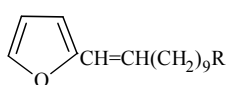


(11FE) R = H (13FE) R = H (15FE)
 (12FE) R = Me (14FE) R = Me

FURANOS



(1FU)

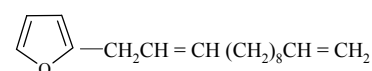


(2FU) R = -(CH₂)₃CH₃

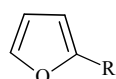
(3FU) R = -CH=CH₂

(4FU) R = -C≡CH

AVOCATINS



(11FU)



(6FU) R = CH=CH(CH₂)₅CH=CHCH₂CH=CH(CH₂)₄CH₃

(7FU) R = (CH₂)₁₄CH₃

(8FU) R = (CH₂)₁₆CH₃

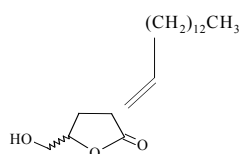
(9FU) R = (CH₂)₇CH=CHCH₂CH=CH(CH₂)₄CH₃

(10FU) R = (CH₂)₆CH₃

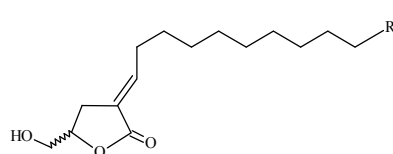
(16FU) R = (CH₂)₁₂CH₃

(17FU) R = (CH₂)₁₂CH₃

(18FU) R = (CH₂)₁₄CH₃

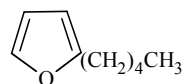


(12FU)

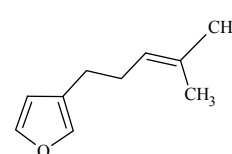


(13FU) R = -CH=CH₂

(14FU) R = -C≡CH



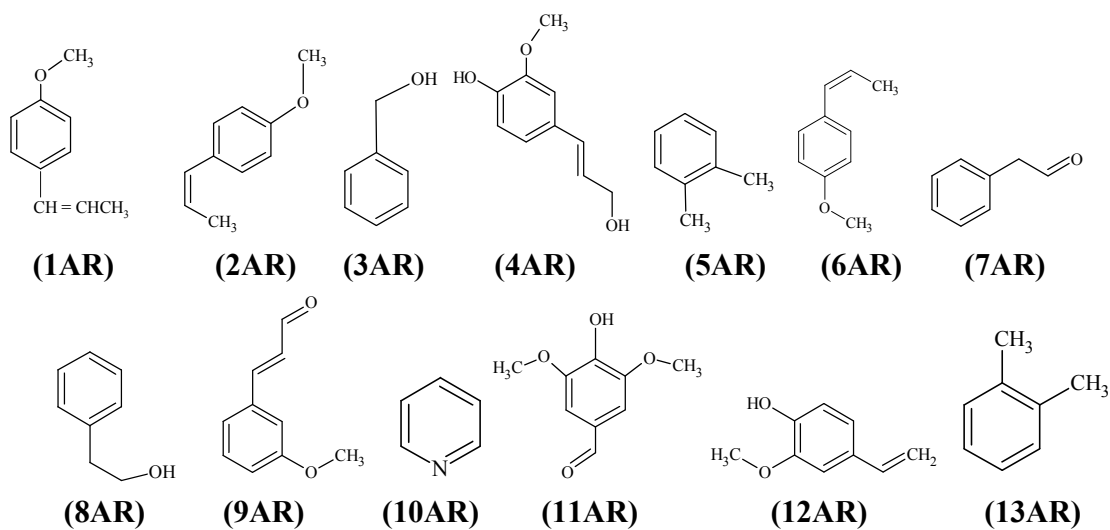
(15FU)



(19FU)

Continuación de la Fig. 2.

AROMATICOS



ALCALOIDES

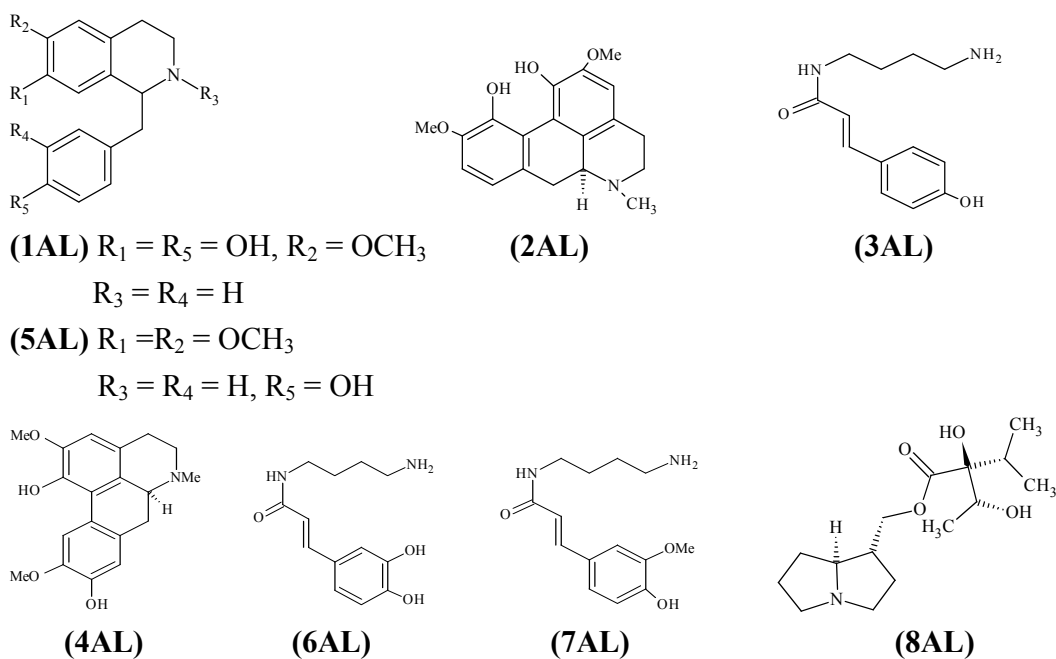
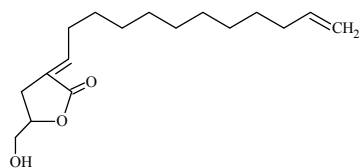
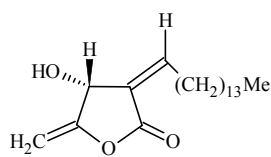


Fig. 3. Estructuras químicas de aromáticos (AR), alcaloides (AL), y lactonas (LA) encontrados en el género *Persea*. Los números que contiene cada clave en las estructuras son progresivos, y corresponden a los nombres que se encuentran en la tabla 3.

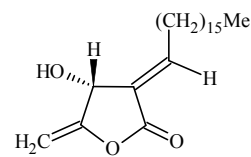
LACTONAS



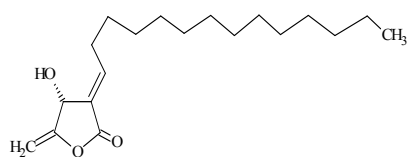
(1LA)



(2LA)

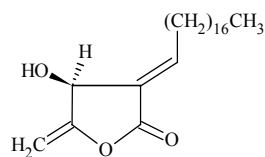


(3LA)



(4LA) Forma (S,Z)

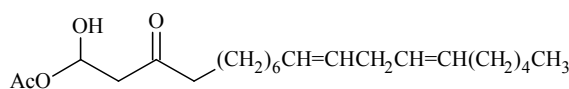
(5LA) Forma (S,E)



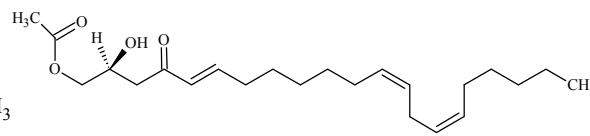
(6LA)

Continuación de la Fig. 3.

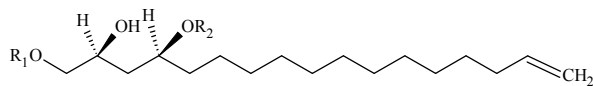
ALCOHOLES



(1AH)

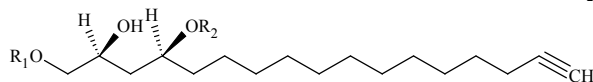


(2AH)



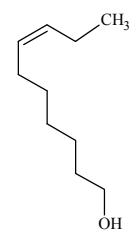
(3AH) R₁ = Ac; R₂ = H

(4AH) R₁ = H; R₂ = Ac

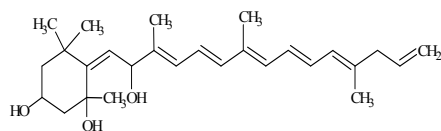


(5AH) R₁ = Ac; R₂ = H

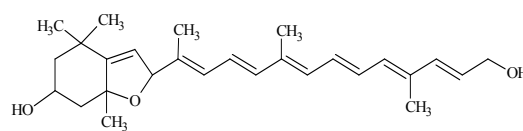
(6AH) R₁ = H; R₂ = Ac



(7AH)

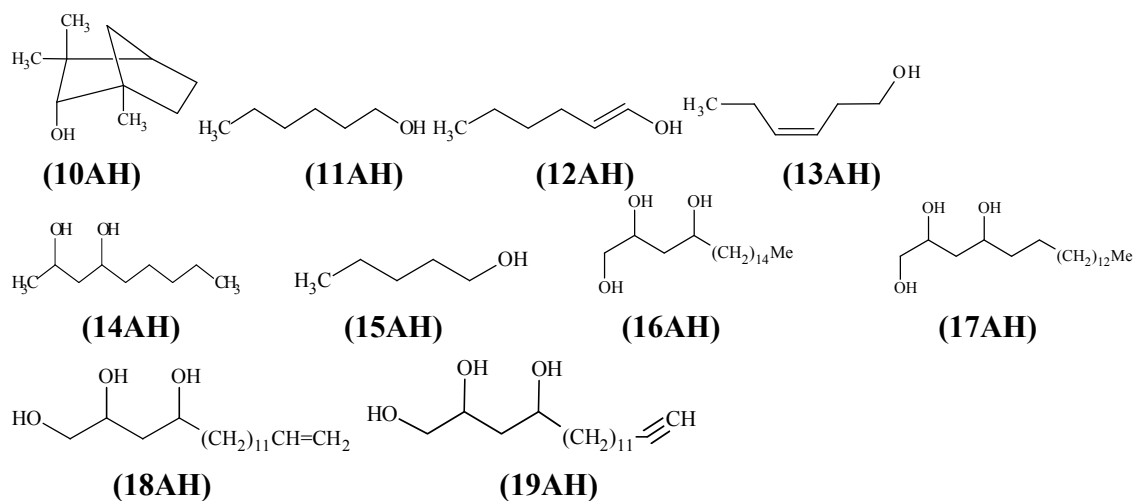


(8AH)

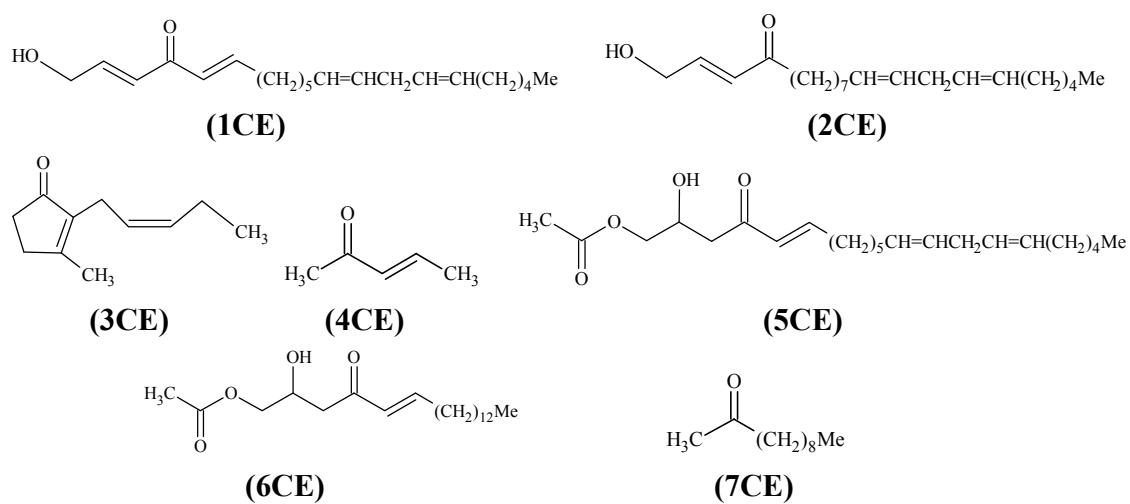


(9AH)

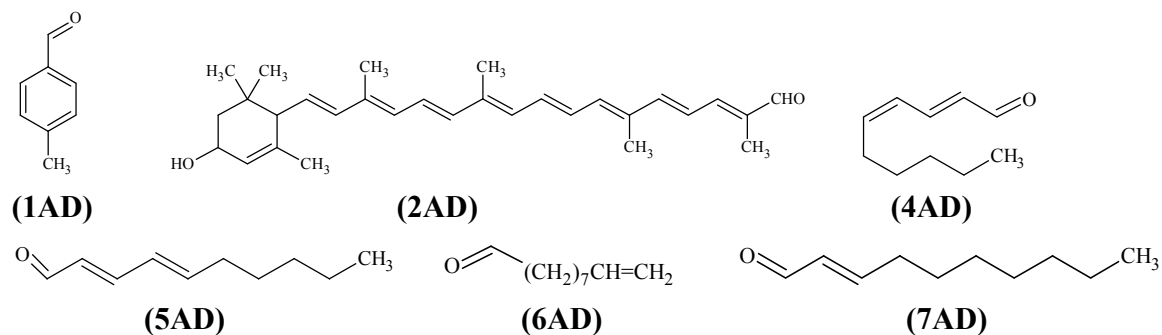
Fig. 4. Estructuras químicas de los Alcoholes (AH), cetonas (CE), aldehídos (AD) encontrados en el género *Persea*. Los números que contiene cada clave en las estructuras son progresivos, y corresponden a los nombres que se encuentran en la tabla 4.



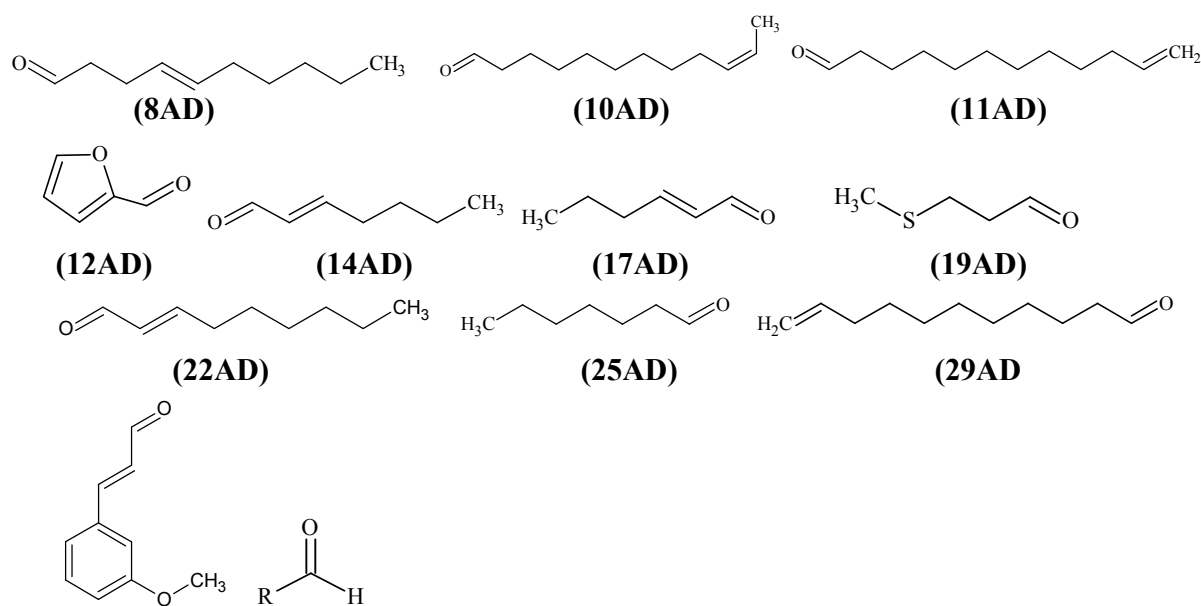
CETONAS



ALDEHIDOS



Continuación de la Fig. 4.



(3AD) R = (CH₂)₈-CH₃ (18AD) R = (CH₂)₁₅-CH₃ (23AD) R = (CH₂)₁₆-CH₃
 (9AD) R = (CH₂)₁₀-CH₃ (13AD) R = (CH₂)₅-CH₃ (26AD) R = (CH₂)₁₃-CH₃
 (15AD) R = (CH₂)₁₄-CH₃ (21AD) R = (CH₂)₇-CH₃ (27AD) R = (CH₂)₁₂-CH₃
 (16AD) R = (CH₂)₄-CH₃ (24AD) R = (CH₂)₆-CH₃ (28AD) R = (CH₂)₁₁-CH₃

Continuación de la Fig. 4.

ÁCIDOS Y ESTERES

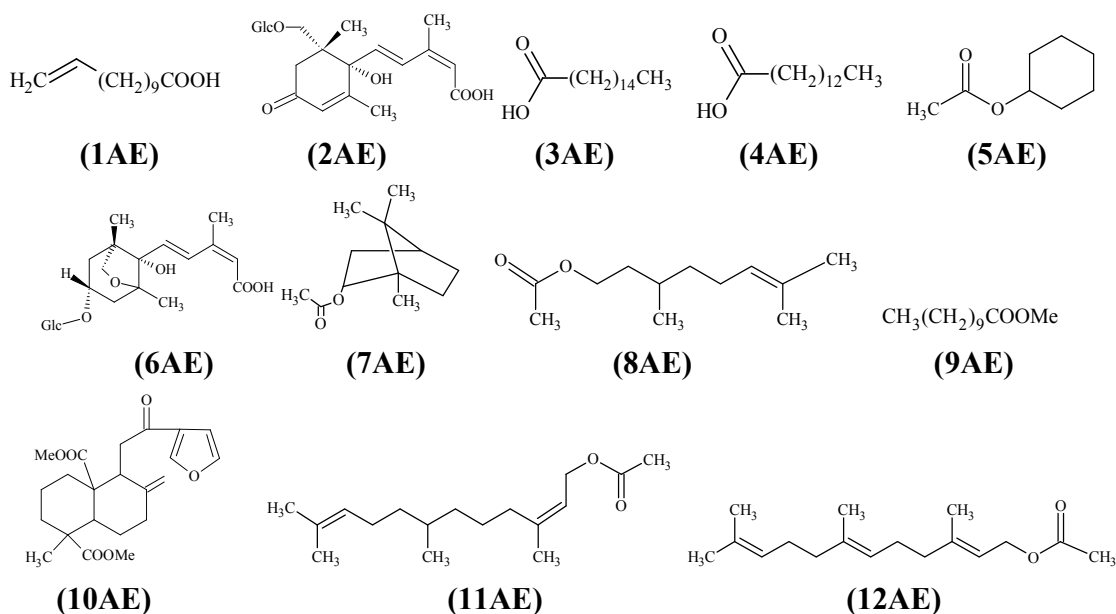
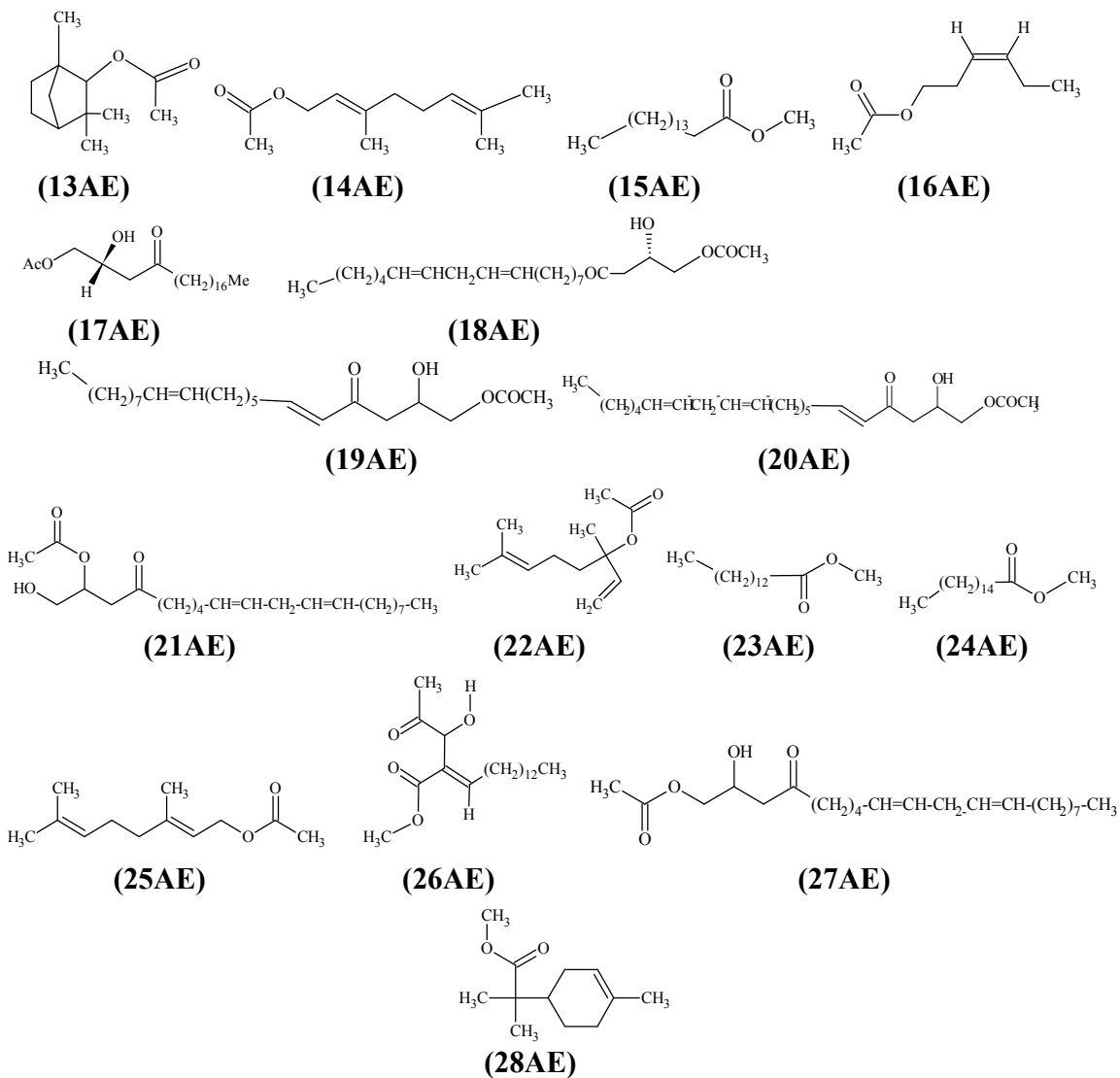
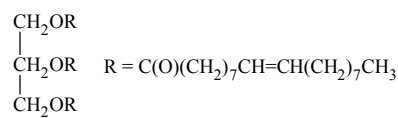


Fig. 5. Estructuras químicas de los ácidos y ésteres (AE), triglicéridos (TR), alcanos (AC) y azúcares (AZ) encontrados en el género *Persea*. Los números que contiene cada clave en las estructuras son progresivos, y corresponden a los nombres que se encuentran en la tabla 5.



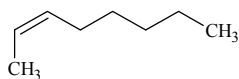
TRIGLICERIDOS



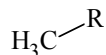
(1TR)

Continuación de la Fig. 5.

ALCANOS



(2AC)



(1AC) R = (CH₂)₆CH₃

(8AC) R = (CH₂)₂₂CH₃

(14AC) R = (CH₂)₂₈CH₃

(3AC) R = (CH₂)₇CH₃

(9AC) R = (CH₂)₂₃CH₃

(15AC) R = (CH₂)₂₉CH₃

(4AC) R = (CH₂)₈CH₃

(10AC) R = (CH₂)₂₄CH₃

(16AC) R = (CH₂)₃₀CH₃

(5AC) R = (CH₂)₁₄CH₃

(11AC) R = (CH₂)₂₅CH₃

(17AC) R = (CH₂)₃₁CH₃

(6AC) R = (CH₂)₅CH₃

(12AC) R = (CH₂)₂₆CH₃

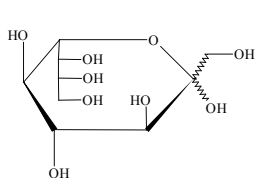
(18AC) R = (CH₂)₃₂CH₃

(7AC) R = (CH₂)₂₁CH₃

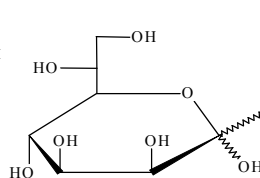
(13AC) R = (CH₂)₂₇CH₃

(19AC) R = (CH₂)₃₃CH₃

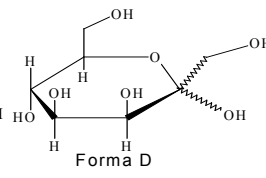
AZÚCARES



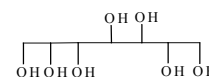
(1AZ)



(2AZ)



(3AZ)



(4AZ)

Continuación de la Fig. 5.

Tabla 6. Especies y parte de la planta de donde fueron aislados los metabolitos secundarios del género *Persea*.

| Especie y estructura vegetal | Estructura | Referencia |
|----------------------------------|---|---|
| <i>Persea americana</i> Hojas | AC (2, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20). AD (16, 17, 20). AE (9, 10, 17, 27). AH (1, 11, 12, 13, 15, 18). AR (1, 5, 6). AZ (3, 4). CE (7). FE (1, 2, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14). FL (1, 10, 12, 14, 15, 17). FU (8). TM (2, 4, 6, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 17, 18, 19, 21, 22, 23, 24, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35). TS (4, 5, 10, 14, 15, 16, 19, 21, 22, 24, 27, 29, 30, 31, 34, 35, 37, 40, 44, 48, 49, 52, 58, 59, 63, 64, 65, 67, 69, 74). | Bergh <i>et al.</i> (1973); Chang <i>et al.</i> (1975); Scora <i>et al.</i> (1975); Murakoshi <i>et al.</i> (1976); Montes <i>et al.</i> (1981); Brune y van Lelyveld (1982); Schuch <i>et al.</i> (1992); Scora y Bergh (1992); Sagrero-Nieves y Bartley (1995b); De Almeida <i>et al.</i> (1998); Guevarra <i>et al.</i> (1998); Scora y Scora (1998); Carman y Handley (1999); Carman <i>et al.</i> (2000); Liu <i>et al.</i> (2002); Ogunbinu <i>et al.</i> (2007). |
| Pericarpio | AH (1, 15, 16, 18). AZ (3, 4). FE (4, 5). FL (3, 4, 7). LE (1). | Prabha y Patwardhan (1980), Prusky <i>et al.</i> (1982b), Oberlies <i>et al.</i> (1998), Liu <i>et al.</i> (2002). |
| Mesocarpio | AC (1, 2, 3, 6, 7). AD (1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 10, 12, 14, 16, 19, 21, 22, 24, 25, 27, 29). AE (3, 4, 5, 11, 12, 15, 18, 19, 20, 21, 27). AH (1, 2, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 16, 18). AR (1, 7, 10, 12, 13). AZ (3, 4). CE (1, 2, 3, 4, 5, 6). FE (2, 3, 6). FL (3, 4, 6, 7, 8). FU (6, 8, 9, 10, 15, 16, 17, 18, 19). LE (1). TD (8). TM (2, 7, 8, 18, 21, 24, 25, 26, 27, 31). TS (3, 5, 6, 8, 9, 11, 14, 15, 17, 22, 23, 24, 26, 27, 29, 30, 34, 40, 44, 47, 52, 62, 63, 68, 73). TR (1). | Gross <i>et al.</i> (1973, 1974), Prabha y Patwardhan (1980), Oberlies <i>et al.</i> (1998), Rodríguez-Saona <i>et al.</i> (1998a, 1998b), Sinyinda y Gramshaw (1998), Domergue <i>et al.</i> (2000), Kim <i>et al.</i> (2000), Kawagishi <i>et al.</i> (2001), Liu <i>et al.</i> (2002), Pino <i>et al.</i> (2000, 2004). |

Continuación de la tabla 6.

| | | |
|--|---|---|
| Semilla y cubierta de la semilla | AE (2, 6). AH (3, 4, 5, 6, 16, 17, 18, 19). AZ (3, 4). FE (5). FL (3, 4, 7). LE (1). | Prabha y Patwardhan (1980), Liu <i>et al.</i> (2002), Matsusaka <i>et al.</i> (2003), Ramos <i>et al.</i> (2004); Abe <i>et al.</i> (2005). |
| Raíz | AZ (3, 4). | Liu <i>et al.</i> (2002) |
| Flores | AZ (3, 4). | Liu <i>et al.</i> (2002) |
| Corteza | AE (26). AZ (3, 4). | Ye <i>et al.</i> (1996), Liu <i>et al.</i> (2002). |
| <i>Persea bombycina</i> Hojas | AD (3, 9, 11) | Choudhury y Leclercq (1995). |
| Flores | AD (11). AE (1). TS (24, 63). | Choudhury <i>et al.</i> (1997). |
| Mesocarpio | TM (20). | Choudhury <i>et al.</i> (1997). |
| <i>Persea borbonia</i> Hojas | AC (5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17). TM (4, 10). | Scora <i>et al.</i> (1975), Tucker <i>et al.</i> (1997). |
| Tallo | LA (4, 5). | Zaki <i>et al.</i> (1980). |
| Raíz | LA (4, 5). | Zaki <i>et al.</i> (1980). |
| <i>Persea caerulea</i> Hojas | AC (7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17). TM (29). TS (22). | Scora <i>et al.</i> (1975), Scora y Scora (2001). |
| <i>Persea cinerascens</i> Hojas | TM (13, 30). | Scora y Scora (2001). |
| <i>Persea donnell-smithii</i> Hojas | AC (5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17). TM (26, 27). TS (44). | Scora <i>et al.</i> (1975), Scora y Scora (2001). |
| <i>Persea gratissima</i> Flores | FL (5, 9, 16). | Kruthiventi y Krishnaswamy (2000). |
| Semilla y cubierta de la semilla | FU (11). | Alves <i>et al.</i> (1970). |
| Mesocarpio | AZ (1, 2, 3). | La Forge (1916), Charlson y Richtmyer (1960). |
| <i>Persea humilis</i> Hojas | TM (4, 10). | Tucker <i>et al.</i> (1997). |
| <i>Persea indica</i> Hojas | AC (3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17). AR (5). FU (2, 3). TM (14, 21, 22, 23, 26). TS (14, 15, 16, 17, 19, 21, 22, 27, 29, 35, 44, 49, 50, 58, 59, 66, 74). | Scora <i>et al.</i> (1975), Schuch <i>et al.</i> (1992), Weyerstahl <i>et al.</i> (1993), Fraga y Terrero (1996). |
| Ramas | LA (1). TD (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14). | González-Coloma <i>et al.</i> (1990, 1996), Fraga y Terrero (1996), Fraga <i>et al.</i> (1997), Fraga <i>et al.</i> (2001). |
| Mesocarpio | FU (2, 3, 4). | Fraga y Terrero (1996) |
| <i>Persea japonica</i> Xilema | AL (2, 4). LI (6). TS (25, 39, 55, 71). TT (2, 3, 4, 5). | Wang <i>et al.</i> (1996). |
| <i>Persea kurzii</i> Ramas | LI (5, 8, 9, 39). | Prasitpan <i>et al.</i> (1996). |
| <i>Persea kusanoi</i> Ramas | AL (1, 5). | Chen <i>et al.</i> (1996). |
| <i>Persea lingue</i> Hojas | TM (29). TS (16, 22, 44). | Scora y Scora (2001). |
| Corteza | LI (16). | Sepulveda-Boza <i>et al.</i> (1990). |
| <i>Persea longpipes</i> Hojas | TS (22, 52). | Scora y Scora (2001). |

Continuación de la tabla 6.

| | | |
|-------------------------------------|---|--|
| <i>Persea major</i> Corteza | FU (12, 13, 14). | Ma <i>et al.</i> (1989, 1990). |
| <i>Persea mexicana</i> Ramas | TT (1). | Ohsaki <i>et al.</i> (1990). |
| <i>Persea nubigena</i> Hojas | AC (5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17). AR (6). TM (8, 27). TS (15, 22, 52). | Bergh <i>et al.</i> (1973), Scora <i>et al.</i> (1975). |
| <i>Persea obovatifolia</i> Hojas | LI (30, 31, 32, 33, 34, 35, 36). | Tsai <i>et al.</i> (1996, 1998). |
| Tallo | AR (11). LA (2, 3). LI (3, 14, 15, 37, 38). TT (2, 3). | Tsai <i>et al.</i> (2001, 2002). |
| <i>Persea pachypoda</i> Hojas | TM (4, 30). | Scora y Scora (2001). |
| <i>Persea palustris</i> Hojas | TM (4, 8, 10). | Tucker <i>et al.</i> (1997), Scora y Scora (2001). |
| <i>Persea schiediana</i> Hojas | AC (5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17). AR (1, 6). TM (8, 26, 27). TS (2, 3, 6, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 22, 27, 28, 29, 32, 34, 35, 40, 43, 44, 46, 52, 56, 57, 58, 60, 70, 75). | Bergh <i>et al.</i> (1973), Scora <i>et al.</i> (1975), Scora y Scora (2000), Palazzo <i>et al.</i> (2009a). |
| <i>Persea skutchii</i> Hojas | AC (7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17). TM (4, 10, 26, 31). TS (44). | Scora <i>et al.</i> (1975), Scora y Scora (2001). |
| <i>Persea thunbergii</i> Corteza | AR (4). FL (2, 3, 4, 10, 11, 12, 18, 19). LA (6). LI (1, 2, 3, 4, 7, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 39, 40, 41). | Shimomura <i>et al.</i> (1987, 1988), Karikome <i>et al.</i> (1991), Yu <i>et al.</i> (2000), Li <i>et al.</i> (2003, 2004). |
| Hojas | LI (14, 15). | Karikome <i>et al.</i> (1991). |
| Mesocarpio | AD (9, 15, 16, 17, 18, 21, 23, 26, 27, 28). AE (7, 8, 13, 14, 21, 22, 23, 24). AH (10, 11, 13). AR (3, 8). TM (1, 2, 3, 8, 10, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 25, 26, 27, 30, 32, 33, 34, 36). TS (1, 4, 8, 14, 15, 16, 17, 22, 24, 27, 33, 34, 35, 36, 38, 41, 42, 44, 48, 51, 52, 53, 54, 58, 63, 69, 70, 72, 75). | Nii <i>et al.</i> (1983). |
| <i>Persea tolimanensis</i> Hojas | AD (21) AE (25, 28). AH (14). AL (8). FU (1, 2, 3, 4, 15). TM (2, 5, 7, 9, 13, 18, 19, 21, 23, 26, 27, 28, 29, 31, 32, 33, 34, 35). TS (15, 16, 17, 18, 22, 27, 29, 30, 31, 35, 40, 43, 44, 45, 49, 52, 58, 59, 61, 74). | Scora y Ahmed (1993). |

1.2.2. Actividad biológica de los compuestos encontrados en *Persea* spp.

En la tabla 7 se ordenaron los metabolitos secundarios de acuerdo al tipo de compuesto y la actividad reportada hasta el momento.

Tabla 7. Actividad biológica de los compuestos químicos encontrados en el género *Persea*.

| Monoterpenos | |
|--------------|---|
| Compuesto | Actividad |
| camfeno | Antibacterial y antifúngica (Kalodera <i>et al.</i> , 1997; Arambewela <i>et al.</i> , 1999). Antibacterial (Poor <i>et al.</i> , 2004). Antifúngico (Greene-McDowelle <i>et al.</i> , 1999; Singh <i>et al.</i> , 2005b). Insecticida (Lewis, 1972; Zou y Cates, 1997). Larvicida y Repelente (Mwangi <i>et al.</i> , 1992). Bacteriostático y estimula el crecimiento del hongo (Gao <i>et al.</i> , 2005). Antioxidante (Singh <i>et al.</i> , 2005b; Blanco-Salas <i>et al.</i> , 2010). |
| alcanfor | Bactericida y fungicida (Mamta <i>et al.</i> , 1994; Arambewela <i>et al.</i> , 1999; Greche <i>et al.</i> , 2000; Juteau <i>et al.</i> , 2002; Unlu <i>et al.</i> , 2002; Ramezani <i>et al.</i> , 2004; Santoyo <i>et al.</i> , 2005; Tepe <i>et al.</i> , 2005; Zhu <i>et al.</i> , 2005; Radusiene <i>et al.</i> , 2007; Vagionas <i>et al.</i> , 2007a; Lopes-Lutz <i>et al.</i> , 2008; Hanamanthagouda <i>et al.</i> , 2010). Antibacterial (Gangrade <i>et al.</i> , 1989; Faleiro <i>et al.</i> , 1999; Poor <i>et al.</i> , 2004; Cha <i>et al.</i> , 2005b; Shafaghat <i>et al.</i> , 2009). Antifúngico (Kordali <i>et al.</i> , 2005a; Guan <i>et al.</i> , 2006; Dambolena <i>et al.</i> , 2010). Repelente (Hwang <i>et al.</i> , 1985; Mwangi <i>et al.</i> , 1992). Larvicida (Mwangi <i>et al.</i> , 1992). Insecticida (Pavlidou <i>et al.</i> , 2004; Lopez <i>et al.</i> , 2008). Mutagénico (Pavlidou <i>et al.</i> , 2004). Antioxidante (El-Massry <i>et al.</i> , 2002; Juteau <i>et al.</i> , 2002; Kamatou <i>et al.</i> , 2005; Lopes-Lutz <i>et al.</i> , 2008). Citotóxico y antiinflamatorio (Kamatou <i>et al.</i> , 2005). |
| δ-3-careno | Antibacterial y antifúngico (Chanegriha <i>et al.</i> , 1994; Bakshu y Raju, 2002; Angioni <i>et al.</i> , 2003). Disuasivo de oviposición (Ntiamoah <i>et al.</i> , 1996). Larvicida (Mwangi <i>et al.</i> , 1992). Insecticida (Oshkaev, 1977; Araujo <i>et al.</i> , 2003). Alelopático (Dudai <i>et al.</i> , 2004). Repelente (Russell y Berryman, 1976; Mwangi <i>et al.</i> , 1992). Atrayente (Rembold <i>et al.</i> , 1989, 1990; Huber <i>et al.</i> , 2000; Nehme <i>et al.</i> , 2009). Antioxidante (Gourine <i>et al.</i> , 2010). |
| p-cimeno | Bactericida y fungicida (Deans y Svoboda, 1988; Fournier <i>et al.</i> , 1994; Mamta <i>et al.</i> , 1994; Charai <i>et al.</i> , 1996; Bishop y Thornton, 1997; Kalodera <i>et al.</i> , 1997; Vila <i>et al.</i> , 1999; Vardar-Unlu <i>et al.</i> , 2003; Biavati <i>et al.</i> , 2004; Bougatsos <i>et al.</i> , 2004; Lourens <i>et al.</i> , 2004; Mirjana <i>et al.</i> , 2004; Skoibusic y Bezic, 2004; Bezic <i>et al.</i> , 2005; Jirovets <i>et al.</i> , 2005b; Salehi <i>et al.</i> , 2006). Antibacterial (Iraj y Mirmostafa, 2003; Silva <i>et al.</i> , 2003; Tzakou y Skaltsa, 2003; Rehder <i>et al.</i> , 2004; Khokra <i>et al.</i> , 2008). Antifúngico (Pina-Vaz <i>et al.</i> , 2004; Singh <i>et al.</i> , 2004b; Hofstetter <i>et al.</i> , 2005; Fontenelle <i>et al.</i> , 2007). Disuasivo de oviposición (Ntiamoah <i>et al.</i> , 1996). Antialimentario (Maganga <i>et al.</i> , 1996). Feromona de alarma para termitas (Perez <i>et al.</i> , 1999). Repelente (Mwangi <i>et al.</i> , 1992; Tunc y Erler, 2003; Park <i>et al.</i> , 2005; Asawalam <i>et al.</i> , 2008). Larvicida (Mwangi <i>et al.</i> , 1992; Park <i>et al.</i> , 2005). Atrayente (Pow <i>et al.</i> , 1999). Insecticida (Singh <i>et al.</i> , 2002; Goren <i>et al.</i> , 2004; Singh <i>et al.</i> , 2004b; Erler y Tunc, 2005; Jirovets <i>et al.</i> , 2005a; Thubthimthed <i>et al.</i> , 2005; Asawalam <i>et al.</i> , 2008; Owolabi <i>et al.</i> , 2009). Alelopático (Dudai <i>et al.</i> , 2004). Disuasivo al masticar (Thorsell <i>et al.</i> , 1989). Antiinflamatorio (Lourens <i>et al.</i> , 2004). Antioxidante (El-Ghorab <i>et al.</i> , 2003; Vardar-Unlu <i>et al.</i> , 2003; Blanco-Salas <i>et al.</i> , 2010). |
| 1,4-cineol | Fungistático (Vaughn y Spencer, 1991). Alelopático (Fischer, 1991; Romagni <i>et al.</i> , 2000). |
| 1,8-cineol | Bactericida y fungicida (Vila <i>et al.</i> , 1999; Kazarinova <i>et al.</i> , 2002; Unlu <i>et al.</i> , 2002; Pengelli, 2003; Bruni <i>et al.</i> , 2004; Farag <i>et al.</i> , 2004; Ramezani <i>et al.</i> , 2004; Medina <i>et al.</i> , 2005; Santoyo <i>et al.</i> , 2005; Zhu <i>et al.</i> , 2005; Wang <i>et al.</i> , 2006; Al-Howiriny, 2007; Vagionas <i>et al.</i> , 2007a; Wang <i>et al.</i> , 2007; Lopes-Lutz <i>et al.</i> , 2008; Halijah Ibrahim <i>et al.</i> , 2009; Moreno <i>et al.</i> , 2009). Antibacterial (Faleiro <i>et al.</i> , 1999; Silva <i>et al.</i> , 2003; Lourens <i>et al.</i> , 2004; Cha <i>et al.</i> , 2005a, 2005b; Hernandez <i>et al.</i> , 2005; Senatore <i>et al.</i> , 2005; Sourmaghi <i>et al.</i> , 2006; Mayachiew y Devahastin, 2008). Antifúngico (Vaughn y Spencer, 1991; Caccioni y Guizzardi, 1994; Hammer <i>et al.</i> , 2003; Kordali <i>et al.</i> , 2005a; Pina-Vaz <i>et al.</i> , 2004; Singh <i>et al.</i> , 2004b; Marongiu <i>et al.</i> , 2010). Antialimentario (Lawler <i>et al.</i> , 1999). Repelente (Hori y Komatsu, 1997; Tunc y Erler, 2003). Alelopático (Romagni <i>et al.</i> , 2000; Eom <i>et al.</i> , 2006). Atrayente (Robacker <i>et al.</i> , 1992). Disuasivo al masticar (Thorsell <i>et al.</i> , 1989). Insecticida (Mwangi <i>et al.</i> , 1992; Singh <i>et al.</i> , 2002; Araujo <i>et al.</i> , 2003; Pavlidou <i>et al.</i> , 2004; Singh <i>et al.</i> , 2004b; Erler y Tunc, 2005; Jirovets <i>et al.</i> , 2005a). Citotóxico en líneas celulares (Hayes <i>et al.</i> , 1997; Swiader y Krzyzanowska, 1997; Arambewela <i>et al.</i> , 1999). Antioxidante (Lopes-Lutz <i>et al.</i> , 2008). Antiinflamatorio (Lourens <i>et al.</i> , 2004). |
| citral | Bactericida y fungicida (Mamta <i>et al.</i> , 1994; Pengelli, 2003). Antibacterial (Gangrade <i>et al.</i> , 1989). Antifúngico (Rodov <i>et al.</i> , 1995; Rong y Ting, 2000). Insecticida (Ellis y Baxendale, 1997). |
| citronelal | Bactericida, fungicida y antioxidante (El-Massry <i>et al.</i> , 2009). |
| α-felandreno | Bactericida y fungicida (Deans y Svoboda, 1988; Chalchat <i>et al.</i> , 1997; Al-Burtamani <i>et al.</i> , 2005; Fereshteh <i>et al.</i> , 2005; Kifle <i>et al.</i> , 2007). Antibacterial (Chalabian <i>et al.</i> , 2006; Kurade <i>et al.</i> , 2010). Insecticida (Owolabi <i>et al.</i> , 2009). Tóxico en escarabajos (Lewis, 1972). Feromona de alarma para termitas (Perez <i>et al.</i> , 1999). Atrayente (Asaro <i>et al.</i> , 2004). Citotóxico (Sylvestre <i>et al.</i> , 2007). Antioxidante (Kifle <i>et al.</i> , 2007). |
| β-felandreno | Bactericida y fungicida (Vila <i>et al.</i> , 1999; Angioni <i>et al.</i> , 2003; Al-Burtamani <i>et al.</i> , 2005; Medina <i>et al.</i> , 2005; Singh <i>et al.</i> , 2005a; Sonibare <i>et al.</i> , 2009). Antibacterial (Chen <i>et al.</i> , 2002; Boehme <i>et al.</i> , 2008). Antifúngico (Iraj y Abyaneh, 2004; Singh <i>et al.</i> , 2005b; Tampieri <i>et al.</i> , 2005). Atrayente (Huber <i>et al.</i> , 2000; Asaro <i>et al.</i> , 2004). Atrayente en la selección del hospedero (Zhang <i>et al.</i> , 2003). Citotóxico (Boehme <i>et al.</i> , 2008). Antioxidante (Singh <i>et al.</i> , 2005a, 2005b). Antimalarial (Tchoumboungang <i>et al.</i> , 2005). |

Continuación de la tabla 7.

| | |
|--------------------------------|---|
| geraniol | Bactericida y fungicida (Mamta <i>et al.</i> , 1994). Antibacterial (Chinou <i>et al.</i> , 1996; Poor <i>et al.</i> , 2004). Antifúngico (Rong and Ting, 2000; Singh <i>et al.</i> , 2000). Atrayente (Werner, 1972a). Anticancerígeno (Yu <i>et al.</i> , 1995; He <i>et al.</i> , 1997). |
| isoborneol | Bactericida y fungicida (Radusiene <i>et al.</i> , 2007). Insecticida (Hwang <i>et al.</i> , 1985). Antiparasitario (Jo, 2009). |
| limoneno | Bactericida y fungicida (Deans y Svoboda, 1988; Neirotti <i>et al.</i> , 1996; Greene-McDowelle <i>et al.</i> , 1999; Vila <i>et al.</i> , 1999; Cobos <i>et al.</i> , 2001; Angioni <i>et al.</i> , 2003; Jirovets <i>et al.</i> , 2003; Mirjana <i>et al.</i> , 2004; Singh <i>et al.</i> , 2004a; Skoibusic y Bezic, 2004; Al-Burtamani <i>et al.</i> , 2005; Bezic <i>et al.</i> , 2005; Kordali <i>et al.</i> , 2005b; Tepe <i>et al.</i> , 2006; Dehghan <i>et al.</i> , 2007; Sobhy y El-Feky, 2007; Cetin <i>et al.</i> , 2010). Antibacterial (Chanegriha <i>et al.</i> , 1994; Barnhart <i>et al.</i> , 1999; Quintero <i>et al.</i> , 2003; Poor <i>et al.</i> , 2004; Chalabian <i>et al.</i> , 2006; Boehme <i>et al.</i> , 2008; Rojas <i>et al.</i> , 2008; Simionatto <i>et al.</i> , 2008; Cuca <i>et al.</i> , 2009). Antifúngico (Mamta <i>et al.</i> , 1994; Rosengaus <i>et al.</i> , 2000; Duru <i>et al.</i> , 2003; Singh <i>et al.</i> , 2003). Atrayente (Werner, 1972b; Weissbecker <i>et al.</i> , 1999; Zhang <i>et al.</i> , 2003; Anfora <i>et al.</i> , 2009). Disuasivo al masticar (Thorsell <i>et al.</i> , 1989). Insecticida (Ellis y Baxendale, 1997; Singh <i>et al.</i> , 2003; Tripathi <i>et al.</i> , 2003; Jirovets <i>et al.</i> , 2005a; Lopez <i>et al.</i> , 2008). Repelente (Gruber <i>et al.</i> , 2009). Citotóxico (Yu <i>et al.</i> , 1995; He <i>et al.</i> , 1997; Higashimoto <i>et al.</i> , 1998; Kaji <i>et al.</i> , 2001; Elegbede and Gould, 2002; Kawai, 2003; Feo <i>et al.</i> , 2005; Boehme <i>et al.</i> , 2008; Sulsen <i>et al.</i> , 2008). Antioxidante (Kordali <i>et al.</i> , 2005b; Tepe <i>et al.</i> , 2006; Souza <i>et al.</i> , 2007). Antiinflamatorio (Ozbek, 2005). Antiparasitario (Saleh <i>et al.</i> , 1985). Aumenta la respuesta inmune (Hamada <i>et al.</i> , 2002). Anticonvulsivo (Sayyah <i>et al.</i> , 2004). Antimalarial (Tchoumboungang <i>et al.</i> , 2005). |
| linalol | Bactericida y fungicida (Deans y Svoboda, 1988; Mamta <i>et al.</i> , 1994; Carson y Riley, 1995; Charai <i>et al.</i> , 1996; Chalchat <i>et al.</i> , 1997; Kalodera <i>et al.</i> , 1997; Costantin <i>et al.</i> , 2001; Mirjana <i>et al.</i> , 2004; Al-Howiriny, 2007; Radusiene <i>et al.</i> , 2007; Vagionas <i>et al.</i> , 2007b; Bail <i>et al.</i> , 2008; Moreno <i>et al.</i> , 2009). Antibacterial (Gangrade <i>et al.</i> , 1989; Gonzaga <i>et al.</i> , 2003; Quintero <i>et al.</i> , 2003; Tzakou y Skaltsa, 2003; Poor <i>et al.</i> , 2004; Rehder <i>et al.</i> , 2004). Antifúngico (Singh <i>et al.</i> , 2000; Hammer <i>et al.</i> , 2003; Dambolena <i>et al.</i> , 2010). Insecticida (Hwang <i>et al.</i> , 1985; Laurent <i>et al.</i> , 1997; Lopez <i>et al.</i> , 2008). Larvicida (Senthilkumar <i>et al.</i> , 2008). Atrayente (Turlings <i>et al.</i> , 1991; Pare y Tumlinson, 1997; Du <i>et al.</i> , 1998; Rose <i>et al.</i> , 1998; Jonsson y Yerson, 1999; Raguso y Pichersky, 1999; Weissbecker <i>et al.</i> , 1999; Anfora <i>et al.</i> , 2009). Antialimentario (Maganga <i>et al.</i> , 1996; Koschier <i>et al.</i> , 2002). Nematicida (Gokte <i>et al.</i> , 1991). Antiinflamatorio (Moretti <i>et al.</i> , 1997). Repelente (Park <i>et al.</i> , 2005; Gruber <i>et al.</i> , 2009). Alelopático (Dudai <i>et al.</i> , 2004). Atrayente de la localización del hospedero (Buttery y Kamm, 1980). |
| β -mirceno | Bactericida y fungicida (Chalchat <i>et al.</i> , 1997; Magiatis <i>et al.</i> , 1999; Pitarokili <i>et al.</i> , 1999; Kazarinova <i>et al.</i> , 2002; Angioni <i>et al.</i> , 2003; Al-Burtamani <i>et al.</i> , 2005). Antibacterial (Faleiro <i>et al.</i> , 1999; Gonzaga <i>et al.</i> , 2003; Iraj y Mirmostafa, 2003; Quintero <i>et al.</i> , 2003). Antifúngico (Singh <i>et al.</i> , 2000). Bacteriostático y estimula el crecimiento del hongo (Gao <i>et al.</i> , 2005). Insecticida y repelente (Russell y Berryman, 1976; Mwangi <i>et al.</i> , 1992; Liao, 1999; Asawalam <i>et al.</i> , 2008). Antialimentario (Maganga <i>et al.</i> , 1996). Estimulante de la oviposición (Jallow <i>et al.</i> , 1999). Atrayente (Werner, 1972a; 1972b; Rembold <i>et al.</i> , 1989; Ndiege <i>et al.</i> , 1991; Rose <i>et al.</i> , 1998). Atrayente de la selección del hospedero (Zhang <i>et al.</i> , 2003). Alelopático (Fischer, 1991; Eom <i>et al.</i> , 2006). Tóxico en escarabajos (Lewis, 1972). Disuasivo al masticar (Thorsell <i>et al.</i> , 1989). Afecta el crecimiento larval y de la pupa (Zou y Cates, 1997). Repelente (Hwang <i>et al.</i> , 1985). Antioxidante (Souza <i>et al.</i> , 2007). Antimalarial (Tchoumboungang <i>et al.</i> , 2005). |
| <i>trans</i> -ocimeno | Bactericida y fungicida (Gundidza <i>et al.</i> , 1994; Chalchat <i>et al.</i> , 1997; Al-Burtamani <i>et al.</i> , 2005). Antibacterial (Quintero <i>et al.</i> , 2003). Atrayente (Takabayashi <i>et al.</i> , 1994; Pare y Tumlinson, 1997; Du <i>et al.</i> , 1998; Rose <i>et al.</i> , 1998). Larvicida y repelente (Mwangi <i>et al.</i> , 1992). |
| <i>cis</i> -ocimeno | Bactericida y fungicida (Deans y Svoboda, 1988; Biavati <i>et al.</i> , 2004; Afolayan y Ashafa, 2009). Atrayente en la selección del hospedero (Zhang <i>et al.</i> , 2003) |
| (<i>Z</i>)- β -ocimeno | Bactericida y fungicida (Gundidza <i>et al.</i> , 1994; Chalchat <i>et al.</i> , 1997; Al-Burtamani <i>et al.</i> , 2005; Fereshteh <i>et al.</i> , 2005; Kordali <i>et al.</i> , 2005b; Salehi <i>et al.</i> , 2006; Vagionas <i>et al.</i> , 2007a; Lopes-Lutz <i>et al.</i> , 2008; Ozkan <i>et al.</i> , 2008). Antibacterial (Sourmaghi <i>et al.</i> , 2006; Palazzo <i>et al.</i> , 2009b). Antifúngico (Singh <i>et al.</i> , 2003; Tabanca <i>et al.</i> , 2008; Dambolena <i>et al.</i> , 2010). Insecticida (Singh <i>et al.</i> , 2003). Nematicida (Adekunle <i>et al.</i> , 2007). Citotóxico (Agius <i>et al.</i> , 2007; Palazzo <i>et al.</i> , 2009b). Antioxidante (Kordali <i>et al.</i> , 2005b; Lopes-Lutz <i>et al.</i> , 2008). Antiparasitario (Saleh <i>et al.</i> , 1985). |
| (<i>E</i>)- β -ocimeno | Antibacterial (Palazzo <i>et al.</i> , 2009b). Atrayente (Gruber <i>et al.</i> , 2009). Insecticida (Ngamo <i>et al.</i> , 2007). Citotóxico (Feo <i>et al.</i> , 2005; Palazzo <i>et al.</i> , 2009b). |

Continuación de la tabla 7.

| | |
|--------------------------------------|---|
| <p>α-pineno</p> | <p>Bactericida y fungicida (Chanegriha <i>et al.</i>, 1994; Chalchat <i>et al.</i>, 1997; Swiader y Krzyzanowska, 1997; Magiatis <i>et al.</i>, 1999; Flach <i>et al.</i>, 2002; Juliani, Jr. <i>et al.</i>, 2002; Angioni <i>et al.</i>, 2003; Al-Taweel <i>et al.</i>, 2004; Chinou <i>et al.</i>, 2004; Mirjana <i>et al.</i>, 2004; Skoibusic y Bezic, 2004; Bezic <i>et al.</i>, 2005; Khalighi-Sigaroodi <i>et al.</i>, 2005; Medina <i>et al.</i>, 2005; Santoyo <i>et al.</i>, 2005; Singh <i>et al.</i>, 2005a; Tepe <i>et al.</i>, 2005; Tepe <i>et al.</i>, 2006; Dehghan <i>et al.</i>, 2007; Melliou <i>et al.</i>, 2007; Salehi <i>et al.</i>, 2007; Sobhy y El-Feky, 2007; Medini <i>et al.</i>, 2008; Ozkan <i>et al.</i>, 2008; Afolayan y Ashafa, 2009; Sonibare <i>et al.</i>, 2009; Popovic <i>et al.</i>, 2010). Antibacterial (Deans y Svoboda, 1988; Faleiro <i>et al.</i>, 1999; Ramanyraibe <i>et al.</i>, 2000; Bougatsos <i>et al.</i>, 2003; Lourens <i>et al.</i>, 2004; Chalabian <i>et al.</i>, 2006; Meccia <i>et al.</i>, 2007; Ozek <i>et al.</i>, 2007; Boehme <i>et al.</i>, 2008; Costa <i>et al.</i>, 2008; Diaz <i>et al.</i>, 2008; John <i>et al.</i>, 2008b; Rojas <i>et al.</i>, 2008; Simionatto <i>et al.</i>, 2008; Albay <i>et al.</i>, 2009; Maggi <i>et al.</i>, 2009; Shafaghat <i>et al.</i>, 2009; Shafaghat y Oji, 2010). Antifúngico (Rosengaus <i>et al.</i>, 2000; Duru <i>et al.</i>, 2003; Hammer <i>et al.</i>, 2003; Singh <i>et al.</i>, 2004b; Hofstetter <i>et al.</i>, 2005; Marongiu <i>et al.</i>, 2010). Bacteriostático y estimula el crecimiento del hongo (Gao <i>et al.</i>, 2005). Larvicida (Santos <i>et al.</i>, 2006). Insecticida y repelente (Hori y Komatsu, 1997; Liao, 1999; Singh <i>et al.</i>, 2004b; Owolabi <i>et al.</i>, 2009). Estimulante y atrayente de la oviposición (Scarpati <i>et al.</i>, 1993; Dougherty <i>et al.</i>, 1995; Jallow <i>et al.</i>, 1999). Atrayente (Camors y Payne, 1972; Rembold <i>et al.</i>, 1989; 1990; Ndiege <i>et al.</i>, 1991; Mwangi <i>et al.</i>, 1992; Knudson <i>et al.</i>, 1993; Kleinhentz <i>et al.</i>, 1999; Reigosa <i>et al.</i>, 1999; Huber <i>et al.</i>, 2000; Miller y Borden 2000). Componente de feromona de alarma de áfidos (Pickett y Griffiths, 1980; Perez <i>et al.</i>, 1999). Tóxico en escarabajos (Lewis, 1972; Cao <i>et al.</i>, 1997). Alelopático (Fischer, 1991). Citotóxico (Boehme <i>et al.</i>, 2008; Palazzo <i>et al.</i>, 2009a). Antiinflamatorio (Lourens <i>et al.</i>, 2004; Kamatou <i>et al.</i>, 2005; Ozbek, 2005). Antioxidante (El-Ghorab <i>et al.</i>, 2003; Kamatou <i>et al.</i>, 2005; Singh <i>et al.</i>, 2005a; Tepe <i>et al.</i>, 2006; Blanco-Salas <i>et al.</i>, 2010; Gourine <i>et al.</i>, 2010). Antiparasitario (Saleh <i>et al.</i>, 1985). Anticonvulsivo (Sayyah <i>et al.</i>, 2004).</p> |
| <p>β-pineno</p> | <p>Bactericida y fungicida (Chalchat <i>et al.</i>, 1997; Swiader y Krzyzanowska, 1997; Angioni <i>et al.</i>, 2003; Bougatsos <i>et al.</i>, 2004; Jirovets <i>et al.</i>, 2005b; Tepe <i>et al.</i>, 2005; Dehghan <i>et al.</i>, 2007; Salehi <i>et al.</i>, 2007; Wang <i>et al.</i>, 2007; Afolayan y Ashafa, 2009; Halijah Ibrahim <i>et al.</i>, 2009). Antibacterial (Deans y Svoboda, 1988; Ramanyraibe <i>et al.</i>, 2000; Chen <i>et al.</i>, 2002; Quintero <i>et al.</i>, 2003; Cha <i>et al.</i>, 2005b; Alishahi-Noorani <i>et al.</i>, 2006; Meccia <i>et al.</i>, 2007; Costa <i>et al.</i>, 2008; Simionatto <i>et al.</i>, 2008; Albay <i>et al.</i>, 2009; Maggi <i>et al.</i>, 2009; Magina <i>et al.</i>, 2009). Antifúngico (Duru <i>et al.</i>, 2003; Hammer <i>et al.</i>, 2003; Hofstetter <i>et al.</i>, 2005). Bacteriostático y estimula el crecimiento del hongo (Gao <i>et al.</i>, 2005). Estimulante de la oviposición (Jallow <i>et al.</i>, 1999). Atrayente (Ndiege <i>et al.</i>, 1991; Kleinhentz <i>et al.</i>, 1999; Huber <i>et al.</i>, 2000; Miller y Borden, 2000; Asaro <i>et al.</i>, 2004). Disuasivo al masticar (Thorsell <i>et al.</i>, 1989). Tóxico en escarabajos (Lewis, 1972; Cao <i>et al.</i>, 1997). Repelente (Hwang <i>et al.</i>, 1985; Gruber <i>et al.</i>, 2009). Alelopático (Fischer, 1991; Eom <i>et al.</i>, 2006). Componente de feromona de alarma de áfidos (Pickett y Griffiths, 1980). Larvicida (Santos <i>et al.</i>, 2006). Insecticida (Jirovets <i>et al.</i>, 2005a; Owolabi <i>et al.</i>, 2009). Citotóxico (Palazzo <i>et al.</i>, 2009a). Antioxidante (Souza <i>et al.</i>, 2007; Gourine <i>et al.</i>, 2009). Antiparasitario (Saleh <i>et al.</i>, 1985). Anticonvulsivo (Sayyah <i>et al.</i>, 2004). Antimalarial (Tchoumboungang <i>et al.</i>, 2005).</p> |
| <p>sabineno</p> | <p>Bactericida y fungicida (Gundidza <i>et al.</i>, 1994; Chalchat <i>et al.</i>, 1997; Flamini <i>et al.</i>, 1999; Greche <i>et al.</i>, 2000; Kazarinova <i>et al.</i>, 2002; Angioni <i>et al.</i>, 2003; Singh <i>et al.</i>, 2004a; Medina <i>et al.</i>, 2005; Singh <i>et al.</i>, 2005a; Kifle <i>et al.</i>, 2007; Ozkan <i>et al.</i>, 2008). Antibacterial (Ramanyraibe <i>et al.</i>, 2000). Antifúngico (Marongiu <i>et al.</i>, 2010). Feromona de alarma para termitas (Perez <i>et al.</i>, 1999). Alelopático (Eom <i>et al.</i>, 2006). Antioxidante (Singh <i>et al.</i>, 2005a; Kifle <i>et al.</i>, 2007). Citotóxico (Thubthimthed <i>et al.</i>, 2005; Sylvestre <i>et al.</i>, 2007). Insecticida (Jirovets <i>et al.</i>, 2005a; Ngamo <i>et al.</i>, 2007). Atrayente (Gruber <i>et al.</i>, 2009).</p> |
| <p>α-terpineno</p> | <p>Antifúngico (Bishop y Thornton, 1997; Hofstetter <i>et al.</i>, 2005). Tóxico en escarabajos (Lewis, 1972; Cao <i>et al.</i>, 1997). Atrayente de la oviposición (Dougherty <i>et al.</i>, 1995). Repelente (Hwang <i>et al.</i>, 1985; Park <i>et al.</i>, 2005). Feromona de alarma para termitas (Perez <i>et al.</i>, 1999). Antioxidante (Blanco-Salas <i>et al.</i>, 2010).</p> |
| <p>γ-terpineno</p> | <p>Bactericida y fungicida (Charai <i>et al.</i>, 1996; Bishop y Thornton, 1997; Kazarinova <i>et al.</i>, 2002; Vardar-Unlu <i>et al.</i>, 2003; Biavati <i>et al.</i>, 2004; Goren <i>et al.</i>, 2004; Skoibusic y Bezic, 2004; Bezic <i>et al.</i>, 2005; Fereshteh <i>et al.</i>, 2005; Jirovets <i>et al.</i>, 2005b; Singh <i>et al.</i>, 2005a; Cetin <i>et al.</i>, 2010). Antibacterial (Iraj y Mirmostafa, 2003; Silva <i>et al.</i>, 2003). Larvicida (Senthilkumar <i>et al.</i>, 2008). Antialimentario (Maganga <i>et al.</i>, 1996). Disuasivo al masticar (Thorsell <i>et al.</i>, 1989). Feromona de alarma para termitas (Perez <i>et al.</i>, 1999). Atrayente (Miller y Borden, 2000). Atrayente para la selección del hospedero (Zhang <i>et al.</i>, 2003). Repelente (Tunc y Erler, 2003; Asawalam <i>et al.</i>, 2008). Antioxidante (El-Ghorab <i>et al.</i>, 2003; Vardar-Unlu <i>et al.</i>, 2003; Singh <i>et al.</i>, 2005a; Blanco-Salas <i>et al.</i>, 2010). Alelopático (Dudai <i>et al.</i>, 2004). Insecticida (Erler y Tunc, 2005; Jirovets <i>et al.</i>, 2005a; Asawalam <i>et al.</i>, 2008). Antiparasitario (Saleh <i>et al.</i>, 1985). Antimalarial (Tchoumboungang <i>et al.</i>, 2005).</p> |

Continuación de la tabla 7.

| | |
|------------------------------|--|
| α -terpineol | Bactericida y fungicida (Carson y Riley, 1995; Sahin <i>et al.</i> , 2004; Dehghan <i>et al.</i> , 2007). Antibacterial (Faleiro <i>et al.</i> , 1999; Gonzaga <i>et al.</i> , 2003; Silva <i>et al.</i> , 2003; Cha <i>et al.</i> , 2005a). Antifúngico (Duru <i>et al.</i> , 2003; Hammer <i>et al.</i> , 2003; Kordali <i>et al.</i> , 2005a). Antiinflamatorio (Moretti <i>et al.</i> , 1997). Insecticida (McDaniel, 1989; Ellis y Baxendale, 1997; Jirovets <i>et al.</i> , 2005a). Larvicida y repelente (Mwangi <i>et al.</i> , 1992). Alelopático (Dudai <i>et al.</i> , 2004). Atrayente (Robacker <i>et al.</i> , 1992). Antioxidante (Sahin <i>et al.</i> , 2004; Kordali <i>et al.</i> , 2005a; Gourine <i>et al.</i> , 2009). Citotóxico en líneas celulares (Hayes <i>et al.</i> , 1997). |
| terpinen-4-ol | Bactericida y fungicida (Gundidza <i>et al.</i> , 1994; Carson y Riley, 1995; Charai <i>et al.</i> , 1996; Chalchat <i>et al.</i> , 1997; Unlu <i>et al.</i> , 2002; Pengelli, 2003; Farag <i>et al.</i> , 2004; Singh <i>et al.</i> , 2005a; Vagionas <i>et al.</i> , 2007b). Antibacterial (Silva <i>et al.</i> , 2003; Rehder <i>et al.</i> , 2004; Senatore <i>et al.</i> , 2005). Antifúngico (Vaughn y Spencer, 1991; Bishop y Thornton, 1997; Duru <i>et al.</i> , 2003; Hammer <i>et al.</i> , 2003; Kordali <i>et al.</i> , 2005a). Repelente (Hwang <i>et al.</i> , 1985; Mwangi <i>et al.</i> , 1992; Tunc y Erler, 2003). Citotóxico (Hayes <i>et al.</i> , 1997; Calcabrini <i>et al.</i> , 2004; Thubthimthet <i>et al.</i> , 2005). Feromona de alarma para termitas (Perez <i>et al.</i> , 1999). Larvicida (Mwangi <i>et al.</i> , 1992). Insecticida (Lee <i>et al.</i> , 1997; Singh <i>et al.</i> , 2002; Ma <i>et al.</i> , 2004; Ma y Zhang, 2004; Walton <i>et al.</i> , 2004; Erler y Tunc, 2005; Jirovets <i>et al.</i> , 2005a). Antioxidante (Kordali <i>et al.</i> , 2005a; Singh <i>et al.</i> , 2005a). Antialimentario (Koschier <i>et al.</i> , 2002). |
| terpinoleno | Bactericida y fungicida (Zeid, 1998; Fereshteh <i>et al.</i> , 2005). Antibacterial (Rehder <i>et al.</i> , 2004; John <i>et al.</i> , 2008c). Afecta el crecimiento larval y pupal (Zou y Cates, 1997). Feromona de alarma para termitas (Perez <i>et al.</i> , 1999). Insecticida (Lewis, 1972; Jirovets <i>et al.</i> , 2005a). Atrayente en la selección del hospedero (Zhang <i>et al.</i> , 2003). |
| triciclono | Antibacterial (Meccia <i>et al.</i> , 2009). Afecta el crecimiento larval y pupal (Zou y Cates, 1997). Bacteriostático y estimula el crecimiento del hongo (Gao <i>et al.</i> , 2005). |
| Sesquiterpenos | |
| α -amorfeno | Antibacterial (Ramanyraibe <i>et al.</i> , 2000; Shafaghat y Oji, 2010). |
| allo-aromadendreno | Antibacterial (Cunico <i>et al.</i> , 2007). Alelopático (Eom <i>et al.</i> , 2006). Larvicida (Senthilkumar <i>et al.</i> , 2008). |
| trans- α -bergamoteno | Atrayente (Turlings <i>et al.</i> , 1991). |
| biciclogermacreno | Bactericida y fungicida (Costantin <i>et al.</i> , 2001; Kazarinova <i>et al.</i> , 2002; Dehghan <i>et al.</i> , 2007; Kifle <i>et al.</i> , 2007; Salehi <i>et al.</i> , 2007; Bail <i>et al.</i> , 2008; Afolayan y Ashafa, 2009; Costa <i>et al.</i> , 2009a; Moreno <i>et al.</i> , 2009; Petrovic <i>et al.</i> , 2009; Sonibare <i>et al.</i> , 2009; Hanamantagouda <i>et al.</i> , 2010). Antibacterial (Tabanca <i>et al.</i> , 2001; Gonzaga <i>et al.</i> , 2003; Lago <i>et al.</i> , 2004; Oyedeji y Afolayan, 2005; Rondon <i>et al.</i> , 2005; Alishahi-Noorani <i>et al.</i> , 2006; Meccia <i>et al.</i> , 2007; Ozek <i>et al.</i> , 2007; Boehme <i>et al.</i> , 2008; Esmaceli <i>et al.</i> , 2008; Rojas <i>et al.</i> , 2008; Costa <i>et al.</i> , 2009b; Juliao <i>et al.</i> , 2009; Magina <i>et al.</i> , 2009; Meccia <i>et al.</i> , 2009; Rodrigues <i>et al.</i> , 2009; Shafaghat <i>et al.</i> , 2009; Maia <i>et al.</i> , 2010). Antifúngico (Silva <i>et al.</i> , 2007; Fontenelle <i>et al.</i> , 2008; Alan <i>et al.</i> , 2010; Marongiu <i>et al.</i> , 2010). Repelente (Szafranek <i>et al.</i> , 2005). Larvicida (Albuquerque <i>et al.</i> , 2004; Santos <i>et al.</i> , 2006; Ribeiro <i>et al.</i> , 2008). Insecticida (Araujo <i>et al.</i> , 2003). Fitotóxico (Kobaisy <i>et al.</i> , 2002). Citotóxico (Sylvestre <i>et al.</i> , 2007; Boehme <i>et al.</i> , 2008; Sulsen <i>et al.</i> , 2008; Costa <i>et al.</i> , 2009a; Palazzo <i>et al.</i> , 2009a; 2009b; Peres <i>et al.</i> , 2009). Genotóxico (Peres <i>et al.</i> , 2009). Antioxidante (Kifle <i>et al.</i> , 2007; Souza <i>et al.</i> , 2007; Kawaree <i>et al.</i> , 2008; Gourine <i>et al.</i> , 2009; 2010). Antiinflamatorio y gastroprotección (Esteves <i>et al.</i> , 2005). Anticonvulsivo (Sayyah <i>et al.</i> , 2004). |
| β -bisaboleno | Bactericida y fungicida (Bakshu y Raju, 2002; Govinden-Soulange <i>et al.</i> , 2004; Singh <i>et al.</i> , 2004a; Stoyanova <i>et al.</i> , 2006; Halijah Ibrahim <i>et al.</i> , 2009). Antibacterial (Bougatsos <i>et al.</i> , 2003; Hernyez <i>et al.</i> , 2005; Mayachiew y Devahastin, 2008; Kurade <i>et al.</i> , 2010). Antifúngico (Ricci <i>et al.</i> , 2005). Atrayente y en altas concentraciones es repelente (Klochkov <i>et al.</i> , 1989). Alelopático (Kong <i>et al.</i> , 2004). Antioxidante (Ricci <i>et al.</i> , 2005; Mayachiew y Devahastin, 2008). |
| α -bisabolol | Bactericida y fungicida (Simionatto <i>et al.</i> , 2007; Sobhy y El-Feky, 2007; Popovic <i>et al.</i> , 2010; Vila <i>et al.</i> , 2010). Antibacterial (Chen <i>et al.</i> , 2002; Hernyez <i>et al.</i> , 2005; Costa <i>et al.</i> , 2007; Owlia <i>et al.</i> , 2007; Albay <i>et al.</i> , 2009; Kurade <i>et al.</i> , 2010). Antifúngico (Szalontai <i>et al.</i> , 1976; Tabanca <i>et al.</i> , 2007). Larvicida (Costa <i>et al.</i> , 2004). Insecticida (Yrade <i>et al.</i> , 2004). Alelopático (Riffle <i>et al.</i> , 1990). Antioxidante (Kamatou <i>et al.</i> , 2005; Costa <i>et al.</i> , 2007; Owlia <i>et al.</i> , 2007; Simionatto <i>et al.</i> , 2007; Dehpour <i>et al.</i> , 2009). Citotóxico (Kamatou <i>et al.</i> , 2005; Cavalieri <i>et al.</i> , 2009; Morales-Yuste <i>et al.</i> , 2010; Tariku <i>et al.</i> , 2010). Antiinflamatorio (Jalil <i>et al.</i> , 2003; Kamatou <i>et al.</i> , 2005). Gastroprotección (Bezerra <i>et al.</i> , 2009; Rocha <i>et al.</i> , 2010). Reduce excitabilidad neuronal (Alves <i>et al.</i> , 2010). |
| β -bourboneno | Bactericida y fungicida (Bougatsos <i>et al.</i> , 2004; Vagionas <i>et al.</i> , 2007b). Antibacterial (Jovanovic <i>et al.</i> , 2005). |
| bulnesol | Bactericida y fungicida (Demetzos <i>et al.</i> , 1997). Antibacterial (John <i>et al.</i> , 2008c). |
| α -cadineno | Bactericida y fungicida (Demetzos <i>et al.</i> , 1997). |
| δ -cadineno | Bactericida y fungicida (Fournier <i>et al.</i> , 1994; Demetzos <i>et al.</i> , 1997; Melliou <i>et al.</i> , 2007; Medini <i>et al.</i> , 2008). Antibacterial (Mananjrasoa <i>et al.</i> , 1998; Ramanyraibe <i>et al.</i> , 2000; Vila <i>et al.</i> , 2004; Silva <i>et al.</i> , 2005; Ozturk y Ercisli, 2006; Cumico <i>et al.</i> , 2007; Rojas <i>et al.</i> , 2008; Palazzo <i>et al.</i> , 2009b). Antifúngico (Cakir <i>et al.</i> , 2005). Alelopático (Riffle <i>et al.</i> , 1990). Larvicida (Santos <i>et al.</i> , 2006). Citotóxico (Palazzo <i>et al.</i> , 2009a, 2009b). Antiplasmodial (Boyom <i>et al.</i> , 2003). |

Continuación de la tabla 7.

| | |
|------------------------|--|
| γ -cadineno | Bactericida y fungicida (Kalodera <i>et al.</i> , 1997; Juliani, Jr. <i>et al.</i> , 2002; Dehghan <i>et al.</i> , 2007). Antibacterial (Joshi <i>et al.</i> , 2009; Shafaghat y Oji, 2010). Antiinflamatorio (Lenfeld <i>et al.</i> , 1986). Antiplasmodial (Boyom <i>et al.</i> , 2003). |
| α -cadinol | Bactericida y fungicida (El-Shazly y Hussein, 2004; Stefanello <i>et al.</i> , 2008). Antibacterial (Mananjarasoa <i>et al.</i> , 1998; Skaltsa <i>et al.</i> , 1999; Ramanyraibe <i>et al.</i> , 2000; Vila <i>et al.</i> , 2004; John <i>et al.</i> , 2008a; Cuca <i>et al.</i> , 2009). Antifúngico (Chang <i>et al.</i> , 1998). Larvicida (Costa <i>et al.</i> , 2004). Termicida (Kinjo <i>et al.</i> , 1988; McDaniel, 1989). Antiplasmodial (Boyom <i>et al.</i> , 2003). |
| τ -cadinol | Antibacterial (Claeson <i>et al.</i> , 1992; Magina <i>et al.</i> , 2009). Termicidal (McDaniel, 1989). |
| (E)-cariofileno | Bactericida y fungicida (Juliani, Jr. <i>et al.</i> , 2002; Medina <i>et al.</i> , 2005; Radusiene <i>et al.</i> , 2007; Medini <i>et al.</i> , 2008; El-Massry <i>et al.</i> , 2009; Juliao <i>et al.</i> , 2009; Petrovic <i>et al.</i> , 2009). Antibacterial (Skaltsa <i>et al.</i> , 1999; Tzakou y Skaltsa, 2003; Costa <i>et al.</i> , 2008; Maggi <i>et al.</i> , 2009; Maia <i>et al.</i> , 2010; Rooks <i>et al.</i> , 2010). Antifúngico (Oliva <i>et al.</i> , 2005; Fontenelle <i>et al.</i> , 2007). Larvicida (Santos <i>et al.</i> , 2006). Insecticida (Yrade <i>et al.</i> , 2004; Ngamo <i>et al.</i> , 2007). Atrayente (Nehme <i>et al.</i> , 2009; Anfora <i>et al.</i> , 2009) Atrayente de localización de hospedero (Webster <i>et al.</i> , 2008). Repelente (Gruber <i>et al.</i> , 2009). Genotóxico (Peres <i>et al.</i> , 2009). Citotóxico (Agius <i>et al.</i> , 2007; Sulsen <i>et al.</i> , 2008; Costa <i>et al.</i> , 2009a; Palazzo <i>et al.</i> , 2009a, 2009b; Peres <i>et al.</i> , 2009). Antioxidante (Jayaprakasha <i>et al.</i> , 2003; El-Massry <i>et al.</i> , 2009; Blanco-Salas <i>et al.</i> , 2010). |
| α -cariofileno | Bactericida y fungicida (Al-Taweel <i>et al.</i> , 2004; Sonibare <i>et al.</i> , 2009). Antifúngico y antioxidante (Ricci <i>et al.</i> , 2005). Bacteriostático y estimula el crecimiento del hongo (Gao <i>et al.</i> , 2005). Atrayente (Flint <i>et al.</i> , 1979). |
| β -cariofileno | Bactericida y fungicida (Chalchat <i>et al.</i> , 1997; Kalodera <i>et al.</i> , 1997; Swiader y Krzyzanowska, 1997; Magiatis <i>et al.</i> , 1999; Cobos <i>et al.</i> , 2001; Costantin <i>et al.</i> , 2001; Flach <i>et al.</i> , 2002; Juteau <i>et al.</i> , 2002; Al-Taweel <i>et al.</i> , 2004; Bougatsos <i>et al.</i> , 2004; Singh <i>et al.</i> , 2004a; Skoibusic y Bezic, 2004; Al-Burtamani <i>et al.</i> , 2005; Bezic <i>et al.</i> , 2005; Singh <i>et al.</i> , 2006; Al-Howiriny, 2007; Dehghan <i>et al.</i> , 2007; Sobhy y El-Feky, 2007; Vagionas <i>et al.</i> , 2007a; Wang <i>et al.</i> , 2007; Stefanello <i>et al.</i> , 2008; Halijah Ibrahim <i>et al.</i> , 2009; Sonibare <i>et al.</i> , 2009). Antibacterial (Tabanca <i>et al.</i> , 2001; Chen <i>et al.</i> , 2002; Bougatsos <i>et al.</i> , 2003; Iraj y Mirmostafa, 2003; Lago <i>et al.</i> , 2004; Cha <i>et al.</i> , 2005a, 2005b; Jovanovic <i>et al.</i> , 2005; Oyedeji y Afolayan, 2005; Alishahi-Noorani <i>et al.</i> , 2006; Cunico <i>et al.</i> , 2007; Meccia <i>et al.</i> , 2007; Boehme <i>et al.</i> , 2008; Diaz <i>et al.</i> , 2008; Esmaeili <i>et al.</i> , 2008; John <i>et al.</i> , 2008b; Khokra <i>et al.</i> , 2008; Mayachiew y Devahastin, 2008; Rojas <i>et al.</i> , 2008; Costa <i>et al.</i> , 2009b; Magina <i>et al.</i> , 2009; Meccia <i>et al.</i> , 2009; Rodrigues <i>et al.</i> , 2009; Kurade <i>et al.</i> , 2010). Antifúngico (Singh <i>et al.</i> , 2000; Alan <i>et al.</i> , 2010). Larvicida (Albuquerque <i>et al.</i> , 2004). Repelente (Szafrank <i>et al.</i> , 2005). Atrayente (Flint <i>et al.</i> , 1979; Ndiege <i>et al.</i> , 1991; Maeda <i>et al.</i> , 1998; Jonsson y Yerson, 1999; Pow <i>et al.</i> , 1999; Weissbecker <i>et al.</i> , 1999; Asaro <i>et al.</i> , 2004). Estimulante de la oviposición (Jallow <i>et al.</i> , 1999). Anticarcinogénico (Zheng <i>et al.</i> , 1992; Boehme <i>et al.</i> , 2008). Antialérgico (Tanaka <i>et al.</i> , 1996). Insecticida (Muroi y Kubo, 1993; Araujo <i>et al.</i> , 2003). Antioxidante (Juteau <i>et al.</i> , 2002; El-Ghorab <i>et al.</i> , 2003; Kamatou <i>et al.</i> , 2005; Singh <i>et al.</i> , 2006; Souza <i>et al.</i> , 2007; Mayachiew y Devahastin, 2008). Alelopático (Kong <i>et al.</i> , 2004). Antiinflamatorio (Kamatou <i>et al.</i> , 2005; Apel <i>et al.</i> , 2010). Citotóxico (Kamatou <i>et al.</i> , 2005; Costa <i>et al.</i> , 2009b). |
| óxido de cariofileno | Bactericida y fungicida (Bougatsos <i>et al.</i> , 2004; Farag <i>et al.</i> , 2004; Khalighi-Sigaroodi <i>et al.</i> , 2005; Dehghan <i>et al.</i> , 2007; Bail <i>et al.</i> , 2008; Stefanello <i>et al.</i> , 2008; Sonibare <i>et al.</i> , 2009; Hanamanthagouda <i>et al.</i> , 2010). Antibacterial (Skaltsa <i>et al.</i> , 1999; Tzakou y Skaltsa, 2003; Jovanovic <i>et al.</i> , 2005; Alishahi-Noorani <i>et al.</i> , 2006; Ozturk y Ercisli, 2006; Cunico <i>et al.</i> , 2007; Rameshkumar <i>et al.</i> , 2007; Costa <i>et al.</i> , 2008; John <i>et al.</i> , 2008a, 2008b; Maggi <i>et al.</i> , 2009; Rodrigues <i>et al.</i> , 2009). Antifúngico (Singh <i>et al.</i> , 2000; El-Ghorab <i>et al.</i> , 2003; Kordali <i>et al.</i> , 2005a; Guan <i>et al.</i> , 2006; Alan <i>et al.</i> , 2010). Antiplasmodial (Boyom <i>et al.</i> , 2003). Citotóxico (Zheng <i>et al.</i> , 1992; Sulsen <i>et al.</i> , 2008). Antioxidante (Kordali <i>et al.</i> , 2005a). |
| carissona | Antifúngico (Maatooq <i>et al.</i> , 1996). |
| α -copaeno | Bactericida y fungicida (Demetzos <i>et al.</i> , 1997; Singh <i>et al.</i> , 2004a; Costa <i>et al.</i> , 2009a). Antibacterial (Vila <i>et al.</i> , 2002; Diaz <i>et al.</i> , 2008). Alelopático (Eom <i>et al.</i> , 2006). Larvicida (Senthilkumar <i>et al.</i> , 2008). Atrayente (Ndiege <i>et al.</i> , 1991; Robacker <i>et al.</i> , 1992; Maeda <i>et al.</i> , 1998). Promueve el encuentro del macho y la hembra (Nishida <i>et al.</i> , 1987; Ortu, 1995). Citotóxico (Costa <i>et al.</i> , 2009a; Palazzo <i>et al.</i> , 2009a). Antiplasmodial (Boyom <i>et al.</i> , 2003). |
| β -copaeno | Bactericida y fungicida (Moustafa, 2007). Atrayente (Flath <i>et al.</i> , 1994). |
| α -cubebeno | Bactericida y fungicida (Fournier <i>et al.</i> , 1994; Demetzos <i>et al.</i> , 1997). Atrayente (Peacock y Cuthbert, 1975; Pearce <i>et al.</i> , 1975; Vite <i>et al.</i> , 1976; Blight <i>et al.</i> , 1978; Minks y Deventer, 1978; Kennedy, 1979; Peacock <i>et al.</i> , 1984; Boutz <i>et al.</i> , 1985; Ndiege <i>et al.</i> , 1991; Robacker <i>et al.</i> , 1992). |
| β -cubebeno | Bactericida y fungicida (Skoibusic y Bezic, 2004; Bezic <i>et al.</i> , 2005). Repelente (Mwangi <i>et al.</i> , 1992; Saggat <i>et al.</i> , 1997). Larvicida (Mwangi <i>et al.</i> , 1992; Saggat <i>et al.</i> , 1997; Chung <i>et al.</i> , 2009). |
| cubenol | Bactericida y fungicida (Fournier <i>et al.</i> , 1994; Medini <i>et al.</i> , 2008). Antibacterial (Chalabian <i>et al.</i> , 2006). Antifúngico y antioxidante (Kordali <i>et al.</i> , 2005a). Atrayente (Lago <i>et al.</i> , 2006). |
| 1- <i>epi</i> -cubenol | Bactericida y fungicida (Stefanello <i>et al.</i> , 2008). Atrayente (Lago <i>et al.</i> , 2006). |
| α -curcumeno | Bactericida y fungicida (Govinden-Soulange <i>et al.</i> , 2004). Atrayente (McBrien <i>et al.</i> , 2002). |

Continuación de la tabla 7.

| | |
|-------------------------------|---|
| β -elemeno | Bactericida y fungicida (Halijah Ibrahim <i>et al.</i> , 2009; Moreno <i>et al.</i> , 2009). Antibacterial (Ramanyaibe <i>et al.</i> , 2000; Boehme <i>et al.</i> , 2008; Juliao <i>et al.</i> , 2009; Rodrigues <i>et al.</i> , 2009). Citotóxico (Boehme <i>et al.</i> , 2008; Juliao <i>et al.</i> , 2009). Antioxidante (Kawaree <i>et al.</i> , 2008). |
| δ -elemeno | Bactericida y fungicida (Govinden-Soulange <i>et al.</i> , 2004; Moreno <i>et al.</i> , 2009). |
| elemol | Bactericida y fungicida (Fournier <i>et al.</i> , 1994; Bakshu y Raju, 2002). Antibacterial (John <i>et al.</i> , 2008c). Larvicida (Feitosa <i>et al.</i> , 2007). Insecticida (Ngamo <i>et al.</i> , 2007). |
| espatulenol | Bactericida y fungicida (Cobos <i>et al.</i> , 2001; El-Sawi, 2003; Chinou <i>et al.</i> , 2004; Sahin <i>et al.</i> , 2004; Bezic <i>et al.</i> , 2005; Khalighi-Sigaroodi <i>et al.</i> , 2005; Hernyez <i>et al.</i> , 2007; Moustafa, 2007; Wang <i>et al.</i> , 2006, 2007; Vagionas <i>et al.</i> , 2007b; Moreno <i>et al.</i> , 2009). Antibacterial (Vila <i>et al.</i> , 2002; Tzakou y Skaltsa, 2003; Vila <i>et al.</i> , 2004; Ozturk y Ercisli, 2006; Albay <i>et al.</i> , 2009; Cuca <i>et al.</i> , 2009; Cunico <i>et al.</i> , 2007; Ozek <i>et al.</i> , 2007; Simionatto <i>et al.</i> , 2008; Magina <i>et al.</i> , 2009). Antifúngico (Singh <i>et al.</i> , 2000; Cakir <i>et al.</i> , 2005; Kordali <i>et al.</i> , 2005a; Oliva <i>et al.</i> , 2005; Guan <i>et al.</i> , 2006; Fontenelle <i>et al.</i> , 2008; Alan <i>et al.</i> , 2010; Marongiu <i>et al.</i> , 2010). Larvicida (Feitosa <i>et al.</i> , 2007). Insecticida (Digilio <i>et al.</i> , 1995; Feo <i>et al.</i> , 1996; Singh <i>et al.</i> , 2002). Fitotóxico (Kobaisy <i>et al.</i> , 2002). Citotóxico (Pacciaroni <i>et al.</i> , 2000; Feo <i>et al.</i> , 2005). Antiplasmodial (Boyom <i>et al.</i> , 2003). Antiinflamatorio (Esteves <i>et al.</i> , 2005; Apel <i>et al.</i> , 2010). Antioxidante (El-Massry <i>et al.</i> , 2002; Sahin <i>et al.</i> , 2004; Kordali <i>et al.</i> , 2005a; Gourine <i>et al.</i> , 2009; 2010). Gastroprotección (Esteves <i>et al.</i> , 2005). |
| eudesmol | Feromona de alarma para termitas (Perez <i>et al.</i> , 1999). |
| γ -eudesmol | Bactericida y fungicida (Costa <i>et al.</i> , 2008). Antibacterial (Diaz <i>et al.</i> , 2008). Repelente de termita (Watanabe <i>et al.</i> , 2005). |
| α -farneseno | Bactericida y fungicida (Prudent <i>et al.</i> , 1995; Kazarinova <i>et al.</i> , 2002; Govinden-Soulange <i>et al.</i> , 2004). Repelente (Hern y Dorn, 1999). Atrayente (Blum, 1972; Pare y Tumlinson, 1997; Maeda <i>et al.</i> , 1998; Hern y Dorn, 1999; Jonsson y Yerson, 1999; Pow <i>et al.</i> , 1999). Estimula la oviposición (Wearing y Hutchins, 1973). |
| β -farneseno | Antibacterial (Cha <i>et al.</i> , 2005a). Atrayente (Turlings <i>et al.</i> , 1991; Pare y Tumlinson, 1997; Du <i>et al.</i> , 1998; Rose <i>et al.</i> , 1998; Pow <i>et al.</i> , 1999). Componente de feromona de alarma de áfidos (Pickett y Griffiths, 1980). Repelente (Saggar <i>et al.</i> , 1997). Alelopático (Kong <i>et al.</i> , 2004). |
| farnesol | Antifúngico (Singh <i>et al.</i> , 2000). Anticancerígeno (He <i>et al.</i> , 1997). |
| germacreno B | Bactericida y fungicida (Gundidza <i>et al.</i> , 1994; Flach <i>et al.</i> , 2002; Singh <i>et al.</i> , 2006). Antibacterial (Oyedeki y Afolayan, 2005). Alelopático (Eom <i>et al.</i> , 2006). Fitotóxico (Kobaisy <i>et al.</i> , 2002). Antioxidante (Singh <i>et al.</i> , 2006). Antiinflamatorio y gastroprotección (Esteves <i>et al.</i> , 2005). |
| germacreno D | Bactericida y fungicida (Gundidza <i>et al.</i> , 1994; Chalchat <i>et al.</i> , 1997; Magiatis <i>et al.</i> , 1999; Juliani, Jr. <i>et al.</i> , 2002; Juteau <i>et al.</i> , 2002; Kazarinova <i>et al.</i> , 2002; Angioni <i>et al.</i> , 2003; Sahin <i>et al.</i> , 2004; Kifle <i>et al.</i> , 2007; Moustafa, 2007; Salehi <i>et al.</i> , 2007; Vagionas <i>et al.</i> , 2007a; Medini <i>et al.</i> , 2008; Afolayan y Ashafa, 2009; Moreno <i>et al.</i> , 2009; Petrovic <i>et al.</i> , 2009). Antibacterial (Tabanca <i>et al.</i> , 2001; Gonzaga <i>et al.</i> , 2003; Jovanovic <i>et al.</i> , 2005; Rondon <i>et al.</i> , 2005; Alishahi-Noorani <i>et al.</i> , 2006; Sourmaghi <i>et al.</i> , 2006; Ozek <i>et al.</i> , 2007; Boehme <i>et al.</i> , 2008; Esmaeili <i>et al.</i> , 2008; Khokra <i>et al.</i> , 2008; Rojas <i>et al.</i> , 2008; Costa <i>et al.</i> , 2009b; Juliao <i>et al.</i> , 2009; Maggi <i>et al.</i> , 2009; Meccia <i>et al.</i> , 2009; Palazzo <i>et al.</i> , 2009b; Rodrigues <i>et al.</i> , 2009; Shafaghath <i>et al.</i> , 2009; Kurade <i>et al.</i> , 2010; Maia <i>et al.</i> , 2010; Rooks <i>et al.</i> , 2010). Antifúngico (Oliva <i>et al.</i> , 2005; Alan <i>et al.</i> , 2010). Repelente (Szafrank <i>et al.</i> , 2005). Atrayente (Maeda <i>et al.</i> , 1998; Manjunatha <i>et al.</i> , 1998; Kleinhentz <i>et al.</i> , 1999; Pow <i>et al.</i> , 1999; Esteves <i>et al.</i> , 2005). Alelopático (Eom <i>et al.</i> , 2006). Larvicida (Santos <i>et al.</i> , 2006). Disminuye el efecto de los atrayentes (Yamasaki <i>et al.</i> , 1997). Antioxidante (Juteau <i>et al.</i> , 2002; Sahin <i>et al.</i> , 2004; Kifle <i>et al.</i> , 2007; Souza <i>et al.</i> , 2007; Kawaree <i>et al.</i> , 2008). Citotóxico (Boehme <i>et al.</i> , 2008; Sulsen <i>et al.</i> , 2008; Costa <i>et al.</i> , 2009b; Palazzo <i>et al.</i> , 2009a, 2009b). Antiinflamatorio y gastroprotección (Esteves <i>et al.</i> , 2005). |
| globulol | Bactericida y fungicida (Stefanello <i>et al.</i> , 2008). Larvicida (Feitosa <i>et al.</i> , 2007). Fitotóxico (Kobaisy <i>et al.</i> , 2002). Antiinflamatorio y gastroprotección (Esteves <i>et al.</i> , 2005). |
| <i>cis</i> - β -guaiano | Antibacterial (Simionatto <i>et al.</i> , 2008). |
| guaiol | Bactericida y fungicida (Al-Howiriny, 2007; Melliou <i>et al.</i> , 2007; Simionatto <i>et al.</i> , 2007). Antibacterial (Cuca <i>et al.</i> , 2009). Repelente de termita (Watanabe <i>et al.</i> , 2005). Antioxidante (Simionatto <i>et al.</i> , 2007). Antiinflamatorio (Apel <i>et al.</i> , 2010). |
| α -gurjuneno | Bactericida y fungicida (Fournier <i>et al.</i> , 1994; Flach <i>et al.</i> , 2002). Antibacterial (Meccia <i>et al.</i> , 2007; Simionatto <i>et al.</i> , 2008; Joshi <i>et al.</i> , 2009). Larvicida (Ribeiro <i>et al.</i> , 2008). |
| β -himachaleno | Antiinflamatorio (Lenfeld <i>et al.</i> , 1986). |
| α -humuleno | Bactericida y fungicida (Kofinas <i>et al.</i> , 1993; Swiader y Krzyzanowska, 1997; Radusiene <i>et al.</i> , 2007). Antibacterial (Bougatsos <i>et al.</i> , 2003; Oyedeki y Afolayan, 2005; Ozek <i>et al.</i> , 2007; Juliao <i>et al.</i> , 2009; Kurade <i>et al.</i> , 2010; Maia <i>et al.</i> , 2010). Larvicida (Albuquerque <i>et al.</i> , 2004). Atrayente (Ndiege <i>et al.</i> , 1991; Maeda <i>et al.</i> , 1998; Jonsson y Yerson, 1999). Disuasivo al masticar (Thorsell <i>et al.</i> , 1989). Insecticida (Ngamo <i>et al.</i> , 2007). Anticarcinogénico (Zheng <i>et al.</i> , 1992). Antialérgico (Tanaka <i>et al.</i> , 1996). Citotóxico (Thubthimthed <i>et al.</i> , 2005; Agius <i>et al.</i> , 2007; Peres <i>et al.</i> , 2009). Genotóxico (Peres <i>et al.</i> , 2009). Repelente (Suga <i>et al.</i> , 1993; Szafrank <i>et al.</i> , 2005). Estimulante de la oviposición (Jallow <i>et al.</i> , 1999). Antioxidante (Esteves <i>et al.</i> , 2005). Gastroprotección (Esteves <i>et al.</i> , 2005). |

Continuación de la tabla 7.

| | |
|-------------------------------|--|
| α -muuroloeno | Bactericida y fungicida (Melliou <i>et al.</i> , 2007). |
| γ -muuroloeno | Bactericida y fungicida (Fournier <i>et al.</i> , 1994). Antibacterial (Simionatto <i>et al.</i> , 2008; Joshi <i>et al.</i> , 2009). Antifúngico (Cakir <i>et al.</i> , 2005). Larvicida (Albuquerque <i>et al.</i> , 2004). |
| α -muurolol | Antibacterial (Mananjrasoa <i>et al.</i> , 1998; Skaltsa <i>et al.</i> , 1999; John <i>et al.</i> , 2008a; Joshi <i>et al.</i> , 2009). Antifúngico (Wang <i>et al.</i> , 2005). |
| τ -muurolol | Atrayente (Lago <i>et al.</i> , 2006). Termicidal (Kinjo <i>et al.</i> , 1988; McDaniel, 1989). |
| (E)-nerolidol | Antibacterial (Silva <i>et al.</i> , 2005; Cunico <i>et al.</i> , 2007; Khokra <i>et al.</i> , 2008). Ovicidal (Laurent <i>et al.</i> , 1997). Atrayente (Burger <i>et al.</i> , 1983; Turlings <i>et al.</i> , 1991; Huber <i>et al.</i> , 2000). Atrayente de la localización del hospedero (Fraser <i>et al.</i> , 2003). Insecticida (Laurent <i>et al.</i> , 1997; Chantraine <i>et al.</i> , 1998). Citotóxico (Peres <i>et al.</i> , 2009; Tariku <i>et al.</i> , 2010). Genotóxico (Peres <i>et al.</i> , 2009). |
| patchouli alcohol | Bactericida y fungicida (Yang <i>et al.</i> , 1996; El-Shazly y Hussein, 2004). Antiemético (Yang <i>et al.</i> , 1999). |
| α -selineno | Antibacterial (Huang y Liu, 2004; Diaz <i>et al.</i> , 2008; Khokra <i>et al.</i> , 2008). Antifúngico (Cakir <i>et al.</i> , 2005). |
| β -selineno | Bactericida y fungicida (Demetzos <i>et al.</i> , 1997; Juteau <i>et al.</i> , 2002; Bruni <i>et al.</i> , 2004; Singh <i>et al.</i> , 2006). Antibacterial (Brum <i>et al.</i> , 1997; Huang y Liu, 2004; Rameshkumar <i>et al.</i> , 2007; Diaz <i>et al.</i> , 2008; John <i>et al.</i> , 2008b; Khokra <i>et al.</i> , 2008; Mayachiew y Devahastin, 2008). Larvicida (Momin <i>et al.</i> , 2000; Chung <i>et al.</i> , 2009). Insecticida (Asawalam <i>et al.</i> , 2008). Repelente (Asawalam <i>et al.</i> , 2008; Tuetun <i>et al.</i> , 2008). Atrayente de la localización del hospedero (Weissbecker <i>et al.</i> , 1999). Antioxidante (Juteau <i>et al.</i> , 2002; Singh <i>et al.</i> , 2006; Mayachiew y Devahastin, 2008; Kapoor <i>et al.</i> , 2010). Antiparasitario (Saleh <i>et al.</i> , 1985). |
| γ -selineno | Repelente (Tuetun <i>et al.</i> , 2008). |
| sesquifelandreno | Antifúngico y antioxidante (Ricci <i>et al.</i> , 2005). |
| β -sesquifelandreno | Bactericida y fungicida (Stoyanova <i>et al.</i> , 2006; Halijah Ibrahim <i>et al.</i> , 2009). Antifúngico (Ricci <i>et al.</i> , 2005). Atrayente (McBrien <i>et al.</i> , 2002). Alelopático (Eom <i>et al.</i> , 2006). Antialimentario (Ray <i>et al.</i> , 2008). Insecticida (Owolabi <i>et al.</i> , 2009). Antioxidante (Ricci <i>et al.</i> , 2005). |
| valenceno | Antibacterial (Quintero <i>et al.</i> , 2003; Alishahi-Noorani <i>et al.</i> , 2006; Khokra <i>et al.</i> , 2008; Juliao <i>et al.</i> , 2009; Costa <i>et al.</i> , 2009b). Citotóxico (Costa <i>et al.</i> , 2009b). |
| α -zingibereno | Bactericida y fungicida (Stoyanova <i>et al.</i> , 2006). Antibacterial (Kurade <i>et al.</i> , 2010). Atrayente (McBrien <i>et al.</i> , 2002). Larvicida (Chung <i>et al.</i> , 2009). Insecticida (Owolabi <i>et al.</i> , 2009). |
| Diterpenos | |
| anhidrocinnzeilanona | Antialimentario (Fraga <i>et al.</i> , 2001). |
| anhidrocinnzeilanina | Antialimentario (Fraga <i>et al.</i> , 2001). |
| cinnzeilanol | Antialimentario (González-Coloma <i>et al.</i> , 1996). Insecticida (González-Coloma <i>et al.</i> , 1992). Tóxico en ratones (González-Coloma <i>et al.</i> , 1990). |
| cinnzeilanona | Antialimentario (González-Coloma <i>et al.</i> , 1996, 1999). |
| epi-cinnzeilanol | Antialimentario (González-Coloma <i>et al.</i> , 1996, 1999). |
| cinnzeilanina | Antialimentario (González-Coloma <i>et al.</i> , 1999). |
| fitol | Bactericida y fungicida (El-Sawi, 2003; Bail <i>et al.</i> , 2008; Sonibare <i>et al.</i> , 2009). Alelopático (Hemyez-Terrones <i>et al.</i> , 2007). |
| garajonono | Antialimentario (Fraga <i>et al.</i> , 2001). |
| indicol | Antialimentario (Fraga <i>et al.</i> , 1997). |
| perseanol | Antialimentario (Fraga <i>et al.</i> , 1997). |
| rianodol | Antialimentario (González-Coloma <i>et al.</i> , 1996). Insecticida (González-Coloma <i>et al.</i> , 1992, 1993). Tóxico en ratones (González-Coloma <i>et al.</i> , 1990). |
| vignaticol | Antialimentario (Fraga <i>et al.</i> , 1997). |
| Triterpenos | |
| β -sitosterol | Antibacterial y antifúngico (Khaliq-uz-Zaman <i>et al.</i> , 1998). Antibacterial (Renuka <i>et al.</i> , 1998). Antifúngico (Aderiye <i>et al.</i> , 1996; Renuka <i>et al.</i> , 1998). Antiviral (Kim <i>et al.</i> , 1998; Renuka <i>et al.</i> , 1998). Antitumoral y antitripanosomal (Ulubelen <i>et al.</i> , 1999; Duarte <i>et al.</i> , 2000). Antifertilidad en hembras hamsters (Lakshmi y Keshri, 1998). Antiinflamatorio (Gómez <i>et al.</i> , 1999; Sarg <i>et al.</i> , 1999). |
| β -sitosteril glucosido | Antitumoral y antitripanosomal (Duarte <i>et al.</i> , 2000). Antifertilidad en hembras hamsters (Lakshmi y Keshri, 1998). |
| estigmasterol | Antibacterial y antifúngico (Khaliq-uz-Zaman <i>et al.</i> , 1998). Antibacterial (Cortez <i>et al.</i> , 1998). Antifúngico (Ragasa <i>et al.</i> , 1997). Antialimentario (Tyon <i>et al.</i> , 1998). Disuasivo de la alimentación (Behmer y Elias, 1999). Antioxidante (Kapoor <i>et al.</i> , 2010). Antiinflamatorio (Gómez <i>et al.</i> , 1999; Sarg <i>et al.</i> , 1999). Citotóxico (Anis <i>et al.</i> , 1999). Antimutagénico (Ragasa <i>et al.</i> , 1997). Antihepatotóxico (Yang <i>et al.</i> , 1986). |

Continuación de la tabla 7.

| | |
|-------------------------|--|
| Estigmasteril glucosido | Antihepatotóxico (Yang <i>et al.</i> , 1986). |
| Aromáticos | |
| anetol | Bactericida y fungicida (Mamta <i>et al.</i> , 1994; Cetin <i>et al.</i> , 2010). Antifúngico (Hitokoto <i>et al.</i> , 1980; Morozumi <i>et al.</i> , 1989; Fontenelle <i>et al.</i> , 2008). Repelente (Tunc y Erler, 2003). Insecticida (Chantraine <i>et al.</i> , 1998; Erler y Tunc, 2005). |
| (E)-anetol | Bactericida y fungicida (Tepe <i>et al.</i> , 2006; Liu <i>et al.</i> , 2009). Antibacterial (Gende <i>et al.</i> , 2009). Antifúngico (Caccioni y Guizzardi, 1994; Zygadlo <i>et al.</i> , 1994). Larvicida (Santos <i>et al.</i> , 2007). Insecticida (Miyazawa <i>et al.</i> , 1993; Laurent <i>et al.</i> , 1997; Kim y Ahn, 2001; Chang y Ahn, 2002; Lopez <i>et al.</i> , 2008; Silva <i>et al.</i> , 2008). Antiparasitario (Jo, 2009). Antioxidante (Tepe <i>et al.</i> , 2006). Antiinflamatorio (Ozbek, 2005). |
| bencil-alcohol | Bactericida y fungicida (Vidyasagar <i>et al.</i> , 1997). Atrayente (Huber <i>et al.</i> , 2000). Atrayente de la localización del hospedero (Fraser <i>et al.</i> , 2003). Antialimentario (Reichardt <i>et al.</i> , 1990). |
| estragol | Antifúngico (Caccioni <i>et al.</i> , 1997; Fontenelle <i>et al.</i> , 2008). Larvicida (Senthilkumar <i>et al.</i> , 2008). Insecticida (Kim y Ahn, 2001; Lopez <i>et al.</i> , 2008). Genotóxico (Zani <i>et al.</i> , 1991). |
| Alcaloides | |
| dl-cocclaurina | Inhibe agregación plaquetaria (Chen <i>et al.</i> , 1996). |
| isoboldina | Bactericida y fungicida (Paulo <i>et al.</i> , 1992). Antitumoral (Moreno <i>et al.</i> , 1993). |
| Fenoles | |
| ácido cafeico | Bactericida y fungicida (Aziz <i>et al.</i> , 1998; El-Massry <i>et al.</i> , 2009). Antifúngico (Kowalczyk y Krzyzanowska, 1999; Reddy y Rao, 1999). Favorece el crecimiento de la planta (Reddy y Rao, 1999). Antioxidante (El-Massry <i>et al.</i> , 2009). |
| ácido cis-clorogénico | Antifúngico (Kowalczyk y Krzyzanowska, 1999; Reddy <i>et al.</i> , 1999). Antiviral (De Almeida <i>et al.</i> , 1998). Antitumoral y antitripanosomal (Duarte <i>et al.</i> , 2000). |
| ácido trans-clorogénico | Estimulante de la oviposición (Feeny <i>et al.</i> , 1988; Brooks <i>et al.</i> , 1996; Carter <i>et al.</i> , 1998). Antitumoral y antitripanosomal (Duarte <i>et al.</i> , 2000). |
| ácido p-coumarico | Bactericida y fungicida (Aziz <i>et al.</i> , 1998). Antifúngico (Kowalczyk y Krzyzanowska, 1999; Mckeehen <i>et al.</i> , 1999; Reddy <i>et al.</i> , 1999). Alelopático (Wu <i>et al.</i> , 1998; Reigosa <i>et al.</i> , 1999; Chung <i>et al.</i> , 2000). Concentraciones bajas favorece el crecimiento de la planta, concentraciones altas los inhibe (Fries <i>et al.</i> , 1997). Reduce el crecimiento de la planta (Reddy y Rao, 1999). |
| ácido ferúlico | Antifúngico (Mckeehen <i>et al.</i> , 1999; Reddy <i>et al.</i> , 1999). Alelopático (Wu <i>et al.</i> , 1998; Reigosa <i>et al.</i> , 1999; Lehman y Blum, 1999a, 1999b). Favorece el crecimiento de la planta (Reddy y Rao, 1999). Inhibe el crecimiento celular (Kim y Cho, 2000). |
| ácido p-hidroxibenzoico | Bactericida y fungicida (Aziz <i>et al.</i> , 1998). Antifúngico (Kowalczyk y Krzyzanowska, 1999). Alelopático (Wu <i>et al.</i> , 1998; Reigosa <i>et al.</i> , 1999). Concentraciones bajas favorece el crecimiento de la planta y la colonización de micorrizas, altas concentraciones los inhibe (Fries <i>et al.</i> , 1997). |
| carvacrol | Bactericida y fungicida (Prudent <i>et al.</i> , 1995; Charai <i>et al.</i> , 1996; Bezic <i>et al.</i> , 1999; Cosentino <i>et al.</i> , 1999; Vardar-Unlu <i>et al.</i> , 2003; Biavati <i>et al.</i> , 2004; Mirjana <i>et al.</i> , 2004; Goren <i>et al.</i> , 2004; Mirjana y Nada, 2004; Skoibusic y Bezic, 2004; Bezic <i>et al.</i> , 2005). Antibacterial (Iraq y Mirmostafa, 2003; Tzakou y Skaltsa, 2003; Burt, 2004; Rehder <i>et al.</i> , 2004; Burt <i>et al.</i> , 2005; Hernyez <i>et al.</i> , 2005). Antifúngico (Caccioni y Guizzardi, 1994; Rong y Ting, 2000; Pina-Vaz <i>et al.</i> , 2004; Tampieri <i>et al.</i> , 2005; Tabanca <i>et al.</i> , 2007). Anticancerígeno (He <i>et al.</i> , 1997). Insecticida (Ellis y Baxendale, 1997; Singh <i>et al.</i> , 2002; Erler y Tunc, 2005). Repelente (Tunc y Erler, 2003; Park <i>et al.</i> , 2005). Antioxidante (Vardar-Unlu <i>et al.</i> , 2003; Blanco-Salas <i>et al.</i> , 2010). |
| chavicol | Bactericida y fungicida (Aurore <i>et al.</i> , 1998; Halijah Ibrahim <i>et al.</i> , 2009). Fungicida y nematocida (Evans <i>et al.</i> , 1984). Insecticida (Ohigashi y Koshimizu, 1976). |
| metil-chavicol | Bactericida y fungicida (Aurore <i>et al.</i> , 1998; Tepe <i>et al.</i> , 2006; Lopes-Lutz <i>et al.</i> , 2008). Antibacterial (Gangrade <i>et al.</i> , 1989). Atrayente (Werner, 1972a, 1972b). Insecticida (Bhatnagar <i>et al.</i> , 1993). Nematocida (Gokte <i>et al.</i> , 1991). Antioxidante (Tepe <i>et al.</i> , 2006; Lopes-Lutz <i>et al.</i> , 2008). Antiinflamatorio (Moretti <i>et al.</i> , 1997). |
| eugenol | Bactericida y fungicida (Deans y Svoboda, 1988; Mamta <i>et al.</i> , 1994; Aurore <i>et al.</i> , 1998; Zeid, 1998; El-Sawi, 2003). Antibacterial (Gangrade <i>et al.</i> , 1989; Burt 2004). Antifúngico (Hitokoto <i>et al.</i> , 1980; Morozumi <i>et al.</i> , 1989; Rong y Ting, 2000; Dambolena <i>et al.</i> , 2010). Insecticida (Bhatnagar <i>et al.</i> , 1993). Disuasivo al masticar (Thorsell <i>et al.</i> , 1989). Antialimentario (Koschier <i>et al.</i> , 2002). Anticarcinogénico (Zheng <i>et al.</i> , 1992). |
| metil-eugenol | Bactericida y fungicida (Aurore <i>et al.</i> , 1998; Kordali <i>et al.</i> , 2005b; Medina <i>et al.</i> , 2005; Lopes-Lutz <i>et al.</i> , 2008). Antifúngico (Fontenelle <i>et al.</i> , 2008). Atrayente (Deshmukh y Patil, 1996; Patel <i>et al.</i> , 1996; Makhmoo y Singh, 1998; Verghese, 1998). Insecticida (Lopez <i>et al.</i> , 2008; Silva <i>et al.</i> , 2008). Síntesis de feromona sexual (Shelly, 2000). Inhibe la oviposición (Brown <i>et al.</i> , 1998). Antioxidante (Kordali <i>et al.</i> , 2005b; Lopes-Lutz <i>et al.</i> , 2008). Anticonvulsivo (Sayyah <i>et al.</i> , 2004). |
| Furanos | |
| 2-(heptadecil)furano | Tóxico en estadio temprano de larvas y antialimentario (Rodríguez-Saona <i>et al.</i> , 1999; Rodríguez-Saona y Trumble, 1999). |

Continuación de la tabla 7.

| | |
|--|--|
| majoranolido | Moderada citotoxicidad (Ma <i>et al.</i> , 1990). |
| majorenolido | Moderada citotoxicidad y pesticida (Ma <i>et al.</i> , 1989). |
| 2-pentilfurano | Repelente (Bestmann <i>et al.</i> , 1991). |
| 2-(pentadecil)furano | Antialimentario e insecticida (Rodríguez-Saona <i>et al.</i> , 1999; Rodríguez-Saona y Trumble, 1999). |
| perilleno | Bactericida y fungicida (Cetin <i>et al.</i> , 2010) |
| Flavonas | |
| afzelina | Antiviral (De Almeida <i>et al.</i> , 1998). |
| catequina | Antibacterial (Hara, 1999). Antifúngico (Yamamoto <i>et al.</i> , 2000). Antioxidante (Matsusaka <i>et al.</i> , 2003). |
| (-)-epicatequina | Antioxidante (Matsusaka <i>et al.</i> , 2003). |
| favonol glicosido | Antifúngico (Carlton <i>et al.</i> , 1991). Insecticida (Duffey e Isman, 1981). |
| isoflavona | Antifúngico (Baptista y Siqueira, 1994; Geibel, 1995; Vedenyapina <i>et al.</i> , 1996). Atrayente (Tyler <i>et al.</i> , 1996). |
| kaempferola | Antibacterial y antifúngico (Sobhy y El-Feky, 2007). Antifúngico (Baptista y Siqueira, 1994; Kowalczyk y Krzyzanowska, 1999). Antifertilidad en hembras hamsters (Lakshmi y Keshri, 1998). |
| quercetina | Antibacterial y antifúngico (Aziz <i>et al.</i> , 1998; Sobhy y El-Feky, 2007). Antifúngico (Kowalczyk y Krzyzanowska, 1999). Estimula el crecimiento del hongo (Baptista y Siqueira, 1994). A bajas concentraciones favorece y en altas inhibe el crecimiento de la planta y la colonización de micorrizas (Fries <i>et al.</i> , 1997). Antifertilidad en hembras hamsters (Lakshmi y Keshri, 1998). |
| quercetina 3-O- α -D-arabinopiranosido | Antiviral (De Almeida <i>et al.</i> , 1998). |
| quercitrina | Antitumoral y antitripanosomal (Duarte <i>et al.</i> , 2000). |
| Ligninas | |
| ácido meso-dihidroguaiaretico | Citotóxico (Li <i>et al.</i> , 2004). Antioxidante (Yu <i>et al.</i> , 2000). |
| ácido meso monometil-dihidroguaiaretico | Inhibe la síntesis de melanina (Li <i>et al.</i> , 2003). Citotóxico (Li <i>et al.</i> , 2004). |
| (-)-acuminatina | Citotóxico (Li <i>et al.</i> , 2004). Antioxidante (Yu <i>et al.</i> , 2000). |
| eritro-austrobailignano-6 | Citotóxico (Li <i>et al.</i> , 2004). |
| galbacina | Citotóxico (Li <i>et al.</i> , 2004). |
| (-)-isoguaiacina | Antioxidante (Yu <i>et al.</i> , 2000). |
| machilina A | Inhibe la síntesis de melanina (Li <i>et al.</i> , 2003). Citotóxico (Li <i>et al.</i> , 2004). |
| nectandrina A | Inhibe la síntesis de melanina (Li <i>et al.</i> , 2003). Citotóxico (Li <i>et al.</i> , 2004). |
| nectandrina B | Inhibe la síntesis de melanina (Li <i>et al.</i> , 2003). |
| obovatena | Inhibe la síntesis de melanina (Li <i>et al.</i> , 2003). Citotóxico (Li <i>et al.</i> , 2004). |
| obovatifol | Inhibe la síntesis de melanina (Li <i>et al.</i> , 2003). Citotóxico (Li <i>et al.</i> , 2004). |
| obovatinal | Citotóxico (Tsai <i>et al.</i> , 1996). |
| perseal A | Citotóxico (Tsai <i>et al.</i> , 1996). |
| perseal B | Citotóxico (Tsai <i>et al.</i> , 1996). |
| perseal C | Citotóxico (Tsai <i>et al.</i> , 1998). |
| perseal D | Citotóxico (Tsai <i>et al.</i> , 1998). |
| Lactonas | |
| linderanolido E | Citotóxico (Tsai <i>et al.</i> , 2001). |
| isolinderanolidoE | Citotóxico (Tsai <i>et al.</i> , 2001). |
| obtusilactona A | Antifúngico (Zaki <i>et al.</i> , 1980). |
| Alcoholes | |
| 1-acetoxi-2-hidroxi-4-oxoheneicoso-12,15-dieno | Antifúngico (Prusky <i>et al.</i> , 1982a; Domergue <i>et al.</i> , 2000). Insecticida (Murakoshi <i>et al.</i> , 1976). |

Continuación de la tabla 7.

| | |
|---|--|
| (<i>Z,Z,E</i>)-1-acetoxi-2-hidroxi-4-oxo-heneicososa-5,12,15-trieno | Antifúngico (Domergue <i>et al.</i> , 2000). |
| 1-acetoxi-2,4-dihidroxi- <i>n</i> -heptadeca-16-eno | Tripanocidal (Abe <i>et al.</i> , 2005). |
| 4-acetoxi-1,2-dihidroxi- <i>n</i> -heptadeca-16-eno | Tripanocidal (Abe <i>et al.</i> , 2005). |
| 1-acetoxi-2,4-dihidroxi- <i>n</i> -heptadeca-16-ino | Antifúngico (Adikaram <i>et al.</i> , 1992, 1993; Adikaram y Karunaratne, 1998). Citotóxico, insecticida y anticancerígeno (Oberlies <i>et al.</i> , 1998). Tripanocidal (Abe <i>et al.</i> , 2005). |
| 4-acetoxi-1,2-dihidroxi- <i>n</i> -heptadeca-16-ino | Tripanocidal (Abe <i>et al.</i> , 2005). |
| hexanol | Antibacterial y antifúngico (Vidyasagar <i>et al.</i> , 1997). Antifúngico (Yersen <i>et al.</i> , 1979; Caccioni <i>et al.</i> , 1997). Atrayente de localización del hospedero (Warthen <i>et al.</i> , 1997; Gunawardena y Dissanayake, 2000; Webster <i>et al.</i> , 2008). Atrayente (Robacker <i>et al.</i> , 1992; Huber <i>et al.</i> , 2000; Gruber <i>et al.</i> , 2009). Constituyente de feromona de alarma (Leal <i>et al.</i> , 1994; Blatt <i>et al.</i> , 1998). |
| <i>cis</i> -3-hexen-1-ol | Antibacterial y antifúngico (Prudent <i>et al.</i> , 1995) Atrayente (Turlings <i>et al.</i> , 1991; Wickremasinghe y van Emden, 1992; Du <i>et al.</i> , 1998; Huber <i>et al.</i> , 2000; Gruber <i>et al.</i> , 2009). Atrayente de localización del hospedero (Buttery y Kamm, 1980; Weissbecker <i>et al.</i> , 1999; Gunawardena y Dissanayake, 2000; Webster <i>et al.</i> , 2008). Atrayente de parasitoides (Finidori-Logli <i>et al.</i> , 1996). |
| pentan-1-ol | Atrayente (Rembold <i>et al.</i> , 1989, 1990; Gruber <i>et al.</i> , 2009). |
| 1,2,4-trihidroxinadecano | Tripanocidal (Abe <i>et al.</i> , 2005). |
| (<i>E</i>)-1,2,4-trihidroxinadec-6-ano | Tripanocidal (Abe <i>et al.</i> , 2005). |
| 1,2,4-trihidroxiheptadec-16-eno | Antifúngico (Adikaram <i>et al.</i> , 1992, 1993; Adikaram y Karunaratne, 1998; Guevarra <i>et al.</i> , 1998). Citotóxico, insecticida y anticancerígeno (Oberlies <i>et al.</i> , 1998). Tripanocidal (Abe <i>et al.</i> , 2005). |
| 1,2,4-trihidroxiheptadec-16-ino | Antifúngico (Adikaram <i>et al.</i> , 1992, 1993; Adikaram y Karunaratne, 1998). Citotóxico, insecticida y anticancerígeno (Oberlies <i>et al.</i> , 1998). Tripanocidal (Abe <i>et al.</i> , 2005). |
| Aldehidos | |
| decanal | Bactericida y fungicida (Melliou <i>et al.</i> , 2007). Antibacterial (Ramanyraibe <i>et al.</i> , 2000; Quintero <i>et al.</i> , 2003). Atrayente (Huber <i>et al.</i> , 2000; Jumean <i>et al.</i> , 2005a, 2005b). Atrayente de localización del hospedero (Warthen <i>et al.</i> , 1997; DeLury <i>et al.</i> , 1999; Weissbecker <i>et al.</i> , 1999; Fraser <i>et al.</i> , 2003; Webster <i>et al.</i> , 2008). Constituyente de feromona (Jumean <i>et al.</i> , 2004). |
| deca-2(<i>E</i>),4(<i>E</i>)-dienal | Antibacterial (Bisignano <i>et al.</i> , 2001). |
| dodecanal | Antibacterial (Quintero <i>et al.</i> , 2003). Atrayente de localización del hospedero (DeLury <i>et al.</i> , 1999). |
| furfural | Atrayente (Buttery <i>et al.</i> , 1983). |
| heptanal | Atrayente (Huber <i>et al.</i> , 2000; Jumean <i>et al.</i> , 2005b). Atrayente de localización del hospedero (DeLury <i>et al.</i> , 1999). |
| hept-2(<i>E</i>)-enal | Antibacterial (Bisignano <i>et al.</i> , 2001). Antifúngico (Battinelli <i>et al.</i> , 2006). |
| hexanal | Antifúngico (Yersen <i>et al.</i> , 1979; Caccioni <i>et al.</i> , 1995; Caccioni <i>et al.</i> , 1997; Gardini <i>et al.</i> , 1997; Beaudry <i>et al.</i> , 1998; Battinelli <i>et al.</i> , 2006). Atrayente (Huber <i>et al.</i> , 2000). Atrayente de la localización del hospedero (Warthen <i>et al.</i> , 1997; Gunawardena y Dissanayake, 2000) Constituyente de feromona de alarma (Leal <i>et al.</i> , 1994; Blatt <i>et al.</i> , 1998). Disuasivo y atrayente de la oviposición (Dougherty <i>et al.</i> , 1995). Disuasivo de la oviposición (Scarpati <i>et al.</i> , 1993). |

Continuación de la tabla 7.

| | |
|--|--|
| 2-hexenal | Atrayente (Huber <i>et al.</i> , 2000). Atrayente de localización del hospedero (Buttery y Kamm, 1980; Turlings <i>et al.</i> , 1991; Warthen <i>et al.</i> , 1997). Repelente y disuasivo de la oviposición (Scarpati <i>et al.</i> , 1993). |
| metional | Atrayente (Buttery <i>et al.</i> , 1983). |
| 3-metoxi-cinnamaldehído | Antifúngico (Morozumi <i>et al.</i> , 1989). |
| nonanal | Bactericida y fungicida (Govinden-Soulange <i>et al.</i> , 2004; Melliou <i>et al.</i> , 2007). Antifúngico (Yersen <i>et al.</i> , 1979; Battinelli <i>et al.</i> , 2006). Atrayente (Huber <i>et al.</i> , 2000; Jumean <i>et al.</i> , 2005a, 2005b). Atrayente de la localización del hospedero (DeLury <i>et al.</i> , 1999; Weissbecker <i>et al.</i> , 1999; Fraser <i>et al.</i> , 2003). Constituyente de feromona (Jumean <i>et al.</i> , 2004). |
| non-2-(<i>E</i>)-enal | Antibacterial (Bisignano <i>et al.</i> , 2001). Antifúngico (Battinelli <i>et al.</i> , 2006). Atrayente (Jumean <i>et al.</i> , 2005a, 2005b). Constituyente de feromona (Jumean <i>et al.</i> , 2004). |
| octanal | Atrayente (Jumean <i>et al.</i> , 2005a, 2005b). Atrayente de la localización del hospedero (Webster <i>et al.</i> , 2008). Constituyente de feromona (Jumean <i>et al.</i> , 2004). |
| <i>E</i> -2-octenal | Antibacterial (Bisignano <i>et al.</i> , 2001). Antifúngico (Battinelli <i>et al.</i> , 2006; Ibrahim <i>et al.</i> , 2009). Repelente (Howard, 1987; Gunawardena y Byumathie, 1993). Alarma y toxicidad (Gunawardena y Byumathie, 1993). Atrayente (Jumean <i>et al.</i> , 2005a). Constituyente de feromona (Jumean <i>et al.</i> , 2004). |
| Cetonas | |
| (2 <i>E</i> ,5 <i>E</i> ,12 <i>Z</i> ,15 <i>Z</i>)-1-hidroxiheicosa-2,5,12,15-tetraen-4-ona | Suprime el daño al hígado (Kawagishi <i>et al.</i> , 2001). |
| (2 <i>E</i> ,12 <i>Z</i> ,15 <i>Z</i>)-1-hidroxiheicosa-2,12,15-trien-4-ona | Suprime el daño al hígado (Kawagishi <i>et al.</i> , 2001). |
| (<i>Z</i>)-jasmona | Atrayente (Loughrin <i>et al.</i> , 1998; Pope <i>et al.</i> , 2007). Repelente (Birkett <i>et al.</i> , 2000; Bruce <i>et al.</i> , 2003). |
| 3-penten-2-ona | Alelopático (Hernyez-Terrones <i>et al.</i> , 2007). |
| persenona A | Antioxidante (Kim <i>et al.</i> , 2000). |
| persenona B | Antioxidante (Kim <i>et al.</i> , 2000). |
| undecan-2-ona | Atrayente de la localización del hospedero (DeLury <i>et al.</i> , 1999). |
| Ácidos y esterés | |
| acetato de bornilo | Antibacterial y antifúngico (Zhu <i>et al.</i> , 2005; Vagionas <i>et al.</i> , 2007b; Ozkan <i>et al.</i> , 2008). Antibacterial (Rondon <i>et al.</i> , 2005; Kurade <i>et al.</i> , 2010). Atrayente (Asaro <i>et al.</i> , 2004). Afecta el crecimiento larval y pupal (Zou y Cates, 1997). Repelente (Hwang <i>et al.</i> , 1985). Anticonvulsivo (Sayyah <i>et al.</i> , 2004). |
| isciadinonato de dimetilo | Afecta el crecimiento larval (Murakoshi <i>et al.</i> , 1976). |
| Acetato de geranili | Antibacterial (Chinou <i>et al.</i> , 1996). |
| metil hexadecanoato | Antibacterial (Boussaada <i>et al.</i> , 2008, 2009). |
| <i>cis</i> -3- acetato de hexenilo | Atrayente (Turlings <i>et al.</i> , 1991; Wickremasinghe y van Emden, 1992; Du <i>et al.</i> , 1998; Rose <i>et al.</i> , 1998; Pow <i>et al.</i> , 1999). Atrayente de la localización del hospedero (Webster <i>et al.</i> , 2008). Repelente (Nehme <i>et al.</i> , 2009). |
| (2 <i>R</i> ,12 <i>Z</i> ,15 <i>Z</i>)-2-hidroxi-4-oxoheneicosa-12,15-dien-1-il-acetato | Antioxidante (Kim <i>et al.</i> , 2000). Suprime el daño al hígado (Kawagishi <i>et al.</i> , 2001). |
| (5 <i>E</i> ,12 <i>Z</i>)-2-hidroxi-4-oxoheneicosa-5,12,-dien-1-il-acetato | Suprime el daño al hígado (Kawagishi <i>et al.</i> , 2001). |

Continuación de la tabla 7.

| | |
|--|---|
| (5E,12Z,15Z)-2-hidroxi-4-oxoheneicoso-5,12,15-trien-1-il-acetato | Suprime el daño al hígado (Kawagishi <i>et al.</i> , 2001). |
| acetato de linalilo | Antibacterial y antifúngico (Hanamantagouda <i>et al.</i> , 2010). Antiinflamatorio (Moretti <i>et al.</i> , 1997). |
| acetato de nerilo | Antibacterial y antifúngico (Dehghan <i>et al.</i> , 2007). Antibacterial (Chinou <i>et al.</i> , 1996). |
| ácido palmítico | Alelopático (Hernyez-Terrones <i>et al.</i> , 2007). |
| persealido | Citotóxico (Ye <i>et al.</i> , 1996). |
| persin | Antifúngico (Carman <i>et al.</i> , 1998; Carman y Hyley, 1999). Afecta el crecimiento larval (Rodríguez-Saona <i>et al.</i> , 1997, 1998b). Causa necrosis en el epitelio de las glándulas mamarias en ratones (Oelrichs <i>et al.</i> , 1995). Insecticida y disuasivo de la alimentación (Rodríguez-Saona <i>et al.</i> , 1997). |
| Alcanos | |
| octano | Estimulante de la oviposición (Scarpati <i>et al.</i> , 1993). |
| nonano | Antibacterial (Chalabian <i>et al.</i> , 2006; John <i>et al.</i> , 2008b). |
| decano | Repelente (Howard, 1987). |
| hexadecano | Antibacterial y antifúngico (Zeid, 1998). Disuasivo de la oviposición (Suinaga <i>et al.</i> , 1999). Constituyente de feromona sexual (Thibout <i>et al.</i> , 1994). |

1.2.3. Composición química de los órganos de *Persea* spp.

Los metabolitos secundarios reportados en las hojas de *P. americana* fueron 55 terpenos, tres aromáticos, 11 fenoles, un furanos, seis flavonas, cuatro ésteres, tres aldehídos, una cetona, seis alcoholes, 17 alcanos y dos azúcares. En su mesocarpio se registraron 36 terpenos, cinco aromáticos, tres fenoles, nueve furanos, cinco flavonas, una leucoantocianidina, dos ácidos y nueve ésteres, 18 aldehídos, seis cetonas, 11 alcoholes, un triglicérido, cinco alcanos y dos azúcares. En su pericarpio se encontraron dos fenoles, tres flavonas, una leucoantocianidina cuatro alcoholes y dos azúcares; y en sus semillas (incluyendo la cubierta) un fenoles, tres flavonas, una leucoantocianidina, dos ácidos y dos azúcares.

En las ramas de *P. indica* se registraron 13 terpenos y una lactona. En la corteza de *P. thunbergii* se encontró un aromático, ocho flavonas, una lactona y 26 ligninas. En las flores de *P. bombycina* se encontraron dos terpenos, un aldehído y un ácido. Por último, en el xilema de *P. japonica* se registran cuatro terpenos, dos alcaloides, una lignina, cuatro triterpenos.

La mayoría de los compuestos se registran en *P. americana*, debido quizá a que las otras especies han sido menos estudiadas, dada su menor importancia económica. Hasta el momento no se han reportado taninos debido probablemente a que el método de obtención

de los compuestos de las diferentes partes de la planta no permite identificar este tipo de compuestos.

Para poder entender mejor la actividad de la gran diversidad de los compuestos en la tabla 8 se detalla esta información.

Tabla 8. Actividad de los diferentes metabolitos secundarios aislados del género *Persea*.
Diferentes actividades de algunos de ellos estudiadas hasta el momento (cada número representa un compuesto).

| Tipo de compuesto | Alelopáticos, insecticidas, repelentes o disuasivo | Defensa contra enemigos naturales (herbívoros y patógenos) | Atrayentes de parasitoides | Atrayentes de los polinizadores y de selección del hospedero | Atrayentes de los herbívoros y patógenos, estimulante de crecimiento | Anticancerígenos, antivirales, antiinflamatorios, antialérgicos, antioxidantes, antibiótico, inmunoestimulante, antiparasitario, citotóxico |
|---------------------|--|---|----------------------------|--|--|---|
| Monoterpenos (TM) | 2, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 17, 18, 19, 21, 22, 24, 25, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 33 | 2, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 33, 34 | | 13, 14, 19, 21, 23, 26, 30, 31, 32 | 2, 5, 8, 10, 13, 16, 18, 19, 21, 22, 25, 26, 27, 29, 31, 32, 34 | 4, 5, 7, 8, 10, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 21, 24, 25, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 33 |
| Sesquiterpenos (TS) | 3, 7, 8, 9, 15, 17, 18, 20, 22, 27, 30, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 43, 44, 45, 47, 48, 52, 59, 61, 63, 70, 71, 73, 75 | 2, 3, 7, 8, 9, 10, 11, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 22, 24, 25, 27, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 52, 58, 59, 60, 63, 64, 69, 70, 72, 73, 74, 75 | | 20, 22, 40, 52, 63, 70 | 6, 8, 20, 21, 22, 27, 29, 31, 32, 33, 40, 41, 44, 52, 61, 63, 73, 75 | 7, 8, 9, 15, 16, 17, 20, 21, 22, 24, 27, 31, 34, 37, 42, 43, 44, 45, 47, 51, 52, 63, 64, 70, 72, 73, 74 |
| Diterpenos (TD) | 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 14 | 8, | | | | 3, 12 |
| Triterpenos (TT) | 4 | 2, 4 | | | | 2, 3, 4, 5 |
| Aromáticos (AR) | 1, 2, 3, 6 | 1, 2, 3, 6 | | 3 | 3 | 6 |
| Alcaloides (AL) | | 4 | | | | 1, 4 |
| Fenoles (FE) | 6, 8, 9, 11, 12, 13, 14 | 1, 4, 6, 8, 9, 11, 12, 13, 14 | | 5 | 1, 6, 8, 9, 12, 14 | 1, 4, 5, 8, 12, 13, 14 |
| Furanos (FU) | 8, 13, 15, 18 | 19 | | | | 12, 13 |
| Flavonas (FL) | 7 | 3, 7, 8, 10, 12 | | | 8, 12 | 1, 3, 4, 10, 12, 13, 17 |

Continuación de la tabla 8.

| | | | | | | |
|-----------------------|--------------|---------------------------------|----|---------------------------|---------------------------------------|--|
| Ligninas (LI) | | | | | | 1, 2, 3, 7, 10, 13, 18, 27, 28, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36 |
| Lactonas (LA) | | 4 | | | | 2, 3 |
| Alcoholes (AH) | 1, 5, 18, 19 | 1, 2, 5, 11, 13, 18, 19 | 13 | 11, 13, | 11, 13, 15 | 3, 4, 5, 6, 16, 17, 18, 19 |
| Aldehídos (AD) | 16, 17, 25 | 3, 5, 9, 14, 16, 20, 21, 22, 25 | | 3, 9, 13, 16, 17, 21, 24, | 3, 12, 13, 16, 17, 19, 21, 22, 24, 25 | |
| Cetonas (CE) | 3, 4 | | | 7 | 3 | 1, 2, 5, 6 |
| Esteres y ácidos (AE) | 3, 7, 16, 27 | 7, 14, 15, 22, 25, 27 | | 16 | 7, 10, 16, 27 | 7, 18, 19, 20, 22, 26, 27 |
| Alcanos (AC) | 5, 6 | 4, 6 | | 2 | 2, 6 | |

1.3 DISCUSIÓN

1.3.1. Consideraciones ecológicas de las mezclas de los metabolitos secundarios

Hay muchos factores que pueden estar influyendo en que estas mezclas ocurran con mayor abundancia en un tejido de la planta que en otro, entre los que se puede resaltar los factores genéticos, los bioquímicos y las condiciones ambientales. De acuerdo a la teoría de la defensa óptima, la producción de compuestos defensivos en plantas refleja el riesgo de la herbivoría de un tejido en particular, su valor para la futura adecuación de la planta y el costo de la síntesis de los compuestos químicos (McKey 1974; Rhoades 1979). Considerando el factor bioquímico, Croteau (1987) y Gershenzon (1993) sugieren que algunas mezclas pueden resultar simplemente de ciertas enzimas produciendo múltiples productos; sin embargo, este multiproducto de enzimas probablemente reduce el costo de las mezclas producidas de metabolitos secundarios, el cual puede llegar a ser muy alto. Las mezclas complejas pueden confundir la capacidad de los herbívoros en desarrollar resistencia a todos los compuestos producidos por las plantas, aumentando poco a poco la tasa de resistencia de la defensa de la planta (Pimentel y Bellotti 1976; Schultz 1983), así como incrementar el potencial para atraer a organismos benéficos, como los polinizadores (Bergström 1991). Por otro lado, las mezclas pueden actuar aditivamente o sinérgicamente, de modo que se favorece una adecuada concentración para producir un

efecto significativo sobre los enemigos naturales (McKey 1979; Berenbaum 1985; Espinosa-García y Langenheim 1991).

1.3.2. Actividades múltiples de los metabolitos secundarios

Estudios realizados por Harborne (1991) han mostrado que múltiples efectos ecológicos pueden ser atribuidos a mono-, sesqui-, di- y triterpenoides; Picman (1986), por su parte, probó que las sesquiterpen-lactonas presentan diferentes formas de actividad biológica. Sin embargo, en el cuadro 4 se muestra cómo numerosos monoterpenoides que comúnmente ocurren en mezclas, a veces tienen múltiples efectos, como efecto directo sobre la defensa de la planta contra herbívoros, enfermedades microbiales y contra otras plantas, así como atrayentes de los enemigos naturales de los insectos herbívoros o los polinizadores. Estos compuestos volátiles emitidos por las plantas pueden ser detectados por algún organismo, y este utilizarlo para la localización de su planta hospedero; o ser afectado en alguna parte de su desarrollo por alguno de los compuestos de la mezcla (Ode, 2006).

1.3.3. Variabilidad en el número de actividades de los terpenos

Se encontraron compuestos que tuvieron más de una actividad, por ejemplo, compuestos volátiles como el 1,8-cineol, el limoneno, el β -mirceno y el β -pineno tuvieron cuatro actividades en diferentes especies de plantas, por lo tanto, cada actividad puede estar relacionada con mezclas específicas que formen estos compuestos con otros (Tabla 8). Los compuestos anteriores son monoterpenos, las diferencias estructurales como por ejemplo entre α -pineno y el β -pineno, es el doble enlace carbono-carbono, esta diferencia le permite al α -pineno tener además actividad de atrayente (tabla 8). Otros compuestos, como el eugenol y el α -terpineno sólo tienen actividad en la primera línea de defensa; cuando el eugenol es metilado (para formar el metil eugenol) y el α -terpineno cambia la posición del doble enlace (para formar el γ -terpineno) cambia su actividad a ser atrayente de herbívoros y patógenos (Fig. 1. Tablas 1 y 8). El α -cubebeno en mezclas con otros compuestos tiene actividad como atrayente de herbívoros utilizado para atraparlos en algunos cultivos (Peacock y Cuthbert 1975; Pearce *et al.* 1975; Vite *et al.* 1976; Blight *et al.* 1978; Minks y Deventer 1978; Kennedy 1979; Peacock *et al.* 1984; Boutz *et al.* 1985; Ndiege *et al.* 1991;

Robacker *et al.* 1992), sin embargo, el β -cubebeno tiene más actividad como repelente (Mwangi *et al.* 1992; Saggarr *et al.* 1997), al parecer por un simple cambio en la posición de un doble enlace de alfa a beta cambia la actividad del compuesto. El germacreno B al encontrarse más reducido por tener un doble enlace de más que el germaneno D, sólo tiene actividad en la primera línea de defensa mientras que el segundo tiene, además, actividad de atrayente de herbívoros y patógenos.

1.3.4. Actividad de los demás compuestos

Los diterpenos reportados de este género, presentan como principal actividad antialimentaria; sin embargo, el rianodol, además, presenta efecto insecticida. Ambas actividades pertenecen a la primera línea de defensa. En los fenoles se puede mencionar que hay diferencia en la actividad del ácido *cis*-clorogénico con el *trans*-clorogénico porque ambos presentan actividad en la primera línea de defensa pero el ácido *trans*-clorogénico, además, actúa como atrayente de los enemigos naturales de la planta. Lo mismo se observó con el chavicol y el metil-chavicol, mientras el primero actúa en la primera línea de defensa, el segundo compuesto tiene actividad de atrayente de herbívoros de la planta. De las lactonas encontradas, únicamente el linderanolido E, isolinderanolidoE y obstusilactona A presenta actividad en la primera línea de defensa de la planta. En algunos alcoholes, los dioles y trioles que tienen doble o triple enlace en la posición 16 se han reportado hasta 4 diferentes actividades en la primera línea de defensa de la planta; el triol que tiene enlace sencillo no presenta actividad.

1.3.5. Atracción de entomófagos

Se sabe que el perfume de las flores puede atraer y repeler enemigos naturales de los herbívoros y que las flores difieren intra y interespecíficamente en sus capacidades de atracción (Whitman, 1988). Estos dos factores pueden afectar la tasa de visita de los polinizadores y los entomófagos. Existen muchos ejemplos de depredadores que son atraídos por los químicos producidos por su presa (Greany y Hagen, 1981), pero poco ha sido reportado de los depredadores que son atraídos por los químicos producidos por la planta hospedera (Barbosa y Saunders, 1985; Barbosa y Letourneau, 1988).

Los compuestos encontrados en el género *Persea* que atraen a los parasitoides son monoterpenos y sesquiterpenos, registrándose esta actividad en los compuestos linalool, β -ocimeno, α -pineno y α -farneseno.

Probablemente algunos otros terpenos posean esta actividad para lo cual se requirieren hacer los estudios respectivos. Por otro lado, como los resultados de esta revisión representan las actividades de los compuestos en diferentes especies de plantas (además de *Persea*), el hecho de que algunos compuestos funcionen de una manera en otras plantas, no implica necesariamente que funcionen así en *Persea* spp. Esto puede deberse a que esos mismos compuestos se encuentran en los diferentes géneros formando mezclas con compuestos que pueden estar presentes en un género pero en otro no.

1.3.6. Atrayentes de los polinizadores

Aun cuando se ha mencionado que los compuestos volátiles constituyen la primera línea de defensa de la planta, su importancia en otras interacciones, tales como atrayentes de los polinizadores no se puede negar (Raguso y Pichersky 1999; Knudson et al. 1993), por ejemplo, los terpenos y los benzenoides son los compuestos volátiles más comúnmente encontrados en los aromas de las flores (Knudson *et al.*, 1993). Las evidencias sugieren que la atracción de los polinizadores por el aroma sea más antigua que el color de las flores (Harborne, 1988). La función como atrayente de los polinizadores de los compuestos encontrados en el género *Persea* son monoterpenos, tales como el 1,8-cineol es atrayente de los polinizadores, sin embargo, el 1,4-cineol no se encontró reportada esta actividad; lo mismo se encontró en el *cis*-ocimeno que tiene actividad de atrayente y el β -ocimeno no se encontró reporte de esta actividad en la presente revisión, es posible que los compuestos que no se reportan la actividad no haya sido estudiada (tabla 7). Falta hacer más estudios de atracción para corroborar que los compuestos no registrados como atrayentes lo sean de algún modo.

1.3.7. Compuestos citotóxicos, antivirales y antiinflamatorios.

También ha habido interés sobre los efectos anticancerígenos, antivirales, citotóxicos, antialérgicos, antioxidantes, antibióticos, inmunoestimulante, antiparasitario

y antiinflamatorios de los MS, debido a que la población humana ha utilizado las plantas como medicina tradicional por muchas generaciones. Estudios como estos son muy importantes, pues el aislamiento y la comprobación de la actividad de los compuestos pueden ayudar a mejorar las condiciones de salud de la humanidad, sobre todo si este tipo de compuestos es producido en los laboratorios a escalas industriales.

1.3.8. Diversidad de compuestos en *Persea*

Se tiene una gran diversidad de metabolitos secundarios en el género *Persea*; la especie más explotada en términos económicos es *P. americana*, aunque en sus hojas es donde más compuestos químicos han sido reportados. Con el fin de mejorar los productos las prácticas de manejo de los cultivos, quizá podrían llevar a la planta con el tiempo (en este caso el aguacate), a perder tanto la diversidad como la concentración de estos compuestos.

Solamente se encontraron 42 artículos que reportan los 360 compuestos incluidos en este trabajo, creo que sería importante seguir investigando este género pues permitiría conocer más acerca de la química de estas plantas.

Es importante reconocer que falta investigar la presencia de los compuestos más abundantes en otras especies de *Persea*, en plantas que puedan ser resistentes a determinado tipo de enemigo natural, y conocer los metabolitos secundarios que se encuentren en los diferentes órganos de estas plantas; de esta manera, conocer si hay diferentes compuestos a los ya reportados que les estén proporcionando la resistencia a estas especies.

Hay una gran diversidad de metabolitos secundarios, pero no todos se encuentran presentes en todas las especies del género *Persea*; algunas especies presentan pocos compuestos, creemos que no es que sólo esos estén presentes sino que hay que utilizar otros métodos para aislar otros compuestos como los son, por ejemplo, los compuestos volátiles. En la presente revisión tampoco encontramos que se determinaran compuestos de la respuesta inducida; esto quiere decir, compuestos que se sintetizan después del ataque de algún enemigo natural o daño mecánico. Se puede observar que la especie que tiene mayor diversidad de metabolitos secundarios es la silvestre (*Persea americana*), puede ser por que ha sido la más estudiada o porque dentro de esta se encuentran incluidas subespecies y diferentes variedades siendo algunas plantas semisilvestres (tabla 6), se puede decir que

estas plantas se encuentren bajo mayor presión de herbívoros y patógenos. Esta diversidad puede apoyar la teoría que establece que la diversidad de compuestos químicos supone que entre comunidades de plantas la defensa de la planta es mayor y más diversa en comunidades de plantas con mayor presión de herbívoros y patógenos que en comunidades de plantas con escasez de estos (Langenheim, 1969). Además, es importante probar en plantas domesticadas (donde se encontraron menos compuestos), si realmente hay redundancia, esto quiere decir que un solo compuesto le proporciona defensa contra un grupo de enemigos naturales, por lo tanto, sufra menos ataque a pesar de tener menor diversidad de MS.

Se muestra de manera comparativa la actividad que tienen algunos de los compuestos de las especies del género *Persea*, algunos compuestos tienen la misma actividad (tabla 7), puede indicar que exista redundancia en los compuestos que contiene el aguacate, pero también un solo compuesto tiene más de una propiedad biológica, como es el caso del α -pineno que es bactericida, fungicida, larvicida, repelente, atrayente, insecticida, antioxidante, antiinflamatorio, antiparasitario y anticonvulsivo; sin embargo, no se ha reportado estudios en donde se prueben mezclas de metabolitos secundarios para cuantificar si el efecto de algunos de los compuestos se potencializan en el género *Persea*. Algunas plantas, como *Populus tremuloides* tiene pocos compuestos, pero éstos funcionan como defensa de sus enemigos naturales y protección de factores ambientales (Romeo *et al.*, 1995). Al parecer, algunas plantas no necesitan gran diversidad de metabolitos secundarios para defenderse (Hammerschmidt and Schultz, 1996); sin embargo, Romero (1998) en estudios realizados en leguminosas encontró que mezclas de aminoácidos no proteicos son más potentes que estos mismos solos, mostrando que sus interacciones no son redundantes.

Aunque los reportes de las diferentes actividades de los compuestos encontrados en *Persea* spp. fueron probados en compuestos encontrados en distintos géneros; es probable que esto no este ocurriendo en nuestro género de estudio, pues dependiendo del tipo de mezcla en las diferentes especies pudieran presentarse diferentes tipos de actividades. Las hipótesis de la diversidad no están claras aún es importante determinar, si diferentes procesos como el de la domesticación afecta o no la defensa química de la planta.

LITERATURA CITADA

- Abe F., Nagafuji S., Okawa M., Kinjo J., Akahane H., Ogura T., Martínez-Alfaro M. A., y Reyes-Chilpa R. 2005. Trypanocidal constituents in plants 5.¹⁾ Evaluation of some Mexican plants for their trypanocidal activity and active constituents in the seeds of *Persea americana*. *Biological and Pharmaceutical Bulletin*, **28**: 1314-1317.
- Adekunle O. K., Acharya R., y Singh B. 2007. Toxicity of pure compounds isolated from *Tagetes minuta* oil to *Meloidogyne incognita*. *Australasian Plant Disease Notes*, **2**: 101-104.
- Aderiyi B. I., Ogundana S. K., Adesanya S. A., y Roberts M. F. 1996. Antifungal properties of yam (*Dioscorea alata*) peel extract. *Folia Microbiologica*, **41**: 407-412.
- Adikaram N. K. B., Egodawela N. A., y Karunaratne A. 1993. Antifungal compounds in the avocado fruit peel and their relation to anthracnose development. *Acta Horticulturae*, **343**: 25-28.
- Adikaram N. K. B., Ewing D. F., Karunaratne A. M., y Wijeratne E. M. K. 1992. Antifungal compounds from immature avocado fruit peel. *Phytochemistry*, **31**: 93-96.
- Adikaram, N. K. B. and Karunaratne, A. Suppression of avocado anthracnose and stem-end rot pathogens by endogenous antifungal substances and a surface inhabiting *Pestalotiopsis* sp. ACIAR Proceedings Series 80, 72-77. 1998.
- Afolayan A. J. y Ashafa A. O. T. 2009. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oil from *Chrysocoma ciliata* L. leaves. *Journal of Medicinal Plants Research*, **3**: 390-394.
- Agius B. R., Setzer M. C., Stokes S. L., Walker T. M., Haber W. A., y Setzer W. N. 2007. Composition and bioactivity of essential oils of Lauraceae from Monteverde, Costa Rica. *International Journal of Essential Oil Therapeutics*, **1**: 167-171.
- Al-Burtamani S. K. S., Fatope M. O., Marwah R. G., Onifade A. K., y Al-Saidi S. H. 2005. Chemical composition, antibacterial and antifungal activities of the essential oil of *Haplophyllum tuberculatum* from Oman. *Journal of Ethnopharmacology*, **96**: 107-112.
- Al-Howiriny T. A. 2007. Composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Salvia palaestina* Bentham growing in Saudi Arabia. *Saudi Pharmaceutical Journal*, **15**: 218-223.
- Al-Taweel A. M., El-Deeb K. S., y Al-Muhtadi F. J. 2004. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Kleinia odora*. *Saudi Pharmaceutical Journal*, **12**: 47-50.
- Alan S., Demirci B., Iscan G., Kose Y. B., y Baser K. H. C. 2010. Composition and anticandidal activity of the essential oil of *Hypericum perforatum* L. *Asian Journal of Chemistry*, **22**: 1315-1320.
- Albay C. G., Albay M., Yayl N., Yldrm N., Coskunceleb K., y Yayl N. 2009. Essential oil analysis and antimicrobial activities of *Anthemis marschalliana* ssp. *pectinata* and *Anthemis cretica* ssp. *argaea* from Turkey. *Asian Journal of Chemistry*, **21**: 1425-1431.
- Albuquerque M. R. J. R., Silveira E. R., Uchoa D. E. d. A., Lemos T. L. G., Souza E. B., Santiago G. M. P., y Pessoa O. D. L. 2004. Chemical composition and larvicidal activity of the essential oils from *Eupatorium betonicaeforme* (D.C.) Baker (Asteraceae). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **52**: 6708-6711.
- Alishahi-Noorani F., Sefidkon F., Yoosefzadi M., Neamati S., y Khajeh-Piri M. 2006. Investigation of chemical compositions and anti-microbial effects of essential oils of

- Salvia chloroleuca* Rech. f. & Aell. and *Nepeta fissa* C. A. Mey. *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants*, **21**: 453-464.
- Alves A. d. M. H., Goncalves J. C. R., Cruz J. S., y Araujo D. A. M. 2010. Evaluation of the sesquiterpene (-)- alpha -bisabolol as a novel peripheral nervous blocker. *Neuroscience Letters*, **472**: 11-15.
- Alves H. M., Coxon D. T., Falshaw C. P., Godtfredsen W. O., y Ollis W. D. 1970. The Avocatin-A new class of natural products. *Anais Da Academia Brasileira De Ciencia*, **42S**: 45-48.
- Anaya A. L. 2003. Metabolismo secundario. In Instituto de Ecología (Ed.), *Ecología Química*: 35-75. Plaza y Valdés Editores. México.
- Andersen R. A., Hamilton-Kemp T. R., Hildebrand D. F., McCracken C. T., Collins R. W. Jr., Applebaum S. W., y Birk Y. 1979. Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites. *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites*: 539-566. Academic Press, New York.
- Andrade I. L. d., Bezerra J. N. S., Lima M. A. A., Faria R. A. P. G. d., Lima M. A. S., Andrade Neto M., Cavalcanti F. S., y Mesquita A. L. M. 2004. Chemical composition and insecticidal activity of essential oils from *Vanillosmopsis pohlii* baker against *Bemisia argentifolii*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **52**: 5879-5881.
- Anfora G., Tasin M., Cristofaro A. d., Ioriatti C., y Lucchi A. 2009. Synthetic grape volatiles attract mated *Lobesia botrana* females in laboratory and field bioassays. *Journal of Chemical Ecology*, **35**: 1054-1062.
- Angioni A., Barra A., Russo M. T., Coroneo V., Dessi S., y Cabras P. 2003. Chemical composition of the essential oils of *Juniperus* from ripe and unripe berries and leaves and their antimicrobial activity. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **51**: 3073-3078.
- Anis E., Mustafa G., Ullah N., Malik A., Afza N., y Badar Y. 1999. Phytochemical studies on *Cuscuta reflexa*. *Pakistan Journal of Scientific & Industrial Research*, **42**: 170-172.
- Apel M. A., Lima M. E. L., Sobral M., Young M. C. M., Cordeiro I., Schapoval E. E. S., Henriques A. T., y Moreno P. R. H. 2010. Anti-inflammatory activity of essential oil from leaves of *Myrciaria tenella* and *Calycorectes sellowianus*. *Pharmaceutical Biology*, **48**: 433-438.
- Arambewela L., Perera A., y Wijesundera R. L. C. 1999. The volatile constituents and microbiological studies on *Kaempheria galanga*, *Hibiscus abelmoschus*, and *Piper longum*. *Acta Horticulturae*, **501**: 297-300.
- Araujo E. C. C., Silveira E. R., Lima M. A. S., Andrade Neto M., Andrade I. L. d., Lima M. A. A., Santiago G. M. P., y Mesquita A. L. M. 2003. Insecticidal activity and chemical composition of volatile oils from *Hyptis martiusii* Benth. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **51**: 3760-3762.
- Asaro C., Sullivan B. T., Dalusky M. J., y Berisford C. W. 2004. Volatiles associated with preferred and nonpreferred hosts of the Nantucket pine tip moth, *Rhyacionia frustrana*. *Journal of Chemical Ecology*, **30**: 977-990.
- Asawalam E. F., Emosairue S. O., y Hassanali A. 2008. Essential oil of *Ocimum grattissimum* (Labiatae) as *Sitophilus zeamais* (Coleoptera: Curculionidae) protectant. *African Journal of Biotechnology*, **7**: 3771-3776.
- Aurore G. S., Abaul J., Bourgeois P., y Luc J. 1998. Antibacterial and antifungal activities of the essential oils of *Pimenta racemosa* var. *racemosa* P. Miller (J.W. Moore) (Myrtaceae). *Journal of Essential Oil Research*, **10**: 161-164.

- Aziz N. H., Farag S. E., Mousa L. A. A., y Abo-Zaid M. A. 1998. Comparative antibacterial and antifungal effects of some phenolic compounds. *Microbios*, **93**: 43-54.
- Bail S., Buchbauer G., Schmidt E., Wanner J., Slavchev A., Stoyanova A., Denkova Z., Geissler M., y Jirovetz L. 2008. GC-MS-analysis, antimicrobial activities and olfactory evaluation of essential davana (*Artemisia pallens* Wall. ex DC) oil from India. *Natural Product Communications*, **3**: 1057-1062.
- Bakshu L. M. y Raju R. R. V. 2002. Essential oil composition and antimicrobial activity o tuberous roots of *Pimpinella tirupatiensis* Bal. & Subr., an endemic taxon from eastern Ghats, India. *Flavour & Fragrance Journal*, **17**: 413-415.
- Baptista M. J. y Siqueira J. O. 1994. Effect of flavonoids on spore germination and asymbiotic growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora gigantea*. *Revista Brasileira De Fisiologia Vegetal*, **6**: 127-134.
- Barnhart E. T., Sarlin L. L., Caldwell D. J., Byrd J. A., Corrier D. E., y Hargis B. M. 1999. Evaluation of potential disinfectants for preslaughter broiler crop decontamination. *Poultry Science*, **78**: 32-37.
- Battinelli L., Daniele C., Cristiani M., Bisignano G., Saija A., y Mazzanti G. 2006. In vitro antifungal and anti-elastase activity of some aliphatic aldehydes from *Olea europaea* L. fruit. *Phytomedicine*, **13**: 558-563.
- Beaudry, R. M., Song, J., Leepipattanawit, R., and Deng, W. M. 14th International congress on plastics in agriculture. Hexanal vapor is an antifungal compound that is metabolized to aroma volatiles. 600-607. 1998. Israel, Laser Pages Publishing, Jerusalem.
- Behmer S. T. y Elias D. O. 1999. Phytosterol structure and its impact on feeding behaviour in the generalist grasshopper *Schistocerca americana*. *Physiological Entomology*, **24**: 18-27.
- Berenbaum M. R. 1985. Rementown revisited: interactions among allelochemical in plants. *Recent Advances in Phytochemistry*, **19**: 139-169.
- Bergh B. O. 1975. Avocados. In J. Janick & J. N. Moore (Eds.), *Fruit Breeding*: 541-567. West Lafayette: Perdue University Press.
- Bergh B. O., Scora R. W., y Storey W. B. 1973. A comparison of leaf terpenes in *Persea* subgenus *Persea*. *Botanical Gazette*, **134**: 130-134.
- Bestmann H. J., Pietschmann M., Steinmeier K., y Vostrowsky O. 1991. Volatile constituents from *Crotalaria ochroleuca* and their effect on pest insects. *Biosciences*, **46**: 579-584.
- Bezerra S. B., Leal L. K. A. M., Pinto N. A. N., y Campos A. R. 2009. Bisabolol-induced gastroprotection against acute gastric lesions: role of prostaglandins, nitric oxide, and K_{ATP}⁺ channels. *Journal of Medicinal Food*, **12**: 1403-1406.
- Bezic N., Skocibusic M., y Dunkic V. 1999. Antimicrobial effect of *Satureja cuneifolia* Ten. Essential oil. *Acta Botanica Croatica*, **58**: 99-104.
- Bezic N., Skocibušic M., y Dunkic V. 2005. Phytochemical composition and antimicrobial activity of *Satureja montana* L. and *Satureja cuneifolia* Ten. essential oils. *Acta Botanica Croatica*, **64**: 313-322.
- Bhatnagar M., Kapur K. K., Jalees S., y Sharma S. K. 1993. Laboratory evaluation of insecticidal properties of *Ocimum basilicum* Linnaeus and *O. Sanctum* Linnaeus plant's essential oils and their major constituents against vector mosquito species. *Journal of Entomological Research*, **17**: 21-26.

- Biavati B., Ozcan M., y Piccaglia R. 2004. Composition and antimicrobial properties of *Satureja cuneifolia* Ten. and *Thymbra sintenisii* Bornm. et Aznav. subsp. *isaurica* P.H. Davis essential oils. *Annals of Microbiology*, **54**: 393-401.
- Birkett M. A., Campbell C. A. M., Chamberlain K., Guerrieri E., Hick A. J., Martin J. L., Matthes M., Napier J. A., Pettersson J., Pickett J. A., Poppy G. M., Pow E. M., Pye B. J., Smart L. E., Wadhams G. H., Wadhams L. J., y Woodcock C. M. 2000. New roles for *cis*-jasmone as an insect semiochemical and in plant defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**: 9329-9334.
- Bishop C. D. y Thornton I. B. 1997. Evaluation of the antifungal activity of the essential oils of *Monarda citriodora* var. *Citriodora* and *Melaleuca alternifolia* on post-harvest pathogens. *Journal of Essential Oil Research*, **9**: 77-82.
- Bisignano G., Lagana M. G., Trombetta D., Arena S., Nostro A., Uccella N., Mazzanti G., y Saija A. 2001. In vitro antibacterial activity of some aliphatic aldehydes from *Olea europaea* L. *FEMS Microbiology Letters*, **198**: 9-13.
- Blanco-Salas J., Ruiz-Tellez T., Perez-Alonso M. J., Vazquez-Pardo F. M., Cases-Capdevila M. d. I. A., y Gervasini-Rodriguez C. 2010. Chemical composition and antioxidant activity of the essential oil of *Thymbra capitata* (L.) Cav. in Spain. *Acta Botanica Gallica*, **157**: 55-63.
- Blatt S. E., Borden J. H., Pierce H. D., Jr., Gries R., y Gries G. 1998. Alarm pheromone system of the western conifer seed bug, *Leptoglossus occidentalis*. *Journal of Chemical Ecology*, **24**: 1013-1031.
- Blight M. M., King C. J., Wadhams L. J., y Wenham M. J. 1978. Attraction of *Scolytus scolytus* to the components of multilure, the aggregation pheromone of *S. Multistriatus* (Coleoptera: Scolytidae). *Experientia*, **34**: 1119-1122.
- Blum M. S. 1972. Alpha-Farnesene, a natural attractant for codling moth larvae. *Nature, U.K.*, **239**: 5368.
- Boehme A. K., Noletto J. A., Haber W. A., y Setzer W. N. 2008. Bioactivity and chemical composition of the leaf essential oils of *Zanthoxylum rhoifolium* and *Zanthoxylum setulosum* from Monteverde, Costa Rica. *Natural Product Research*, **22**: 31-36.
- Bougatsos C., Meyer J. J. M., Magiatis P., Vagias C., y Chinou I. B. 2003. Composition and antimicrobial activity of the essential oils of *Helichrysum kraussii* Sch. Bip. and *H. rugulosum* Less. from South Africa. *Flavour & Fragrance Journal*, **18**: 48-51.
- Bougatsos C., Ngassapa O., Runyoro D. K. B., y Chinou I. B. 2004. Chemical composition and in vitro antimicrobial activity of the essential oils of two *Helichrysum* species from Tanzania. *Zeitschrift Fur Naturforschung*, **59**: 368-372.
- Boussaada O., Ammar S., Mahjoub M. A., Saidana D., Chriaa J., Chraif I., Daami M., Helal A. N., y Mighri Z. 2009. Chemical composition and antimicrobial activity of volatile components from capitula, stems-leaves and aerial parts of *Mantisalca duriaei* Briq. et Cavill growing wild in Tunisia. *Journal of Essential Oil Research*, **21**: 179-184.
- Boussaada O., Saidana D., Chriaa J., Chraif I., Ammar, Mahjoub M. A., Mighri Z., Daami M., y Helal A. N. 2008. Chemical composition and antimicrobial activity of volatile components of *Scorzonera undulata*. *Journal of Essential Oil Research*, **20**: 358-362.
- Boutz G. E., Brewer J. W., y Bishop J. N. 1985. Capture patterns of *Scolytus multistriatus* (Marsh.) (Col., Scolytidae) attracted to a pheromone-baited trap. *Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie*, **99**: 366-370.

- Boyom F. F., Ngouana V., Zollo P. H. A., Menut C., Bessiere J. M., Gut J., y Rosenthal P. J. 2003. Composition and anti-plasmodial activities of essential oils from some Cameroonian medicinal plants. *Phytochemistry*, **64**: 1269-1275.
- Brogdon J. E. 1955. Insects and mites of mangos and avocados. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*, **68**: 278-282.
- Brooks J. S., Williams E. H., y Feeny P. 1996. Quantification of contact oviposition stimulants for black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*, on the leaf surfaces of wild carrot, *Daucus carota*. *Journal of Chemical Ecology*, **22**: 2341-2357.
- Brown H. A., Minott D. A., Ingram C. W., y Williams L. A. D. 1998. Biological activities of the extracts and constituents of pimento, *Pimenta dioica* L. Against the southern cattle tick, *Boophilus microplus*. *Insect Science & Its Application*, **18**: 9-16.
- Bruce T., Pickett J., y Smart L. 2003. *cis*-Jasmone switches on plant defence against insects. *Pesticide Outlook*, **14**: 96-98.
- Brum R. L., Honda N. K., Hess S. C., Cruz A. B., y Moretto E. 1997. Antibacterial activity of *Cochlospermum regium* essential oil. *Fitoterapia*, **68**: 79.
- Brune W. y van Lelyveld L. J. 1982. Biochemical comparison of leaves of five avocado (*Persea americana* Mill.) cultivars and its possible association with susceptibility to *Phytophthora cinnamomi* rootrot. *Phytopathologische Zeitschrift*, **104**: 243-254.
- Bruni R., Medici A., Andreotti E., Fantin C., Muzzoli M., Dehesa M., Romagnoli C., y Sacchetti G. 2004. Chemical composition and biological activities of Ishpingo essential oil, a traditional Ecuadorian spice from *Ocotea quixos* (Lam.) Kosterm. (Lauraceae) flower calices. *Food Chemistry*, **85**: 415-421.
- Burger B. V., Munro Z., Roth M., Spies H. S. C., Truter V., Tribe G. D., y Crewe R. M. 1983. Composition of the heterogeneous sex attracting secretion of the dung beetle, *Kheper lamarcki*. *Zeitschrift Fur Naturforschung*, **38**: 848-855.
- Burt S. 2004. Essential oils: their antibacterial properties and potential applications in foods - a review. *International Journal of Food Microbiology*, **94**: 223-253.
- Burt S. A., Vlieland R., Haagsman H. P., y Veldhuizen E. J. A. 2005. Increase in activity of essential oil components carvacrol and thymol against *Escherichia coli* 0157:H7 by addition of food stabilizers. *Journal of Food Protection*, **68**: 919-926.
- Buttery R. G. y Kamm J. A. 1980. Volatile components of alfalfa: possible insect host plant attractants. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **28**: 978-981.
- Buttery R. G., Ling L. C., Teranishi R., y Mon T. R. 1983. Insect attractants: volatiles of hydrolyzed protein insect baits. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **31**: 689-692.
- Caccioni D. R. L., Gardini F., Lanciotti R., y Guerzoni M. E. 1997. Antifungal activity of natural volatiles compounds in relation to their vapour pressure. *Sciences Des Aliments*, **17**: 21-34.
- Caccioni D. R. L. y Guizzardi M. 1994. Inhibition of germination and growth of fruit and vegetable postharvest pathogenic fungi by essential oil components. *Journal of Essential Oil Research*, **6**: 173-179.
- Caccioni D. R. L., Tonini G., y Guizzardi M. 1995. Antifungal activity of stone fruit aroma compounds against *Monilinia laxa* (Aderh. Et Ruhl.). *Zeitschrift Fur Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz*, **102**: 518-525.
- Cakir A., Kordali S., Kilic H., y Kaya E. 2005. Antifungal properties of essential oil and crude extracts of *Hypericum linarioides* Bosse. *Biochemical Systematics and Ecology*, **33**: 245-256.

- Calcabrini A., Stringaro A., Toccaceli L., Meschini S., Marra M., Colone M., Salvatore G., Mondello F., Arancia G., y Molinari A. 2004. Terpinen-4-ol, the main component of *Melaleuca alternifolia* (tea tree) oil inhibits the in vitro growth of human melanoma cells. *Journal of Investigative Dermatology*, **122**: 349-360.
- Camors F. B. Jr. y Payne T. L. 1972. Response of *Heydonia unica* (Hymenoptera: Pteromalidae). To *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae) pheromones and a host-tree terpene. *Annals of the Entomologica Society of America*, **65**: 31-33.
- Cao B., Xu YR., Lu W., y Li SZ. 1997. Analysis of the chemical composition of several insect-resistant tree species and the mechanism(s) for their resistance. IV. The toxic effect of the chemical standard samples of several biologically active substances on longhorn beetle. *Ningxia Journal of Agricultural & Forestry Science & Technology*, 1-3.
- Carlton R. R., Deans S. G., Gray A. I., y Waterman P. G. 1991. Antifungal activity of a flavonol glycoside from the leaves of bog myrtle (*Myrica gale*). *Chemoecology*, **2**: 69-71.
- Carman, R. M., Duffield, A. R., Handley, P. N., and Karoli, T. Chemistry around the avocado antifungal diene. ACIAR Proceedings 80, 186-189. 1998.
- Carman R. M., Duffield A. R., Handley P. N., y Karoli T. 2000. 2-Hydroxy-4-oxohexacosan-1-yl Acetate. Its presence in avocado and its simple chemistry. *Australian Journal of Chemistry*, **53**: 191-194.
- Carman R. M. y Handley P. N. 1999. Antifungal diene in leaves of various avocado cultivars. *Phytochemistry*, **50**: 1329-1331.
- Carson C. F. y Riley T. V. 1995. Antimicrobial activity of the major components of the essential oil of *Melaleuca alternifolia*. *Journal of Applied Bacteriology*, **78**: 264-269.
- Carter M., Sachdev-Gupta K., y Feeny P. 1998. Tyramine from the leaves of wild parsnip: a stimulant and synergist for oviposition by the black swallowtail butterfly. *Physiological Entomology*, **23**: 303-312.
- Cavaliere E., Bergamini C., Mariotto S., Leoni S., Perbellini L., Darra E., Suzuki H., Fato R., y Lenaz G. 2009. Involvement of mitochondrial permeability transition pore opening in alpha -bisabolol induced apoptosis. *FEBS Journal*, **276**: 3990-4000.
- Cetin B., Ozer H., Cakir A., Polat T., Dursun A., Mete E., Ozturk E., y Ekin M. 2010. Antimicrobial activities of essential oil and hexane extract of Florence fennel [*Foeniculum vulgare* var. *azoricum* (Mill.) Thell.] against foodborne microorganisms. *Journal of Medicinal Food*, **13**: 196-204.
- Cha J.-D., Jeong M.-R., Choi H.-J., Jeong S.-I., Moon S.-E., Yun S.-I., Kim Y.-H., Kil B.-S., y Song Y.-H. 2005a. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Artemisia lavandulaefolia*. *Planta Medica*, **71**: 575-577.
- Cha J.-D., Jeong M.-R., Jeong S.-I., Moon S.-E., Kim J.-Y., Kil B.-S., y Song Y.-H. 2005b. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oils of *Artemisia scoparia* and *A. capillaris*. *Planta Medica*, **71**: 186-190.
- Chalabian F., Monfared A., Larijani K., y Saldoosi S. 2006. Comparison of the essential oils of *Chenopodium botrys* L. *Ferulago subvelutina* Rech. F, *Rosa gallica* L. and antimicrobial activity of the oils against some microbes. *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants*, **22**: 146-154.
- Chalchat J. C., Garry R. P., Menut C., Lamaty G., Malhuret R., y Chopineau J. 1997. Correlation between chemical composition and antimicrobial activity. VI. Activity of some African essential oils. *Journal of Essential Oil Research*, **9**: 67-75.

- Chanegriha N., Sabaou N., Baaliouamer A., y Meklati B. Y. 1994. Antibacterial and antifungal activity of the essential oil of *Algerian cypress*. *Revista Italiana Eppos.*, **12**: 5-12.
- Chang C.-F., Isogai A., Kamikado T., Murakoshi S., Sakurai A., y Tamura S. 1975. Isolation and structure elucidation of growth inhibitors for silk worm larvae from avocado leaves. *Agricultural and Biological Chemistry*, **39**: 1167-1168.
- Chang K.-S. y Ahn Y.-J. 2002. Fumigant activity of (*E*)-anethole identified in *Illicium verum* fruit against *Blattella germanica*. *Pest Management Science*, **58**: 161-166.
- Chang S.-T., Wu C.-L., Wang S.-Y., Su Y.-C., y Kuo Y.-H. 1998. Studies on the antifungal compounds in the heartwood extractives of antifungal compounds in hexane soluble fraction. *Forest Products Industries*, **17**: 287-304.
- Chantraine J. M., Laurent D., Ballivian C., Saavedra G., Ibanez R., y Vilaseca L. A. 1998. Insecticidal activity of essential oils on *Aedes aegypti* larvae. *Phytotherapy Research*, **12**: 350-354.
- Charai M., Mosaddak M., y Faid M. 1996. Chemical composition and antimicrobial activities of two aromatic plants: *Origanum majorana* L. and *O. compactum* Benth. *Journal of Essential Oil Research*, **8**: 657-664.
- Charlson A. J. y Richtmyer N. K. 1960. The isolation of an Octulose and an Octitol from Natural Sources: D-glycero-D-manno-Octulose and D-erythro-D-galacto-Octitol from the Avocado and D-glycero-D-manno-Octulose from *Sedum* Species. *Journal of the American Chemical Society*, **82**: 3428-3434.
- Chen B.-H., Wang M.-Z., y Liu J.-Q. 2002. Chemical constituents of the volatile oil from the roots of *Peucedanum praeruptorum* and its antibacterial activities. [En chino]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, **10**: 366-370.
- Chen K.-S., Ko F.-N., Teng C.-M., y Wu Y.-C. 1996. Antiplatelet and valorelaxing actions of some benzyloquinoline and phenanthrene alkaloids. *Journal of Natural Products*, **59**: 531-534.
- Chinou I. B., Bougatsos C., y Perdetzoglou D. 2004. Chemical composition and antimicrobial activities of *Helichrysum amorginum* cultivated in Greece. *Journal of Essential Oil Research*, **16**: 243-245.
- Chinou I. B., Roussis V., Perdetzoglou D., y Loukis A. 1996. Chemical and biological studies on two *Helichrysum* species of Greek origin. *Planta Medica*, **62**: 377-379.
- Choudhury S. N., Ghosh A. C., Choudhury M., y Leclercq P. A. 1997. Constituents of the flower and fruit oils of *Persea bombycina* (King ex Hook. f.) Kost from India. *Journal of Essential Oil Research*, **9**: 177-180.
- Choudhury S. N. y Leclercq P. A. 1995. Essential oil of *Machilus bombycina* King from Northeast India. *Journal of Essential Oil Research*, **7**: 199-201.
- Chung I.-M., Seo S.-H., Kang E.-Y., Park S.-D., Park W.-H., y Moon H. 2009. Chemical composition and larvicidal effects of essential oil of *Dendropanax morbifera* against *Aedes aegypti* L. *Biochemical Systematics and Ecology*, **37**: 470-473.
- Chung IM., Ahn JK., Kim JT., y Kim C. 2000. Assessment of allelopathic potentiality and identification of allelopathic compounds on Korean local rice varieties. *Korean Journal of Crop Science*, **45**: 44-49.
- Claeson P., Radstrom P., Skold O., Nilsson A., y Hoglund S. 1992. Bactericidal effect of the sesquiterpene T-cadinol on *Staphylococcus aureus*. *Phytotherapy Research*, **6**: 94-98.

- Cobos M. I., Rodriguez J. L., Oliva M. d. I., Demo M., Faillaci S. M., y Zygadlo J. A. 2001. Composition and Antimicrobial Activity of the Essential Oil of *Baccharis notoserghila*. *Planta Medica*, **67**: 84-86.
- Cortez D. A. G., Cortez I. E. R., Nakamura T. U., y Nakamura C. V. 1998. Antibacterial activity of extracts from the trunk of *Cedrela fissilis* Vell.(Meliaceae) Portuguese. *Acta Scientiarum*, **20**: 243-245.
- Cosentino S., Tuberoso C. I. G., Pisano B., Satta M., Mascia V., Arzedi E., y Palmas F. 1999. In-vitro antimicrobial activity and chemical composition of *Sardinian Thymus* essential oils. *Letters in Applied Microbiology*, **29**: 130-135.
- Costa E. V., Pinheiro M. L. B., Silva J. R. d. A., Maia B. H. L. d. N. S., Duarte M. C. T., Amaral A. C. F., Machado G. M. d. C., y Leon L. L. 2009. Antimicrobial and antileishmanial activity of essential oil from the leaves of *Annona foetida* (Annonaceae). *Quimica Nova*, **32**: 78-81.
- Costa E. V., Teixeira S. D., Marques F. A., Duarte M. C. T., Delarmelina C., Pinheiro M. L. B., Trigo J. R., y Maia B. H. L. N. S. 2008. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oils of the Amazon *Gutteriopsis* species. *Phytochemistry*, **69**: 1895-1899.
- Costa J. G. M., Pessoa O. D. L., Menezes E. A., Santiago G. M. P., y Lemos T. L. G. 2004. Composition and larvicidal activity of essential oils from heartwood of *Auxemma glazioviana* Taub. (Boraginaceae). *Flavour and Fragrance Journal*, **19**: 529-531.
- Costa J. G. M., Rodrigues F. F. G., Machado L. L., Fonseca A. M., y Lemos T. L. G. 2007. Essential oil of *Auxemma glazioviana* Taub. (Boraginaceae): chemical composition, antibacterial and antioxidant activities. *Research Journal of Biological Sciences*, **2**: 369-371.
- Costa J. G. M. da, Sousa E. O. de, Rodrigues F. F. G., Lima S. G. d., y Braz Filho R. 2009. Chemical composition, evaluation of antibacterial activity and toxicity of the essential oils from *Lantana camara* L. and *Lantana* sp. *Revista Brasileira De Farmacognosia*, **19**: 710-714.
- Costantin M. B., Sartorelli P., Limberger R., Henriques A. T., Steppe M., Ferreira M. J. P., Ohara M. T., Emerenciano V. P., y Kato M. J. 2001. Essential oils from *Piper cernuum* and *Piper regnellii*: antimicrobial activities and analysis by GC/MS and ¹³C-NMR. *Planta Medica*, **67**: 771-773.
- Cuca L. E., Bernal F. A., Coy C. A., y Coy E. D. 2009. Essential oil composition and antimicrobial activity of fruits of *Iryanthera ulei* W. From Colombia. *Journal of the Chilean Chemical Society*, **54**: 363-365.
- Cunico M. M., Lopez A. R., Cocco L. C., Yamamoto C. I., Plocharski R. C. B., Miguel M. D., Junior A. G., Auer C. G., y Miguel O. G. 2007. Phytochemical and antibacterial evaluation of essential oils from *Ottonia martiana* Miq. (Piperaceae). *Journal of the Brazilian Chemical Society*, **18**: 184-188.
- Dambolena J. S., Zunino M. P., Lopez A. G., Rubinstein H. R., Zygadlo J. A., Mwangi J. W., Thoithi G. N., Kibwage I. O., Mwalukumbi J. M., y Kariuki S. T. 2010. Essential oils composition of *Ocimum basilicum* L. and *Ocimum gratissimum* L. from Kenya and their inhibitory effects on growth and fumonisin production by *Fusarium verticillioides*. *Innovative Food Science & Emerging Technologies*, **11**: 410-414.
- De Almeida A. P., Miranda M. M. F. S., Simoni I. C., Wigg M. D., Lagrota M. H. C., y Costa S. S. 1998. Flavonol monoglicosides isolated from the antiviral fractions of *Persea americana* (Lauraceae) leaf infusion. *Phytotherapy Research*, **12**: 562-567.

- Deans S. G. y Svoboda K. S. 1988. Antibacterial activity of French tarragon (*Artemisia dracuncululus* Linn.) essential oil and its constituents during ontogeny. *Journal of Horticultural Science*, **63**: 503-508.
- Dehghan G., Solaimanian R., Shahverdi A. R., Amin G., Abdollahi M., y Shafiee A. 2007. Chemical composition and antimicrobial activity of essential oil of *Ferula szowitsiana* D.C. *Flavour and Fragrance Journal*, **22**: 224-227.
- Dehpour A. A., Ebrahimzadeh M. A., Fazel N. S., y Mohammad N. S. 2009. Antioxidant activity of the methanol extract of *Ferula assafoetida* and its essential oil composition. *Grasas y Aceites (Sevilla)*, **60**: 405-412.
- DeLury N. C., Gries R., Gries G., Judd G. J. R., y Khaskin G. 1999. Moth scale-derived kairomones used by egg-larval parasitoid *Ascogaster quadridentata* to locate eggs of its host, *Cydia pomonella*. *Journal of Chemical Ecology*, **25**: 2419-2431.
- Demetzos C., Katerinopoulos H., Kouvarakis A., Stratigakis N., Loukis A., Ekonomakis C., Spiliotis V., y Tsaknis J. 1997. Composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Cistus creticus* subsp. *Eriocephalus*. *Planta Medica*, **63**: 477-479.
- Deshmukh R. P. y Patil R. S. 1996. Comparative efficacy of baited and non-baited sprays of insecticides and chemical attractant against fruit flies infesting ridge gourd. *Journal of Maharashtra Agricultural Universities*, **21**: 346-349.
- Diaz T., Mora F. D., Velasco J., Diaz T., Rojas L. B., Usubillaga A., y Carmona A. J. 2008. Chemical composition and *in vitro* antibacterial activity of the essential oil of *Calycolpus moritzianus* (O. Berg) Burret from Merida, Venezuela. *Natural Product Communications*, **3**: 937-940.
- Dicke M., Sabelis M. W., Takabayashi J., Bruin J., y Posthumus M. A. 1990. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *Journal of Chemical Ecology*, **16**: 3091-3118.
- Digilio M. C., Feo V. d., Langellotti R. R., y Simone F. d. 1995. Insecticide activity of *Guiera senegalensis* J.F. Gmelin extracts. *Bollettino Del Laboratorio Di Entomologia Agraria 'Filippo Silvestri'*, **50**: 143-156.
- Domergue F., Helms G. L., Prusky D., y Browse J. 2000. Antifungal compounds from idioblast cells isolated from avocado fruits. *Phytochemistry*, **54**: 183-189.
- Dougherty M. J., Guerin P. M., y Ward R. D. 1995. Identification of oviposition attractants for the sandfly *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: Psychodidae) in volatiles of faeces from vertebrates. *Physiological Entomology*, **20**: 23-32.
- Du YJ., Poppy G. M., Powell W., Pickett J. A., Wadhams L. J., y Woodcock C. M. 1998. Identification of semiochemicals released during aphid feeding that attract parasitoid *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology*, **24**: 1355-1368.
- Duarte D. S., Dolabela M. F., Salas C. E., Raslan D. S., Oliveiras A. B., Nenninger A., Wiedemann B., Lombardi J., y Lopes M. T. P. 2000. Chemical characterization and biological activity of *Macfadyena unguis-cati* (Bignoniaceae). *Journal of Pharmacy & Pharmacology*, **52**: 347-352.
- Dudai N., Ben-Ami M., Chaimovich R., y Chaimovitsh D. 2004. Essential oils as allelopathic agents: bioconversion of monoterpenes by germinating wheat seeds. *Acta Horticulturae*, **629**: 505-508.
- Duffey S. S. y Isman M. B. 1981. Inhibition of insect larval growth by phenolics in glandular trichomes of tomato leaves. *Experientia*, **37**: 574-576.

- Duru M. E., Cakir A., Kordali S., Zengin H., Harmandar M., Izumi S., y Hirata T. 2003. Chemical composition and antifungal properties of essential oils of three Pistacia species. *Fitoterapia*, **74**: 170-176.
- El-Ghorab A. H., El-Massry K. F., y Mansour A. F. 2003. Chemical composition, antifungal and radical scavenging activities of *Egyptian mandarin* petitgrain essential oil. *Bulletin of the National Research Centre (Cairo)*, **28**: 535-549.
- El-Massry K. F., El-Ghorab A. H., y Farouk A. 2002. Antioxidant activity and volatile components of Egyptian *Artemisia judaica* L. *Food Chemistry*, **79**: 331-336.
- El-Massry K. F., El-Ghorab A. H., Shaaban H. A., y Shibamoto T. 2009. Chemical compositions and antioxidant/antimicrobial activities of various samples prepared from *Schinus terebinthifolius* leaves cultivated in Egypt. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **57**: 5265-5270.
- El-Sawi S. A. 2003. Bioactive components from some Egyptian wild plants. *Bulletin of the National Research Centre (Cairo)*, **28**: 139-150.
- El-Shazly A. M. y Hussein K. T. 2004. Chemical analysis and biological activities of the essential oil of *Teucrium leucocladum* Boiss. (Lamiaceae). *Biochemical Systematics and Ecology*, **32**: 665-674.
- Elegbede J. A. y Gould M. N. 2002. Monoterpenes reduced adducts formation in rats exposed to aflatoxin B1. *African Journal of Biotechnology*, **1**: 46-49.
- Ellis M. D. y Baxendale F. P. 1997. Toxicity of seven monoterpenoids to tracheal mites (Acari: Tarsonemidae) and their honey bee (Hymenoptera: Apidae) hosts when applied as fumigants. *Journal of Economic Entomology*, **90**: 1087-1091.
- Eom S. H., Weston L. A., y Yang H.-S. 2006. An evaluation of the allelopathic potential of selected perennial groundcovers: foliar volatiles of catmint (*Nepeta x faassenii*) inhibit seedling growth. *Journal of Chemical Ecology*, **32**: 1835-1848.
- Erler F. y Tunc I. 2005. Monoterpenoids as fumigants against greenhouse pests: toxic, development and reproduction-inhibiting effects. *Zeitschrift Fur Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz*, **112**: 181-192.
- Esmaili A., Rustaiyan A., Nadimi M., Larijani K., Nadjafi F., Tabrizi L., Chalabian F., y Amiri H. 2008. Chemical composition and antibacterial activity of essential oils from leaves, stems and flowers of *Salvia reuterana* Boiss. grown in Iran. *Natural Product Research*, **22**: 516-520.
- Espinosa-García F. J. 2001. La diversidad de los metabolitos secundarios y la teoría de la defensa vegetal. In A. L. Anaya, F. J. Espinosa-García, & R. Cruz-Ortega (Eds.), *Relaciones Químicas entre Organismos. Aspectos Básicos y Perspectivas de su Aplicación*: 231-249. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México y Plaza y Valdés.
- Espinosa-García, F. J., García-Rodríguez, Y., Chávez-Zavala, F., Chávez-Zavala, A., and Delgado, G. Implicaciones de la variación en los fenotipos químicos de las poblaciones de plantas en su susceptibilidad a plagas y patógenos: el caso de *Persea americana* var. Hass. Ier. Congreso Mexicano y Latinoamericano del Aguacate, 46-57. 2001.
- Esteves I., Souza I. R., Rodrigues M., Cardoso L. G. V., Santos L. S., Sertie J. A. A., Perazzo F. F., Lima L. M., Schneedorf J. M., Bastos J. K., y Carvalho J. C. T. 2005. Gastric antiulcer and anti-inflammatory activities of the essential oil from *Casearia sylvestris* Sw. *Journal of Ethnopharmacology*, **101**: 191-196.

- Evans P. H., Bowers W. S., y Funk E. J. 1984. Identification of fungicidal and nematocidal components in the leaves of Piper beetle (Piperaceae). *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **32**: 1254-1256.
- Faleiro L., Miguel G. M., Guerrero C. A. C., y Brito J. M. C. 1999. Antimicrobial activity of essential oils of *Rosmarinus officinalis* L., *Thymus mastichina* (L.) L. *Spp mastichina* and *Thymus albicans* Hofmanns & Link. *Acta Horticulturae*, **501**: 45-48.
- Farag R. S., Shalaby A. S., El-Baroty G. A., Ibrahim N. A., Ali M. A., y Hassan E. M. 2004. Chemical and biological evaluation of the essential oils of different *Melaleuca* species. *Phytotherapy Research*, **18**: 30-35.
- Feeny P., Sachdev K., Rosenberry L., y Carter M. 1988. Luteolin 7-O-6 double arrow -O-malonyl- BETA -D-glucoside and trans- chlorogenic acid: oviposition stimulants for the black swallowtail butterfly. *Phytochemistry*, **27**: 3439-3448.
- Feitosa E. M. A., Arriaga A. M. C., Lemos T. L. G., Lima J. Q., Vasconcelos J. N., Oliveira M. C. F., Santiago G. M. P., y Nascimento R. F. 2007. *Zanthoxylum articulatum* Engler (Rutaceae) essential oil: chemical composition and larvicidal activity. *Journal of Essential Oil Research*, **19**: 384-386.
- Feo, V. de, Simone, F. de, and Digilio, M. C. Insecticide activity of *Guiera senegalensis* extracts. Atti convegno internazionale: Coltivazione e miglioramento di piante officinali, Trento, Italy, 2-3 giugno 1994 , 585-589. 1996. Trento, Italy, Istituto Sperimentale per l'Assestamento Forestale e per l'Alpicoltura.
- Feo V. de, Urrunaga S. E., Urrunaga S. R., y Pizza C. 2005. Composition and *in vitro* toxicity of the essential oil of *Tagetes terniflora* HBK. (Asteraceae). *Flavour and Fragrance Journal*, **20**: 89-92.
- Fereshteh E., Morteza Y., Dina A., Ali S., y Peyman S. 2005. Essential oil composition and antimicrobial activity of *Diplotaenia damavandica*. *Zeitschrift Fur Naturforschung, Section C, Biosciences*, **60**: 821-825.
- Finidori-Logli V., Bagneres A. G., y Clement J. L. 1996. Role of plant volatiles in the search for a host by parasitoid *Diglyphus isaea* (Hymenoptera: Eulophidae). *Journal of Chemical Ecology*, **22**: 541-558.
- Fischer N. H. 1991. Plant terpenoids as allelopathic agents. In J. B. Harbone & F. A. Tomes-Barberan (Eds.), *Ecological Chemistry and Biochemistry of Plant Terpenoids*: 377-399. Oxford: Clarendon Press.
- Flach A., Gregel B., Simionatto E., Silvia U. F. d., Zanatta N., Morel A. F., Linares C. E. B., y Alves S. H. 2002. Chemical analysis and antifungal activity of the essential oil of *Calea clematidea*. *Planta Medica*, **68**: 836-838.
- Flamini G., Mastroianni E., Cioni P. L., Morelli I., y Panizzi L. 1999. Essential oil from *Crithmum maritimum* grown in Liguria (Italy): seasonal variation and antimicrobial activity. *Journal of Essential Oil Research*, **11**: 788-792.
- Flath R. A., Cunningham R. T., Mon T. R., y John J. O. 1994. Additional male Mediterranean fruitfly (*Ceratitidis capitata* Wied.) attractants from angelica seed oil (*Angelica archangelica* L.). *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 1969-1984.
- Flint H. M., Salter S. S., y Walters S. 1979. Caryophyllene: an attractant for the green lacewing. *Environmental Entomology*, **8**: 1123-1125.
- Fontenelle R. O. S., Morais S. M., Brito E. H. S., Brillhante R. S. N., Cordeiro R. A., Nascimento N. R. F., Kerntopf M. R., Sidrim J. J. C., y Rocha M. F. G. 2008. Antifungal activity of essential oils of *Croton* species from the Brazilian *Caatinga* biome. *Journal of Applied Microbiology*, **104**: 1383-1390.

- Fontenelle R. O. S., Morais S. M., Brito E. H. S., Kerntopf M. R., Brilhante R. S. N., Cordeiro R. A., Tome A. R., Queiroz M. G. R., Nascimento N. R. F., Sidrim J. J. C., y Rocha M. F. G. 2007. Chemical composition, toxicological aspects and antifungal activity of essential oil from *Lippia sidoides* Cham. *Journal of Antimicrobial Chemotherapy*, **59**: 934-940.
- Fournier G., Hadjiakhoondi A., Leboeuf M., Cave A., Charles B., y Fourniat J. 1994. Volatile constituents of *Xylopiya frutescens*, *X. pynaertii* and *X. sericea*: chemical and biological study. *Phytotherapy Research*, **8**: 166-169.
- Fraga B. M., González-Coloma A., Gutiérrez C., y Terrero D. 1997. Insect Antifeedant Isoryanodane Diterpenes from *Persea indica*. *Journal of Natural Products*, **60**: 880-883.
- Fraga B. M. y Terrero D. 1996. Alkene-lactones and avocadofurans from *Persea indica*: a revision of the structure of majorenolide and related lactones. *Phytochemistry*, **41**: 229-232.
- Fraga B. M., Terrero D., Gutierrez C., y Gonzalez-Coloma A. 2001. Minor diterpenes from *Persea indica*: their antifeedant activity. *Phytochemistry*, **56**: 315-320.
- Fraser A. M., Mechaber W. L., y Hildebrand J. G. 2003. Electroantennographic and behavioral responses of the sphinx moth *Manduca sexta* to host plant headspace volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, **29**: 1813-1833.
- Fries L. L. M., Packovsky R. S., Safir G. R., y Siqueira J. O. 1997. Plant growth and arbuscular micorrhizal fungal colonization affected by exogenously applied phenolic compounds. *Journal of Chemical Ecology*, **23**: 1755-1767.
- Gangrade S. K., Shrivastava R. D., Sharma O. P., Moghe M. N., y Trivedi K. C. 1989. Evaluation of antibacterial properties of essential oils of *Ocimum* species. *Indian Perfumer*, **33**: 130-136.
- Gao Y., Jin Y.-J., Li H.-D., y Chen H.-J. 2005. Volatile organic compounds and their roles in bacteriostasis in five conifer species. *Journal of Integrative Plant Biology*, **47**: 499-507.
- Gardini F., Lanciotti R., Caccioni D. R. L., y Guerzoni M. E. 1997. Antifungal activity of hexanal as dependent on its vapor pressure. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **45**: 4297-4302.
- Geibel M. 1995. Sensitivity of the fungus *Cytospora personii* to the flavonoids of *Prunus cerasus*. *Phytochemistry*, **38**: 599-601.
- Gende L. B., Maggi M. D., Fritz R., Eguaras M. J., Bailac P. N., y Ponzi M. I. 2009. Antimicrobial activity of *Pimpinella anisum* and *Foeniculum vulgare* essential oils against *Paenibacillus larvae*. *Journal of Essential Oil Research*, **21**: 91-93.
- Ghumare S. S. y Mukherjee S. N. 2005. Absence of food aversion learning in the polyphagous noctuid, *Spodoptera litura* (F.) following intoxication by deleterious chemicals. *Journal of Insect Behavior*, **18**: 105-114.
- Gokte N., Maheshwari M. L., y Mathur V. K. 1991. Nematicidal activity of new essential oils against root-knot and cyst nematode species. *Indian Journal of Nematology*, **21**: 123-127.
- Gómez M. A., Saenz M. T., Garcia M. D., y Fernandez M. A. 1999. Study of the topical anti-inflammatory activity of *Achillea ageratum* on chronic and acute inflammation models. *Biosciences*, **54**: 937-941.

- Gonzaga W. de A., Weber A. D., Giacomelli S. R., Simionatto E., Dalcol I. I., Dessoy E. C. M., y Morel A. F. 2003. Composition and antibacterial activity of the essential oils from *Zanthoxylum rhoifolium*. *Planta Medica*, **69**: 773-775.
- González-Coloma A., Cabrera R., Castañera P., Gutiérrez C., y Fraga B. 1992. Insecticidal activity and diterpene content of *Persea indica*. *Phytochemistry*, **31**: 1549-1552.
- González-Coloma A., Cabrera R., Socorro A. R., y Fraga B. M. 1993. *Persea indica* as natural source of the insecticide ryanodol. *Phytochemistry*, **34**: 397-400.
- González-Coloma A., Gutierrez C., Hubner H., Achenbach H., Terrero D., y Fraga B. M. 1999. Selective insect antifeedant and toxic action of ryanoid diterpenes. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **47**: 4419-4424.
- González-Coloma A., Hernández M. G., Perales A., y Fraga B. M. 1990. Chemical ecology of Canarian laurel forest: toxic diterpenes from *Persea indica* (Lauraceae). *Journal of Chemical Ecology*, **16**: 2723-2733.
- González-Coloma A., Terrero D., Perales A., Escoubas P., y Fraga B. M. 1996. Insect antifeedant ryanodane diterpenes from *Persea indica*. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **44**: 296-300.
- Goren A. C., Topcu G., Bisel G., Bilsel M., Wilkinson J. M., y Cavanagh H. M. A. 2004. Analysis of essential oil of *Satureja thymbra* by hydrodistillation, thermal desorber, and headspace GC/MS techniques and its antimicrobial activity. *Natural Product Research*, **18**: 189-195.
- Gourine N., Yousfi M., Bombarda I., Nadjemi B., y Gaydou E. 2010. Seasonal variation of chemical composition and antioxidant activity of essential oil from *Pistacia atlantica* Desf. leaves. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, **87**: 157-166.
- Gourine N., Yousfi M., Nadjemi B., y Bombarda I. 2009. Chemical composition and antioxidant activity of essential oil of leaves of *Pistacia atlantica* Desf. from Algeria. *Asian Journal of Chemistry*, **21**: 1249-1257.
- Govinden-Soulange J., Magan N., Gurib-Fakim A., Gauvin A., Smadja J., y Kodja H. 2004. Chemical composition and in vitro antimicrobial activities of the essential oils from endemic *Psiadia* species growing in Mauritius. *Biological & Pharmaceutical Bulletin*, **27**: 1814-1818.
- Greche H., Hajjaji N., Ismaili-Alaoui M., Mrabet N., y Benjilali B. 2000. Chemical composition and antifungal properties of the essential oil of *Tanacetum annuum*. *Journal of Essential Oil Research*, **12**: 122-124.
- Greene-McDowelle D. M., Ingber B., Wright M. S., Zeringue H. J., Bhatnagar D. Jr., y Cleveland T. E. 1999. The effects of selected cotton-leaf volatiles on growth, development and aflatoxin production of *Aspergillus parasiticus*. *Toxicon*, **37**: 883-893.
- Gross J., Gabai M., y Lifshitz A. 1973. Carotenoids in pulp, peel and leaves of *Persea americana*. *Phytochemistry*, **12**: 2259-2663.
- Gross J., Gabai M., y Lifshitz A. 1974. Structures of some carotenoids from the pulp of *Persea americana*. *Phytochemistry*, **13**: 1917-1921.
- Gruber M. Y., Xu N., Grenkow L., Li X., Onyilagha J., Soroka J. J., Westcott N. D., y Hegedus D. D. 2009. Responses of the crucifer flea beetle to *Brassica* volatiles in an olfactometer. *Environmental Entomology*, **38**: 1467-1479.
- Guan W.-Q., Li S.-F., Yan R.-X., y Huang Y.-F. 2006. Comparison of composition and antifungal activity of *Artemisia argyi* Levl. et Vant inflorescence essential oil extracted by hydrodistillation and supercritical carbon dioxide. *Natural Product Research*, **20**: 992-998.

- Guevarra A. P., Espino M. P., Chua C., y Russel G. 1998. Anti-inflammatory principles of the leaves of *Persea americana* Mill. *Philippine Journal of Science*, **127**: 81-91.
- Gunawardena N. E. y Bandumathie M. K. 1993. Defensive secretion of rice bug, *Leptocoris oratorius* Fabricius, (Hemiptera: Coreidae): a unique chemical combination and its toxic, repellent, and alarm properties. *Journal of Chemical Ecology*, **19**: 851-861.
- Gunawardena N. E. y Dissanayake S. 2000. Identification, electrophysiological activity and behavioural bioassay. *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka*, **28**: 231-242.
- Gundidza M., Ghinyanganya F., Chagonda L., Pooter H. L. de., y Mavi S. 1994. Phytoconstituents and antimicrobial activity of the leaf essential oil of *Clausena anisata* (Willd.) J.D. Hook ex. Benth. *Flavour & Fragrance Journal*, **9**: 299-303.
- Hamada M., Uezu K., Matsushita J., Yamamoto S., y Kishino Y. 2002. Distribution and immune responses resulting from oral administration of D-limonene in rats. *Journal of Nutritional Science and Vitaminology*, **48**: 155-160.
- Hammer K. A., Carson C. F., y Riley T. V. 2003. Antifungal activity of the components of *Melaleuca alternifolia* (tea tree) oil. *Journal of Applied Microbiology*, **95**: 853-860.
- Hammerschmidt R. y Schultz J. C. 1996. Multiple defenses and signals in plant defense against pathogens and herbivores. *Recent Advances in Phytochemistry*, **30**: 121-154.
- Hanamanthagouda M. S., Kakkalameeli S. B., Naik P. M., Praveen N., Seetharamareddy H. R., y Murthy H. N. 2010. Essential oils of *Lavandula bipinnata* and their antimicrobial activities. *Food Chemistry*, **118**: 836-839.
- Hara Y. 1999. Antibacterial actions of tea polyphenols and their practical applications in humans. *Phytochemicals and Phytopharmaceuticals*, 214-221.
- Harborne J. B. 1988. The flavonoids: Advances in research since 1980. In J. B. Harbone (Ed.), *Introduction to Ecological Biochemistry*: London: Chapman and Hall.
- Harborne J. B. 1991. Recent advances in the ecological chemistry of plant terpenoids. In J. B. Harbone & F. A. Tomes/Barberan (Eds.), *Ecological Chemistry and Biochemistry of Plant Terpenoids*: 399-426. Oxford: Clarendon Press.
- Hayes A. J., Leach D. N., Markham J. L., y Markovic B. 1997. In vitro cytotoxicity of Australian tea tree oil using human cell lines. *Journal of Essential Oil Research*, **9**: 575-582.
- He L., Mo H.-B., Hadisusilo S., Qureshi A. A., y Elson C. E. 1997. Isoprenoids suppress the growth of murine B16 melanomas in vitro and in vivo. *Journal of Nutrition*, **127**: 668-674.
- Hegazi A. G., El-Hady F. K. A., y Abd-Allah F. A. M. 2000. Chemical composition and antimicrobial activity of European propolis. *Biosciences*, **55**: 70-75.
- Hern A. y Dorn S. 1999. Sexual dimorphism in the olfactory orientation of adult *Cydia pomonella* in response to alpha-farnesene. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **92**: 63-72.
- Hernandez T., Canales M., Avila J. G., Garcia A. M., Martinez A., Caballero J., Vivar A. R. d., y Lira R. 2005. Composition and antibacterial activity of essential oil of *Lantana achyranthifolia* Desf. (Verbenaceae). *Journal of Ethnopharmacology*, **96**: 551-554.
- Hernandez T., Canales M., Terana B., Avila O., Duran A., Garcia A. M., Hernandez H., Angeles-Lopez O., Fernandez-Araiza M., y Avila G. 2007. Antimicrobial activity of the essential oil and extracts of *Cordia curassavica* (Boraginaceae). *Journal of Ethnopharmacology*, **111**: 137-141.

- Hernandez-Terrones M. G., Morais S. A. L., Ferreira S., Santos D. Q., Nascimento E. A., y Chang R. 2007. Phytochemistry and allelopathic study of *Pterodon emarginatus* stem extract. *Planta Daninha*, **25**: 755-762.
- Higashimoto M., Yamamoto H., Kinouchi T., y Ohnishi Y. 1998. Inhibitory effects of citrus fruits on the mutagenicity of 1-methyl-1,2,3,4-tetrahydro-beta-carboline-3-carboxylic acid treated with nitrite in the presence of ethanol. *Mutation Research*, **415**: 219-226.
- Hitokoto H., Morozumi S., Wauke T., Sakai S., y Kurata H. 1980. Inhibitory effects of spices on growth and toxin production of toxigenic fungi. *Applied & Environmental Microbiology*, **39**: 818-822.
- Hofstetter R. W., Mahfouz J. B., Klepzig K. D., y Ayres M. P. 2005. Effects of tree phytochemistry on the interactions among endophloedic fungi associated with the southern pine beetle. *Journal of Chemical Ecology*, **31**: 539-560.
- Hori M. y Komatsu H. 1997. Repellency of rosemary oil and its components against the onion aphid, *Neotoxoptera formosana* (Takahashi) (Homoptera, Aphididae). *Applied Entomology & Zoology*, **32**: 303-310.
- Howard J. J. 1987. Biological activity of the secretion of *Edessa rufomarginata*, a Neotropical pentatomid. *Revista De Biologia Tropical*, **35**: 139-141.
- Huang X.-D. y Liu J.-Q. 2004. Chemical composition and antibacterial activities of the essential oil from the leaves of *Syzygium buxifolium*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, **12**: 233-236.
- Huber D. P. W., Gries R., Borden J. H., y Pierce H. D., Jr. 2000. A survey of antennal responses by five species of coniferophagous bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) to bark volatiles of six species of angiosperm trees. *Chemoecology*, **10**: 103-113.
- Hwang Y. S., Wu K. H., Kumamoto J., Axelrod H., y Mulla M. S. 1985. Isolation and identification of mosquito repellents in *Artemisia vulgaris*. *Journal of Chemical Ecology*, **11**: 1297-1306.
- Ibrahim H., Aziz A. N., Syamsir D. R., Nor Azah M. A., Mastura M., Rasadah M. A., y Awang K. 2009. Essential oils of *Alpinia conchigera* Griff. and their antimicrobial activities. *Food Chemistry*, **113**: 575-577.
- Ibrahim H., Svamsir D. R., Aziz A. N., Awang K., Azah M. A. N., Mastura M., y Ali R. M. 2009. Essential oils of *Elettariopsis curtisii* (Zingiberaceae) and their antimicrobial activities. *Journal of Essential Oil Research*, **21**: 464-466.
- Iraj R. y Abyaneh M. R. 2004. Inhibitory effects of Thyme oil on growth and aflatoxin production by *Aspergillus parasiticus*. *Food Control*, **15**: 479-483.
- Iraj R. y Mirmostafa S. A. 2003. Bacterial susceptibility to and chemical composition of essential oils from *Thymus kotschyanus* and *Thymus persicus*. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **51**: 2200-2205.
- Isman M. B., Matsuura H., McKinnon S. M., Durst T., Towers G. H. N., y Arnason J. T. 1996. Phytochemistry of the Meliaceae. So many terpenoids, so few insecticides. *Recent Advances in Phytochemistry*, **30**: 155-178.
- Jalil S., Mikhova B., Taskova R., Mitova M., Duddeck H., Choudhary M. I., y Atta-ur-Rahman 2003. *In vitro* anti-inflammatory effect of *Carthamus lanatus* L. *Zeitschrift Fur Naturforschung, Section C, Biosciences*, **58**: 830-832.
- Jallow M. F. A., Zalucki M. P., y Fitt G. P. 1999. Role of chemical cues from cotton in mediating host selection and oviposition behaviour in *Helipocarpa armigera* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Australian Journal of Entomology*, **38**: 359-366.

- Jayaprakasha G. K., Rao L. J. M., y Sakariah K. K. 2003. Volatile constituents from *Cinnamomum zeylanicum* fruit stalks and their antioxidant activities. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **51**: 4344-4348.
- Jirovets L., Buchbauer G., Ngassoum M. B., Ngamo L. T., y Adjoudji O. 2005a. Combined investigation of the chemical composition of essential oils of *Ocimum gratissimum* and *Xylopia aethiopica* from Cameroon and their insecticidal activities against stored maize pest *Sitophilus zeamais*. *Ernahrung*, **29**: 55-60.
- Jirovets L., Buchbauer G., Stoyanova A. S., Georgiev E. V., y Damianova S. T. 2005b. Composition, quality control and antimicrobial activity of the essential oil of cumin (*Cuminum cyminum* L.) seeds from Bulgaria that had been stored for up to 36 years. *International Journal of Food Science & Technology*, **40**: 305-310.
- Jirovets L., Buchbauer G., Stoyanova A. S., Georgiev E. V., y Damianova S. T. 2003. Composition, quality control, and antimicrobial activity of the essential oil of long-time stored dill (*Anethum graveolens* L.) seeds from Bulgaria. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **51**: 3854-3857.
- Jo H.-C. 2009. Acaricidal activity of (*E*) - anethole derived from *Illicium verum* and its analogues against *Dermanyssus gallinae* adults. *Korean Journal of Applied Entomology*, **48**: 263-268.
- John A. J., George V., Pradeep N. S., y Sethuraman M. G. 2008a. Chemical composition and antibacterial activity of the leaf, bark and fruit oils of *Neolitsea fischeri* Gamble. *Journal of Essential Oil Research*, **20**: 279-282.
- John A. J., Varughese G., Pradeep N. S., y Sethuraman M. G. 2008b. Composition and antibacterial activity of the leaf and fruit oils of *Pittosporum neelgherrense* Wight et Arn. *Journal of Essential Oil Research*, **20**: 380-382.
- John J. A., Jose J. O., George V., Pradeep N. S., y Sethuraman M. G. 2008. Volatile constituents and antibacterial activity of leaf oil of *Thottea ponmudiana* sivar. *Journal of Essential Oil Research*, **20**: 460-463.
- Jones C. G. y Firms R. D. 1991. On the evolution of plant secondary chemical diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B.*, **333**: 273-280.
- Jonsson M. y Anderson P. 1999. Electrophysiological response to herbivore-induced host plant volatiles in the moth *Spodoptera littoralis*. *Physiological Entomology*, **24**: 377-385.
- Joshi R. K., Pande C., Mujawar M. H. K., y Kholkute S. D. 2009. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Anaphalis nubigena* var. *monocephala*. *Natural Product Communications*, **4**: 993-996.
- Jovanovic T., Kitic D., Palic R., Stojanovic G., y Ristic M. 2005. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy from Serbia. *Flavour & Fragrance Journal*, **20**: 288-290.
- Juliani H. R., Jr., Biurrun F., Koroch A. R., Oliva M. M., Demo M. S., Trippi V. S., y Zygadlo J. A. 2002. Chemical constituents and antimicrobial activity of the essential oil of *Lantana xenica*. *Planta Medica*, **68**: 762-764.
- Juliao L. d. S., Bizzo H. R., Souza A. M., Lourenco M. C. S., Silva P. E. A., Tavares E. S., Rastrelli L., y Leitao S. G. 2009. Essential oils from two *Lantana* species with antimycobacterial activity. *Natural Product Communications*, **4**: 1733-1736.
- Jumean Z., Gries R., Unruh T., Rowland E., y Gries G. 2005a. Identification of the larval aggregation pheromone of codling moth, *Cydia pomonella*. *Journal of Chemical Ecology*, **31**: 911-924.

- Jumean Z., Rowland E., Judd G. J. R., y Gries G. 2004. Male and female *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Olethreutidae) larvae produce and respond to aggregation pheromone. *Canadian Entomologist*, **136**: 871-873.
- Jumean Z., Unruh T., Gries R., y Gries G. 2005b. *Mastrus ridibundus* parasitoids eavesdrop on cocoon-spinning codling moth, *Cydia pomonella*, larvae. *Naturwissenschaften*, **92**: 20-25.
- Juteau F., Masotti V., Bessiere J. M., Dherbomez M., y Viano J. 2002. Antibacterial and antioxidant activities of *Artemisia annua* essential oil. *Fitoterapia*, **73**: 532-535.
- Kaji I., Tatsuta M., Iishi H., Baba M., Inoue A., y Kasugai H. 2001. Inhibition by d-limonene of experimental hepatocarcinogenesis in Sprague-Dawley rats does not involve p21ras plasma membrane association. *International Journal of Cancer*, **93**: 441-444.
- Kalodera Z., Pepeljnjak S., Blazevic N., y Petrak T. 1997. Chemical composition and antimicrobial activity of *Tanacetum parthenium* essential oil. *Pharmazie*, **52**: 885-886.
- Kamatou G. P. P., Viljoen A. M., Gono-Bwalya A. B., Zyl R. L. v., Vuuren S. F. v., Lourens A. C. U., Baser K. H. C., Demirci B., Lindsey K. L., Staden J. v., y Steenkamp P. 2005. The in vitro pharmacological activities and a chemical investigation of three South African *Salvia* species. *Journal of Ethnopharmacology*, **102**: 382-390.
- Kapoor I. P. S., Singh B., Singh G., Heluani C. S. d., Lampasona M. P. d., y Catalan C. A. N. 2010. Chemistry and antioxidant activity of essential oil and oleoresins of black caraway (*Carum bulbocastanum*) fruits: Part 69. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **90**: 385-390.
- Karikome H., Mimaki Y., y Sashida Y. 1991. A butanolide and phenolics from *Machilus thunbergii*. *Phytochemistry*, **30**: 315-319.
- Kawagishi H., Fukumoto Y., Hatakeyama M., He P., Arimoto H., Matsuzawa T., Arimoto Y., Suganuma H., Inakuma T., y Sugiyama K. 2001. Liver injury suppressing compounds from avocado (*Persea americana*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **49**: 2215-2221.
- Kawai S. 2003. Anticancer effect of citrus essential oil. [Japanese]. *Aroma Research*, **4**: 108-115.
- Kawaree R., Okonogi S., Chowwanapoonpohn S., y Phutdhawong W. 2008. Chemical composition and antioxidant evaluation of volatile oils from Thai medicinal plants. *Acta Horticulturae*, **786**: 209-215.
- Kazarinova N. V., Tkachenko K. G., Muzychenko L. M., Safonova N. G., Tkachev A. V., y Koroljuk E. A. 2002. Component composition and analysis of antibiotic activity of essential oil of *Origanum vulgare* L. grown in certain regions of West Siberia. *Rastitel'nye Resursy*, **38**: 99-103.
- Kennedy B. H. 1979. The effect of multilure on parasites of the European elm bark beetle, *Scolytus multistriatus*. *Bulletin of the Entomological Society of America*, **25**: 116-118.
- Khalighi-Sigaroodi F., Abbas H., Shahverdi A. R., Vali-Allah M., y Abbas S. 2005. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Ferulago bernardii* Tomk. and M. Pimen. *DARU - Journal of Faculty of Pharmacy, Tehran University of Medical Sciences*, **13**: 100-104.
- Khaliq-uz-Zaman S. M., Shameel S., Shameel M., Leghari S. M., y Ahmad V. U. 1998. Bioactive compounds in *Chara corallina* var. *Wallichii* (A. BR.) R.D. Wood (Charophyta). *Pakistan Journal of Botany*, **30**: 19-31.

- Khokra S. L., Prakash O., Jain S., Aneja K. R., y Yogita Dhingra 2008. Essential oil composition y antibacterial studies of *Vitex negundo* Linn. extracts. *Indian Journal of Pharmaceutical Sciences*, **70**: 522-526.
- Kifle H., Seyoum A., Asres K., Mazumder A., y Bucar F. 2007. Composition, antimicrobial and free-radical scavenging properties of the essential oil of Damakese (*Ocimum lamiifolium*): a popular home remedy in Ethiopia. *International Journal of Essential Oil Therapeutics*, **1**: 110-116.
- Kim D.-H. y Ahn Y.-J. 2001. Contact and fumigant activities of constituents of *Foeniculum vulgare* fruit against three coleopteran stored-product insects. *Pest Management Science*, **57**: 301-306.
- Kim H.-K., Kang E.-J., Kang B.-J., Park K.-J., y Ko B.-S. 1998. Isolation of anti-herpes simplex virus type 1 (HSV-1) component from *Thujae orientalis* Semen Korean. *Korean Journal of Pharmacognosy*, **29**: 277-282.
- Kim O.-K., Murakami A., Nakamura Y., Takeda N., Yoshizumi H., y Ohigashi H. 2000. Novel nitric oxide and superoxide generation inhibitors, persenone A and B, from avocado fruit. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **48**: 1557-1563.
- Kim Y.-O. y Cho Y.-D. 2000. Growth inhibition in suspension-cultured soybean cells in the presence of ferulic acid is mediated through spermine accumulation. *Journal of Plant Physiology*, **156**: 133-136.
- Kinjo K., Doufuku Y., y Yaga S. 1988. Termicidal substances from the wood of *Chamaecyparis obtusa*. *Journal of the Japan Wood Research Society*, **34**: 451-455.
- Kleinhentz M., Jactel H., y Menassieu P. 1999. Terpene attractant candidates of *Dioryctria sylvestrella* in Maritime pine (*Pinus pinaster*) oleoresin, needles, liber, and headspace samples. *Journal of Chemical Ecology*, **25**: 2741-2756.
- Klochkov S. G., Kozlovskii I., y Pushin A. N. 1989. Isolation and identification of a trail attractant for the termite *Reticulitermes lucifungus* from the plant *Zizyphus jujuba*. *Chemistry of Natural Compounds*, **25**: 361-363.
- Knudson J. T., Tollsten L., y Bergstrom G. 1993. Floral scents-a checklist of volatile compounds isolated by headspace techniques. *Phytochemistry*, **33**: 253-280.
- Kobaisy M., Tellez M. R., Dayan F. E., y Duke S. O. 2002. Phytotoxicity and volatile constituents from leaves of *Callicarpa japonica* Thunb. *Phytochemistry*, **61**: 37-40.
- Kofinas C., Chinou J., Harvala A., y Gally A. 1993. Composition and antibacterial activity of the essential oil of *Tordylium apulum* L. *Journal of Essential Oil Research*, **5**: 33-36.
- Kong C.-H., Hu F., Liang W.-J., Peng W., y Jiang Y. 2004. Allelopathy potential of *Ageratum conyzoides* at various growth stages in different habitats. *Allelopathy Journal*, **13**: 233-240.
- Kordali S., Cakir A., Mavi A., Kilic H., y Yildirim A. 2005a. Screening of chemical composition and antifungal and antioxidant activities of the essential oils from three Turkish *Artemisia* species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **53**: 1408-1416.
- Kordali S., Kotan R., Mavi A., Cakir A., Ala A., y Yildirim A. 2005b. Determination of the chemical composition and antioxidant activity of the essential oil of *Artemisia dracunculus* and of the antifungal and antibacterial activities of Turkish *Artemisia absinthium*, *A. dracunculus*, *Artemisia santonicum*, and *Artemisia spicigera* essential oils. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **53**: 9452-9458.
- Koschier E. H., Sedy K. A., y Novak J. 2002. Influence of plant volatiles on feeding damage caused by the anion thrips *Thrips tabaci*. *Crop Protection*, **21**: 419-425.

- Kowalczyk A. y Krzyzanowska J. 1999. Preliminary antifungal activity of some Dipsacaceae family plants. *Herba Polonica*, **45**: 101-107.
- Kruthiventi A. K. y Krishnaswamy N. R. 2000. Constituents of the flowers of *Persea gratissima*. *Fitoterapia*, **71**: 94-96.
- Kurade N. P., Jaitak V., Kaul V. K., y Sharma O. P. 2010. Chemical composition and antibacterial activity of essential oils of *Lantana camara*, *Ageratum houstonianum* and *Eupatorium adenophorum*. *Pharmaceutical Biology*, **48**: 539-544.
- La Forge F. B. 1916. D-mannoketoheptose, a new sugar from the avocado. *The Journal of Biological Chemistry*, **28**: 511-522.
- Lago J. H. G., Avila Junior P. d., Aquino E. M. d., Moreno P. R. H., Ohara M. T., Limberger R. P., Apel M. A., y Henriques A. T. 2004. Volatile oils from leaves and stem barks of *Cedrela fissilis* (Meliaceae): chemical composition and antibacterial activities. *Flavour and Fragrance Journal*, **19**: 448-451.
- Lago J. H. G., Soares M. G., Batista-Pereira L. G., Silva M. F. G. F., Correa A. G., Fernandes J. B., Vieira P. C., y Roque N. F. 2006. Volatile oil from *Guarea macrophylla* ssp. *tuberculata*: seasonal variation and electroantennographic detection by *Hypsipyla grandella*. *Phytochemistry*, **67**: 589-594.
- Lakshmi V. y Keshri G. 1998. Chemical investigation of *Verbena bonariensis* and its antifertility activity. *Journal of Medicinal & Aromatic Plant Sciences*, **20**: 1003-1004.
- Langenheim J. H. 1969. Amber: a Botanical Inquiry. *Science*, **163**: 1157-1168.
- Laurent D., Vilaseca L. A., Chantraine J. M., Ballivian C., Saavedra G., y Ibanez R. 1997. Insecticidal activity of essential oils on *Triatoma infestans*. *Phytotherapy Research*, **11**: 285-290.
- Lawler I. R., Stapley J., Foley W. J., y Eschler B. M. 1999. Ecological example of conditioned flavor aversion in plant-herbivore interactions: effect of terpenes of Eucalyptus leaves on feeding by common ringtail and brushtail possums. *Journal of Chemical Ecology*, **25**: 401-415.
- Leal W. S., Panizzi A. R., y Niva C. C. 1994. Alarm pheromone system of leaf-footed bug *Leptoglossus zonatus* (Heteroptera: Coreidae). *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 1209-1216.
- Lee S.-K., Tsao R., Peterson C., y Coats J. R. 1997. Insecticidal activity of monoterpenoids to western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) twospotted spider mite (Acari: Tetranychidae), and house fly (Diptera: Muscidae). *Journal of Economic Entomology*, **90**: 883-892.
- Lehman M. E. y Blum U. 1999a. Evaluation of ferulic acid uptake as a measurement of allelochemical dose: effective concentration. *Journal of Chemical Ecology*, **25**: 2585-2600.
- Lehman M. E. y Blum U. 1999b. Influence of pretreatment stresses on inhibitory effects of ferulic acid, an allelopathic phenolic acid. *Journal of Chemical Ecology*, **25**: 1517-1529.
- Lenfeld J., Motl O., y Trka A. 1986. Anti-inflammatory activity of extracts from *Conyza canadensis*. *Pharmazie*, **41**: 268-269.
- Lewis K. R. 1972. The terpenes of Virginia Pine (*Pinus virginiana* Mill), with investigations of their attractancy to the Southern Pine beetle (*Dendroctonus frontalis* Zimm.). *Dissertation Abstracts International*, **B. 32**: 7090.
- Li G., Ju H. K., Chang H.-W., Jahng Y., Lee S.-H., y Son J.-K. 2003. Melanin biosynthesis inhibitors from the bark of *Machilus thunbergii*. *Biological & Pharmaceutical Bulletin*, **26**: 1039-1041.

- Li G., Lee C.-S., Woo M.-H., Lee S.-H., Chang H.-W., y Son J.-K. 2004. Lignans from the bark of *Machilus thunbergii* and their DNA topoisomerase I and II inhibition and cytotoxicity. *Biological & Pharmaceutical Bulletin*, **27**: 1147-1150.
- Liao S. 1999. Mortality and repellency effects of essential oils from citrus the housefly and German cockroach. *Chinese Journal of Entomology*, **19**: 153-160.
- Liu X., Sievert J., Arpaia M. L., y Madore M. A. 2002. Postulated physiological roles of the seven-carbon sugars, mannoheptulose, and perseitol in avocado. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **127**: 108-114.
- Liu Z.-M., Huang C.-J., Tian Y.-H., y Xu W.-R. 2009. Studies on the chemical components and antimicrobial activities of volatile oil from *Illicium verum* Hook. f. *China Condiment*, **10**: 52-55.
- Lopes-Lutz D., Alviano D. S., Alviano C. S., y Kolodziejczyk P. P. 2008. Screening of chemical composition, antimicrobial and antioxidant activities of *Artemisia* essential oils. *Phytochemistry*, **69**: 1732-1738.
- Lopez M. D., Jordan M. J., y Pascual-Villalobos M. J. 2008. Toxic compounds in essential oils of coriander, caraway and basil active against stored rice pests. *Journal of Stored Products Research*, **44**: 273-278.
- Loughrin J. H., Potter D. A., y Hamilton-Kemp T. R. 1998. Attraction of Japanese beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) to host plant volatiles in field trapping experiments. *Environmental Entomology*, **27**: 395-400.
- Lourens A. C. U., Reddy D., Baser K. H. C., Viljoen A. M., y Vuuren S. F. v. 2004. In vitro biological activity and essential oil composition of four indigenous South African *Helichrysum* species. *Journal of Ethnopharmacology*, **95**: 253-258.
- Luik A., Ochsner P., y Jensen T. S. 1999. Olfactory responses of seed wasp *Megastigmus pinus* parfitt and *Megastigmus rafni* Hoffmeyer (Hym., Torymidae) to host-tree odours and some monoterpenes. *Journal of Applied Entomology*, **123**: 561-567.
- Ma W. W., Anderson J. E., Chang C. J., Smith D. L., y McLaughlin J. L. 1989. Majoranolide and majorynolide: a new pair of cytotoxic and pesticidal alkene-alkyne delta-lactones from *Persea major*. *Journal of Natural Products*, **52**: 1263-1266.
- Ma W. W., Anderson J. E., Chang C. J., Smith D. L., y McLaughlin J. L. 1990. Majoranolide: a delta-lactone from *Persea major*. *Phytochemistry*, **29**: 2698-2699.
- Ma Z.-Q., Feng J.-T., Huang S.-Z., y Zhang X. 2004. The effect of terpinen-4-ol on several enzymes in housefly, *Musca domestica* [En chino]. *Acta Phytophylacica Sinica*, **31**: 283-288.
- Ma Z.-Q. y Zhang X. 2004. Insecticidal activity of terpinen-4-ol against larvae of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). [En chino]. *Acta Entomologica Sinica*, **47**: 329-333.
- Maatooq G. T., Stumpf D. K., Hoffmann J. J., Hutter L. K., y Timmermann B. N. 1996. Antifungal eudesmanoids from *Parthenium argentatum* x *P. tomentosum*. *Phytochemistry*, **41**: 519-524.
- Maeda T., Takabayashi J., Yano S., y Takafuji A. 1998. Factors affecting the resident time of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on a prey patch. *Applied Entomology & Zoology*, **33**: 573-576.
- Maganga M. E., Gries G., y Gries R. 1996. Repellency of various oils and pine oil constituents to house flies (Diptera: Muscidae). *Environmental Entomology*, **25**: 1182-1187.

- Maggi F., Cecchini C., Cresci A., Coman M. M., Tirillini B., Sagratini G., y Papa F. 2009. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oil from *Ferula glauca* L. (*F. communis* L. subsp. *glauca*) growing in Marche (central Italy). *Fitoterapia*, **80**: 68-72.
- Magiatis P., Melliou E., Skaltsounis A. L., Chinou I. B., y Mitaku S. 1999. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oils of *Pistacia lentiscus* var. Chia. *Planta Medica*, **65**: 749-752.
- Magina M. D. A., Dalmarco E. M., Wisniewski Junior A., Simionatto E. L., Dalmarco J. B., Pizzolatti M. G., y Brighente I. M. C. 2009. Chemical composition and antibacterial activity of essential oils of *Eugenia species*. *Journal of Natural Medicines*, **63**: 345-350.
- Maia A. I. V., Torres M. C. M., Pessoa O. D. L., Menezes J. E. S. A. d., Costa S. M. O., Nogueira V. L. R., Melo V. M. M., Souza E. B. d., Cavalcante M. G. B., y Albuquerque M. R. J. R. 2010. Volatile leaf oils of *Vernonia brasiliensis* and *Vernonia remotiflora*: chemical composition and biological activity. *Quimica Nova*, **33**: 584-586.
- Makhmoor H. D. y Singh S. T. 1998. Effective concentration of methyl eugenol for the control of guava fruit fly, *Dacus dorsalis* Hendel in guava orchard. *Annals of Plant Protection Sciences*, **6**: 165-169.
- Mamta S., Kavita S., y Srivastava A. K. 1994. Toximetric studies of some terpenoids against *Trichophyton mentagrophytes* (Robin) Blanchard. *Journal of Living World*, **1**: 146-151.
- Mananjarasoa E., Rakotovafo M., Ramanoelina A. R. P., Andriantsiferana M. H., y Ravaonindrina N. 1998. Composition and antimicrobial activity of leaf oil of *Pittosporum senecioideum* var. *Coursii* Cufodontis. *Journal of Essential Oil Research*, **10**: 459-462.
- Manjunatha M., Pickett J. A., Wadhams L. J., y Nazzi F. 1998. Response of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* and its predator *Amblyseius cucumeris* to chrysanthemum volatiles in olfactometer and greenhouse trials. *Insect Science & Application*, **18**: 139-144.
- Marongiu B., Piras A., Porcedda S., Falconieri D., Goncalves M. J., Salgueiro L., Maxia A., y Lai R. 2010. Extraction, separation and isolation of volatiles from *Vitex agnus-castus* L. (Verbenaceae) wild species of Sardinia, Italy, by supercritical CO₂. *Natural Product Research*, **24**: 569-579.
- Matsusaka Y., Kawabata J., y Kasai T. 2003. Antioxidative constituents in avocado (*Persea americana* Mill.) seeds. *Journal of the Japanese Society for Food Science and Technology*, **50**: 550-552.
- Mayachiew P. y Devahastin S. 2008. Antimicrobial and antioxidant activities of Indian gooseberry and galangal extracts. *LWT - Food Science and Technology*, **41**: 1153-1159.
- McBrien H. L., Millar J. G., Rice R. E., McElfresh J. S., Cullen E., y Zalom F. G. 2002. Sex attractant pheromone of the red-shouldered stink bug *Thyanta pallidovirens*: a pheromone blend with multiple redundant components. *Journal of Chemical Ecology*, **28**: 1797-1818.
- McDaniel C. A. 1989. Major termiticidal components of heartwood of Port-Oxford-cedar, *Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murr.) Parl. *Material Und Organismen*, **24**: 1-15.
- McKeehen J. D., Busch R. H., y Fulcher R. G. 1999. Evaluation of wheat (*Triticum aestivum* L.) phenolic acids during grain development and their contribution to *Fusarium* resistance. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **47**: 1476-1482.

- McKey D. D. 1974. Adaptive patterns in alkaloid physiology. *The American Naturalist*, **108**: 305-320.
- McKey D. D. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. In G. A. Rosenthal y D. H. Janzen (eds.), *Herbivores: Their interactions with secondary plant metabolites*: 55-133. New York: Academic.
- Meccia G., Rojas L. B., Velasco J., Diaz T., y Usubillaga A. 2007. Composition and antibacterial screening of the essential oils of leaves and roots of *Espeletiopsis angustifolia* Cuatrec. *Natural Product Communications*, **2**: 1221-1224.
- Meccia G., Rojas L. B., Velasco J., Diaz T., Usubillaga A., Arzola J. C., y Ramos S. 2009. Chemical composition and antibacterial activity of the essential oil of *Cordia verbenacea* from the Venezuelan Andes. *Natural Product Communications*, **4**: 1119-1122.
- Medina A. L., Lucero M. E., Holguin F. O., Estell R. E., Posakony J. J., Simon J., y O'Connell M. A. 2005. Composition and antimicrobial activity of *Anemopsis californica* leaf oil. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **53**: 8694-8698.
- Medini H., Marzouki H., Chemli R., y Marongiu B. 2008. Chemical characterization and evaluation of biological activity of essential oil of *Juniperus phoenicea* of Tunisia. *Journal of Essential Oil-Bearing Plants*, **11**: 233-241.
- Melliou E., Stratis E., y Chinou I. 2007. Volatile constituents of propolis from various regions of Greece - antimicrobial activity. *Food Chemistry*, **103**: 375-380.
- Miller D. R. y Borden J. H. 2000. Dose-dependent and species-specific responses of pine bark beetles (Coleoptera:Scolytidae) to monoterpenes in association with pheromones. *Canadian Entomologist*, **132**: 183-195.
- Minks A. K. y Deventer P. V. 1978. Phenological observations of elm bark beetles with attractant traps in the Netherlands during 1975 and 1976. *Dutch. Nederlands Bosbouw Tijdschrift*, **50**: 151-158.
- Mirjana S. y Nada B. 2004. Chemical composition and antimicrobial variability of *Satureja montana* L. essential oils produced during ontogenesis. *Journal of Essential Oil Research*, **16**: 387-391.
- Mirjana S., Nada B., y Valerija D. 2004. Variability of *Satureja cuneifolia* Ten. essential oils and their antimicrobial activity depending on stage of development. *European Food Research and Technology*, **218**: 367-371.
- Miyazawa M., Ota H., Ishikawa Y., y Kameoka H. 1993. An insecticidal compound from *Illicium verum*. *Chemistry Express*, **8**: 437-440.
- Momin R. A., Ramsewak R. S., y Nair M. G. 2000. Bioactive compounds and 1,3-di[(*cis*)-9-octadecenoyl]-2-[(*cis,cis*)-9,12-octadecadienoyl]glycerol from *Apium graveolens* L. seeds. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **48**: 3785-3788.
- Montes M., Valenzuela L., y Wilkomirsky T. 1981. Sur la composition de l'essence de *Persea americana*. *Planta Medica*, **42**: 306-308.
- Morales-Yuste M., Morillas-Marquez F., Martin-Sanchez J., Valero-Lopez A., y Navarro-Moll M. C. 2010. Activity of (-) alpha -bisabolol against *Leishmania infantum* promastigotes. *Phytomedicine*, **17**: 279-281.
- Moreno P. R. H., Lima M. E. L., Caruzo M. B. R., Torres D. S. C., Cordeiro I., y Young M. C. M. 2009. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oil from *Croton heterocalyx* Baill. (Euphorbiaceae s.s.) leaves. *Journal of Essential Oil Research*, **21**: 190-192.

- Moreno P. R. H., Poser G. L. v., Rates S. M. K., Yoshida M., Gottlieb O. R., Souza I. A., y Henriques A. T. 1993. Chemical constituents and antitumour activity of *Nectandra grandiflora*. *International Journal of Pharmacognosy*, **31**: 189-192.
- Moretti M. D. L., Peana A. T., y Satta M. 1997. A study on anti-inflammatory and peripheral analgesic action of *Salvia sclarea* oil and its main components. *Journal of Essential Oil Research*, **9**: 199-204.
- Morozumi S., Wauke T., Kudoh Y., y Hitokoto H. 1989. Antifungal effects of commercial foods and spices, and their components. Mycotoxins and phycotoxins. *Elsevier Science Publishers B.V*, **88**: 155-160.
- Moustafa A. M. Y. 2007. Chemical composition and antifungal activity of the essential oil of *Schinus terebenthifolius* of Egyptian origin. *International Journal of Essential Oil Therapeutics*, **1**: 91-95.
- Murakoshi S., Isogai A., Chang C. F., Kamikado T., Sakurai A., y Tamura S. 1976. Effects of two components from the avocado leaves (*Persea americana* Mill) and the related compounds on the growth of silkworm larvae, *Bombyx mori* L. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, **20**: 87-91.
- Muroi H. y Kubo I. 1993. Combination effects of antibacterial compounds in green tea flavor against *Streptococcus mutans*. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **41**: 1102-1105.
- Mwangi J. W., Addae-Mensah I., Murjuki G., Munavu R., Lwande W., y Hassanali A. 1992. Essential oils of Lippia species in Kenya. IV: Maize weevil (*Sitophilus zeamais*) repellancy and larvicidal activity. *International Journal of Pharmacognosy*, **30**: 9-16.
- Ndiege I. O., Budenberg W. J., Lwande W., y Hassanali A. 1991. Volatile components of banana pseudostem of a cultivar susceptible to the banana weevil. *Phytochemistry*, **30**: 3929-3930.
- Nehme M. E., Keena M. A., Zhang A., Baker T. C., y Hoover K. 2009. Attraction of *Anoplophora glabripennis* to male-produced pheromone and plant volatiles. *Environmental Entomology*, **38**: 1745-1755.
- Neirotti E., Moscatelli M., y Tiscornia S. 1996. Antimicrobial activity of the limonene. *Arquivos De Biologia e Tecnologia*, **39**: 233-237.
- Ngamo T. S. L., Noudjou W. F., Ngassoum M. B., Mapongmestsem P. M., Boubakary A. B. A., Malaisse F., Haubruge E., Lognay G., y Hance T. 2007. Investigations on both chemical composition and insecticidal activities of essential oils of *Vepris heterophylla* (Rutaceae) from two localities of Northern Cameroon towards *Tribolium castaneum* (Herbst) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Research Journal of Biological Sciences*, **2**: 57-61.
- Nii H., Furukawa K., Iwakiri M., y Kubota T. 1983. Constituents of the essential oil from *Machilus thunbergii* Sieb. et Zucc. fruit. Part III. *Journal of the Agricultural Chemical Society of Japan*, **57**: 323-327.
- Nishida R., Ohsugi T., Kokubo S., y Fukami H. 1987. Oviposition stimulants of a Citrus-feeding swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L. *Experientia*, **43**: 342-344.
- Ntiamoah Y. A., Borden J. H., y Pierce H. D., Jr. 1996. Identity and bioactivity of oviposition deterrents in pine oil for the onion maggot, *Delia antiqua*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **79**: 219-226.
- Oberlies N. H., Rogers L. L., Martin J. M., y McLaughlin J. L. 1998. Cytotoxic and Insecticidal Constituents of the Unripe Fruit of *Persea americana*. *Journal of Natural Products*, **61**: 781-785.

- Ode P. J. 2006. Plant chemistry and natural enemy fitness: Effects on herbivore and natural enemy interactions. *Annual Review of Entomology*, **51**: 163-185.
- Oelrichs P. B., Ng J. C., Seawright A. A., Ward A., Schaffeler L., y MacLeod J. K. 1995. Isolation and identification of a compound from avocado (*Persea americana*) leaves which causes necrosis of the acinar epithelium of the lactating mammary gland and the myocardium. *Natural Toxins*, **3**: 344-349.
- Ogunbinu A. O., Ogunwande I. A., Flamini G., y Cioni P. L. 2007. Volatile compounds of *Persea americana* Mill from Nigeria. *Journal of Essential Oil-Bearing Plants*, **10**: 133-138.
- Ohigashi H. y Koshimizu K. 1976. Chavicol, as a larval-growth inhibitor, from *Viburnum japonicum* Spreng. *Agricultural & Biological Chemistry*, **40**: 2283-2287.
- Ohsaki A., Kubota T., y Asaka Y. 1990. Perseapicroside A, hexanorcucurbitacin-type glucopyranoside from *Persea mexicana*. *Phytochemistry*, **29**: 1330-1332.
- Oliva M. M., Demo M. S., Lopez A. G., Lopez M. L., y Zygadlo J. 2005. Antimicrobial activity and composition of *Hyptis mutabilis* essential oil. *Journal of Herbs, Spices & Medicinal Plants*, **11**: 57-63.
- Ortu S. 1995. The protection of citrus fruit against the Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata* Wiedemann). *Informatore Fitopatologico*, **45**: 10-16.
- Oshkaev A. Kh. 1977. Toxic properties of monoterpenes in relation to defoliators and cone and seed pests of conifers. *Lesnoi Zhurnal*, **5**: 28-30.
- Owlia P., Rasooli I., y Saderi H. 2007. Antistreptococcal and antioxidant activity of essential oil from *Matricaria chamomilla* L. *Research Journal of Biological Sciences*, **2**: 155-160.
- Owolabi M. S., Oladimeji M. O., Lajide L., Singh G., Marimuthu P., y Isidorov V. A. 2009. Bioactivity of three plant derived essential oils against the maize weevils *Sitophilus zeamais* (Motschulsky) and cowpea weevils *Callosobruchus maculatus* (Fabricius). *Electronic Journal of Environmental, Agricultural and Food Chemistry*, **8**: 828-835.
- Oyedemi O. A. y Afolayan A. J. 2005. Chemical composition and antibacterial activity of the essential oil of *Centella asiatica* growing in South Africa. *Pharmaceutical Biology*, **43**: 249-252.
- Ozbek H. 2005. The anti-inflammatory activity of the *Foeniculum vulgare* L. essential oil and investigation of its median lethal dose in rats and mice. *IJP - International Journal of Pharmacology*, **1**: 329-331.
- Ozek G., Ozek T., Iscan G., Baser K. H. C., Hamzaoglu E., y Duran A. 2007. Comparison of hydrodistillation and microdistillation methods for the analysis of fruit volatiles of *Prangos pabularia* Lindl., and evaluation of its antimicrobial activity. *South African Journal of Botany*, **73**: 563-569.
- Ozkan A. M. G., Demirci B., Demirci F., y Baser K. H. C. 2008. Composition and antimicrobial activity of essential oil of *Ferulago longistylis* Boiss. fruits. *Journal of Essential Oil Research*, **20**: 569-573.
- Ozturk S. y Ercisli S. 2006. Chemical composition and *in vitro* antibacterial activity of *Seseli libanotis*. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, **22**: 261-265.
- Pacciaroni A. d. V., Mongelli E., Ariza E. L., Romano A., Ciccia G., y Silva G. L. 2000. Bioactive constituents of *Conyza albida*. *Planta Medica*, **66**: 720-723.
- Palazzo M. C., Agius B. R., Wright B. S., Haber W. A., Moriarity D. M., y Setzer W. N. 2009a. Chemical compositions and cytotoxic activities of leaf essential oils of four

- Lauraceae tree species from Monteverde, Costa Rica. *Records of Natural Products*, **3**: 32-37.
- Palazzo M. C., Wright H. L., Agius B. R., Wright B. S., Moriarity D. M., Haber W. A., y Setzer W. N. 2009b. Chemical compositions and biological activities of leaf essential oils of six species of Annonaceae from Monteverde, Costa Rica. *Records of Natural Products*, **3**: 153-160.
- Pare P. W. y Tumlinson J. H. 1997. De novo biosynthesis of volatiles induced by insect herbivory in cotton plants. *Plant Physiology*, **114**: 1161-1167.
- Park B.-S., Choi W.-S., Kim J.-H., Kim K.-H., y Lee S.-E. 2005. Monoterpenes from thyme (*Thymus vulgaris*) as potential mosquito repellents. *Journal of the American Mosquito Control Association*, **21**: 80-83.
- Patel C. B., Patel K. G., y Saravaiya S. N. 1996. Doze and efficacy period of methyl eugenol to attract mango fruitfly, *Bactrocera dorsalis* Hendel. *Gujarat Agricultural University Research Journal*, **21**: 132-136.
- Paulo M. D. Q., Barbosa-Filho J. M., Lima E. O., Maia R. F., Barbosa R. d. C. B. B. C., y Kaplan M. A. C. 1992. Antimicrobial activity of benzyloquinoline alkaloids from *Annona salzmannii* D.C. *Journal of Ethnopharmacology*, **36**: 39-41.
- Pavlidou V., Karpouhtsis I., Franzios G., Zambetaki A., Scouras Z., y Mavragani-Tsipidou P. 2004. Insecticidal and genotoxic effects of essential oils of Greek sage, *Salvia fruticosa*, and mint, *Mentha pulegium*, on *Drosophila melanogaster* and *Bactrocera oleae* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Agricultural and Urban Entomology*, **21**: 39-49.
- Peacock J. W. y Cuthbert R. A. 1975. Pheromone-baited traps for detecting the smaller European elm bark beetle. *Cooperative Economic Insect Report.*, **25**: 497-500.
- Peacock J. W., Wright S. L., y Ford R. D. 1984. Elm volatiles increase attraction of *Scolytus multistriatus* (Coleoptera: Scolytidae) to multilure. *Environmental Entomology*, **13**: 394-398.
- Pearce G. T., Gore W. E., Silverstein R. M., Peacock J. W., Cuthbert R. A., Lanier G. N., y Simeone J. B. 1975. Chemical attractants for the smaller European elm bark beetle *Scolytus multistriatus* (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Chemical Ecology*, **1**: 115-124.
- Pelletier S. W. 1983. Alkaloids: Chemical and biological perspectives. *Alkaloids: Chemical and Biological Perspectives*: 1-31. New York: John Wiley & Sons.
- Pengelli A. 2003. Atimicrobial activity of lemon myrtle and tea tree oils. *Australian Journal of Medical Herbalism*, **15**: 9-11.
- Peres V. F., Moura D. J., Sperotto A. R. M., Damasceno F. C., Caramao E. B., Zini C. A., y Saffi J. 2009. Chemical composition and cytotoxic, mutagenic and genotoxic activities of the essential oil from *Piper gaudichaudianum* Kunth leaves. *Food and Chemical Toxicology*, **47**: 2389-2395.
- Perez C., Agnese A. M., y Cabrera J. L. 1999. The essential oil of *Senecio graveolens* (Compositae): chemical composition and antimicrobial activity tests. *Journal of Ethnopharmacology*, **66**: 91-96.
- Petrovic S., Pavlovic M., Maksimovic Z., Milenkovic M., Couladis M., Tzakou O., y Niketic M. 2009. Composition and antimicrobial activity of *Marrubium incanum* Desr. (Lamiaceae) essential oil. *Natural Product Communications*, **4**: 431-434.
- Pickett J. A. y Griffiths D. C. 1980. Composition of aphid alarm pheromones. *Journal of Chemical Ecology*, **6**: 349-360.

- Pina-Vaz C., Goncalves-Rodrigues A., Pinto E., Costa-de-Oliveira S., Tavares C., Salgueiro L., Cavaleiro C., Concalves M. J., y Martinez-deOliveira J. 2004. Antifungal activity of *Thymus* oils their major compounds. *Journal of the European Academy of Dermatology and Venereology*, **18**: 73-78.
- Pino J. A., Marbot R., Rosado A., y Fuentes V. 2004. Volatile components of avocado (*Persea americana* Mill.) cv. Moro grown in Cuba. *Journal of Essential Oil Research*, **16**: 139-140.
- Pino J. A., Rosado A., y Agüero J. 2000. Volatile components of avocado (*Persea americana* Mill.) fruits. *Journal of Essential Oil Research*, **12**: 377-378.
- Pitarokili D., Tzakou O., Couladis M., y Verykokidou E. 1999. Composition and antifungal activity of the essential oil of *Salvia ponifera* subsp. *Calycina* growing wild in Greece. *Journal of Essential Oil Research*, **11**: 655-659.
- Poor M. A. S., Rezaee M. B., y Moradshahi A. 2004. Study on antimicrobial effects of essential oil of *Zhumeria majdae* Rech. f. & Wendelbo. [Persian]]]. *Iranial Journal of Medicinal and Aromatic Plants Research*, **20**: 277-289.
- Pope T. W., Campbell C. A. M., Hardie J., y Wadhams L. J. 2007. Treating hop plants with (Z)-jasnone increases colonization by *Phorodon humuli* (Hemiptera: Aphididae) spring migrants. *Bulletin of Entomological Research*, **97**: 317-319.
- Popovic V., Petrovic S., Pavlovic M., Milenkovic M., Couladis M., Tzakou O., Duraki S., y Niketic M. 2010. Essential oil from the underground parts of *Laserpitium zernyi*: potential source of alpha -bisabolol and its antimicrobial activity. *Natural Product Communications*, **5**: 307-310.
- Pow, E. M., Bennison, J. A., Birkett, M. A., Luszniak, M. J., Manjunatha, M., Pickett, J. A., Segers, I. S., Wadhams, L. J., Wrdlow, L. R., and Woodcock, C. M. Behavioural responses of western flower thrips (*Frankliniella occidentalis*) to host plant volatiles. Sixth International Symposium on Thysanoptera, Akdeniz University, Antalya, Turkey, Akdeniz University, Faculty of Agriculture, Departament of Plant Protection , 121-128. 1999. Antalya, Turkey.
- Prabha T. N. y Patwardhan M. V. 1980. Polyphenols of Avocado (*Persea americana*) and Their Endogenous Oxidation. *Journal of Food Science and Technology*, **17**: 215-217.
- Prasitpan N., Patharakorn T., Sutthivaiyakit P., y Denrungruang P. 1996. Lignans from the bark of *Persea kurzii* Kosterm. *Kasetsart Journal, Natural Sciences*, **30**: 493-505.
- Prudent D., Perineau F., Bessiere J. M., Michel G. M., y Baccou J. C. 1995. Analysis of the essential oil of wild oregano from Martinique (*Coleus aromaticus* Benth) - evaluation of its bacteriostatic and fungistatic properties. *Journal of Essential Oil Research*, **7**: 165-173.
- Prusky D., Keen N. T., Sims J. J., y Midland S. L. 1982b. Possible involvement of an antifungal diene in the latency of *Colletotrichum gloeosporioides* on unripe avocado fruits. *Phytopathology*, **72**: 1578-1582.
- Prusky D., Keen N. T., Sims J. J., y Midland S. L. 1982a. Possible involvement of an antifungal diene in the latency of *Colletotrichum gloeosporioides* on unripe avocado fruits. *Phytopathology*, **72**: 1578-1582.
- Prusky D., Kobiler I., Jacoby B., Sims J. J., y Midland S. L. 1985. Inhibitors of avocado lipoxygenase: their possible relationship with the latency of *Colletotrichum glesporioides*. *Physiological Plant Pathology*, **27**: 269-279.

- Quintero A., Gonzalez C. N. d., Sanchez F., Usubillaga A., y Rojas L. 2003. Constituents and biological activity of *Citrus aurantium* amara L. essential oil. *Acta Horticulturae*, **597**: 115-117.
- Radusiene J., Judzentiene A., Peciulyte D., y Janulis V. 2007. Essential oil composition and antimicrobial assay of *Acorus calamus* leaves from different wild populations. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*, **5**: 37-44.
- Raffa K. F. y Klepzig K. D. 1992. Tree defense mechanisms against fungi associated with insect. In R. A. Blanchette y A. C. Giggs (Eds.), *Defense Mechanisms of Woody Plants against Fungi*: 354-390. Springer-Verlag. Berlin.
- Ragasa C. Y., Nacpil Z. D., Penalosa B. A., Coll J. C., y Rideout J. A. 1997. Antimutagen and antifungal compounds from *Cosmos caudatus*. [En filipino]. *Journal of Science*, **126**: 199-206.
- Raguso R. A. y Pichersky E. 1999. A day in the life of a linalool molecule: chemical communication in a plant-pollinator system. Part 1: linalool biosynthesis in flowering plants. *Plant Species Biology*, **14**: 95-120.
- Ramanandraibe V., Rakotovao M., Andriamaharavo R. N., Bessiere J. M., Ravaonindrina N., y Ramanoelina A. R. P. 2000. Composition and antimicrobial activity of the leaf and fruit essential oil of *Pittosporum viridiflorum* Culofondis var. *viridiflorum*. *Journal of Essential Oil Research*, **12**: 650-652.
- Rameshkumar K. B., Varughese G., y Sugathan Shiburaj 2007. Chemical constituents and antibacterial activity of the leaf oil of *Cinnamomum chemungianum* Mohan et Henry. *Journal of Essential Oil Research*, **19**: 98-100.
- Ramezani M., Behravan J., y Yazdinezhad A. 2004. Chemical composition and antimicrobial activity of the volatile oil of *Artemisia khorassanica* from Iran. *Pharmaceutical Biology*, **42**: 599-602.
- Ramos M. d. R., Jerz G., Villanueva S., Lopez-Dellamary F., Waibel R., y Winterhalter P. 2004. Two glucosylated abscisic acid derivatives from avocado seeds (*Persea americana* Mill. Lauraceae cv. Hass). *Phytochemistry*, **65**: 955-962.
- Ray D. P., Prem Dureja, y Walia S. 2008. Evaluation of marigold (*Tagetes erecta* L.) flower essential oil for antifeedant activity against *Spodoptera litura* F. *Pesticide Research Journal*, **20**: 10-12.
- Reddy M. V. B., Arul J., Angers P., y Couture L. 1999. Chitosan treatment of wheat seeds induces resistance to *Fusarium graminearum* and improves seed quality. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **47**: 1208-1216.
- Reddy S. N. y Rao S. S. R. 1999. Effect of hydroxy cinnamic acids on growth, nucleic acid, carbohydrate and nicotine content of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Indian Journal of Plant Physiology*, **4**: 167-170.
- Rehder V. L. G., Machado A. L. M., Delarmelina C., Sartoratto A., Figueira G. M., y Duarte M. C. T. 2004. Chemical composition and antimicrobial activity of essential oil from *Origanum applii* and *O. vulgare*. [Portuguese]. *Revista Brasileira De Plantas Medicinai*s, **6**: 67-71.
- Reichardt P. B., Brant J. P., Mattes B. R., Clausen T. P., Chapin III F. S., y Meyer M. 1990. Winter chemical defense of Alaskan balsam poplar against snowshoe hares. *Journal of Chemical Ecology*, **16**: 1941-1959.
- Reigosa M. J., Souto X. C., y González L. 1999. Effect of phenolic compounds on the germination of six weeds species. *Plant Growth Regulation*, **28**: 83-88.

- Rembold, H., Wallner, P., Kohne, A., Lateef, S. S., Grune, M., and Weigner, C. 1990. Mechanisms of host-plant resistance with special emphasis on biochemical factors. Chickpea in the nineties: proceedings of the second international workshop on chickpea improvement, 191-194.
- Rembold H., Wallner P., y Singh A. K. 1989. Attractiveness of volatile chickpea (*Cicer arietinum* L.) seed components to *Heliothis armigera* larvae (Lep., Noctuidae). *Journal of Applied Entomology*, **107**: 65-70.
- Renuka J., Shahla A., Rekha A., y Jain S. C. 1998. Phytochemistry and bioactivity of *Kirganelia reticulata*. *Journal of Medicinal & Aromatic Plant Sciences*, **20**: 740-741.
- Rhoades D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In G. A. Rosenthal y D. A. Jansen (Eds.), *Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites*: 3-54. New York: Academic Press.
- Ribeiro V. L. S., Rolim V., Bordignon S., Henriques A. T., Dorneles G. G., Limberger R. P., y Poser G. v. 2008. Chemical composition and larvicidal properties of the essential oils from *Drimys brasiliensis* Miers (Winteraceae) on the cattle tick *Rhipicephalus (Boophilus) microplus* and the brown dog tick *Rhipicephalus sanguineus*. *Parasitology Research*, **102**: 531-535.
- Ricci D., Fraternali D., Giamperi L., Bucchini A., Epifano F., Burini G., y Curini M. 2005. Chemical composition, antimicrobial and antioxidant activity of the essential oil of *Teucrium marum* (Lamiaceae). *Journal of Ethnopharmacology*, **98**: 195-200.
- Riffle M. S., Waller G. R., Murray D. S., y Sgaramello R. P. 1990. Devils-claw (*Proboscidea louisianica*), essential oil and its components. Potential allelochemical agents on cotton and wheat. *Journal of Chemical Ecology*, **16**: 1927-1940.
- Robacker D. C., Warfield W. C., y Flath R. A. 1992. A four-component attractant for the Mexican fruit fly, *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae), from host fruit. *Journal of Chemical Ecology*, **18**: 1239-1254.
- Rocha N. F. M., Venancio E. T., Moura B. A., Silva M. I. G., Aquino Neto M. R., Rios E. R. V., Sousa D. P. d., Vasconcelos S. M. M., Fonteles M. M. d. F., y Sousa F. C. F. d. 2010. Gastroprotection of (-)- alpha -bisabolol on acute gastric mucosal lesions in mice: the possible involved pharmacological mechanisms. *Fundamental & Clinical Pharmacology*, **24**: 63-71.
- Rodov V., Ben-Yehoshua S., Fang D. Q., Kim J. J., y Ashkenazi R. 1995. Preformed antifungal compounds of lemon fruit: citral and its relation to disease resistance. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **43**: 1057-1061.
- Rodrigues M. O., Alves P. B., Nogueira P. C. L., Machado S. M. F., Moraes V. R. S., Ribeiro A. d. S., Silva E. S., y Feitosa J. G. R. 2009. Volatile constituents and antibacterial activity from seeds of *Bowdichia virgilioides* Kunt. *Journal of Essential Oil Research*, **21**: 286-288.
- Rodríguez-Saona C., Millar J. G., Maynard D. F., y Trumble J. T. 1998a. Novel antifeedant and insecticidal compounds from avocado idioblast cell oil. *Journal of Chemical Ecology*, **24**: 867-889.
- Rodríguez-Saona C., Millar J. G., y Trumble J. T. 1997. Growth inhibitory, insecticidal, and feeding deterrent effects of (12Z, 15Z)-1-acetoxy-2-hydroxy-4-oxo-heneicosa-12,15-diene, a compound from avocado fruit, to *Spodoptera exigua*. *Journal of Chemical Ecology*, **23**: 1819-1831.

- Rodríguez-Saona C., Millar J. G., y Trumble J. T. 1998b. Isolation, identification, and biological activity of isopersin, a new compound from avocado idioblast oil cells. *Journal of Natural Products*, **61**: 1168-1170.
- Rodríguez-Saona C. R., Maynard D. F., Phillips S., y Trumble J. T. 1999. Alkylfurans: effects of alkyl side-chain length on insecticidal activity. *Journal of Natural Products*, **62**: 191-193.
- Rodríguez-Saona C. R. y Trumble J. T. 1999. Effect of avocadofurans on larval survival, growth and food preference of the generalist herbivore, *Spodoptera exigua*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **90**: 131-140.
- Rojas J., Velasco J., Morales A., Rojas L., Diaz T., Rondon M., y Carmona J. 2008. Chemical composition and antibacterial activity of the essential oil of *Baccharis trinervis* (Lam.) Pers. (Asteraceae) collected in Venezuela. *Natural Product Communications*, **3**: 369-372.
- Romagni J. G., Allen S. N., y Dayan F. E. 2000. Allelopathic effects of volatile cineoles on two weedy plant species. *Journal of Chemical Ecology*, **26**: 303-313.
- Romeo J. T. 1998. Functional multiplicity among nonprotein amino acids in Mimosoid legumes: A case against redundancy. *Ecoscience*, **5**: 287-294.
- Romeo J. T., Lauenders J. A., y Barbosa P. 1995. Phytochemical diversity and redundancy in ecological interactions. *Phytochemical Diversity and Redundancy in Ecological Interactions*: 25-56. New York: Plenum Press.
- Rondon M., Velasco J., Morales A., Rojas J., Carmona J., Gualtieri M., y Hernandez V. 2005. Composition and antibacterial activity of the essential oil of *Salvia leucantha* Cav. cultivated in Venezuela Andes. *Revista Latinoamericana De Quimica*, **33**: 55-59.
- Rong T. y Ting Z. 2000. Antifungal activity of monoterpenoids against postharvest pathogens *Botrytis cinerea* and *Monilinia fructicola*. *Journal of Essential Oil Research*, **12**: 113-121.
- Rooks L. E., Tuten J. A., Haber W. A., Lawton R. O., y Setzer W. N. 2010. The antimicrobial activity and composition of *Fleischmannia pratensis* leaf essential oil from Monteverde, Costa Rica. *Journal of Essential Oil-Bearing Plants*, **13**: 219-223.
- Rose U. S. R., Lewis W. J., y Tumlinson J. H. 1998. Specificity of systemically released cotton volatiles as attractants for specialist and generalist parasitic wasps. *Journal of Chemical Ecology*, **24**: 303-319.
- Rosengaus R. B., Lefebvre M. L., y Traniello J. F. A. 2000. Inhibition of fungal spore germination by Nasutitermes: evidence for a possible antiseptic role of soldier defensive secretions. *Journal of Chemical Ecology*, **26**: 21-39.
- Rubi, M., López, L., Barrientos, A., Ben-Ya'acov, A. D., Bufler, G., and Solís, A. 1995. Progress of the study on the avocado genetic resources. I. Central part of Mexico. III World Avocado Congress, 105.
- Russell C. E. y Berryman A. A. 1976. Host resistance to the fir engraver beetle. Monoterpene composition of *Abies grandis* pitch blisters and fungus-infected wounds. *Canadian Journal of Botany*, **54**: 14-18.
- Saggat P., Wamicha W. N., Chhabra S. C., y Ndalut P. 1997. Isolation, identification and bioassay of repellent factors in the essential oil of pyrethrum for grain protection against *Sitophilus zeamais* (Molts.). *Pyrethrum Post*, **19**: 126-130.
- Sagrero-Nieves L. y Bartley J. P. 1995a. Volatile Components of Avocado Leaves (*Persea americana* Mill) from the Mexican Race. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **67**: 49-51.

- Sagrero-Nieves L. y Bartley J. P. 1995b. Volatile components of avocado leaves (*Persea americana* Mill) from the Mexican race. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **67**: 49-51.
- Sahin F., Gulluce M., Daferera D., Sokmen A., Sokmen M., Polissiou M., Agar G., y Ozer H. 2004. Biological activities of the essential oils and methanol extract of *Origanum vulgare* ssp. *vulgare* in the Eastern Anatolia region of Turkey. *Food Control*, **15**: 549-557.
- Saleh M. M., Zwaving J. H., Malingre T. M., y Bos R. 1985. The essential oil of *Apium graveolens* var. *secalinum* and its cercaricidal activity. *Pharmaceutisch Weekblad*, **7**: 277-279.
- Salehi P., Sonboli A., y Fathi F. 2007. Essential oil composition and antimicrobial activity of *Salvia lachnocalyx* Hedge from Iran. *International Journal of Essential Oil Therapeutics*, **1**: 45-48.
- Salehi P., Sonboli A., y Mohammadi F. 2006. Composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Dicyclophora persica* Boiss. from Iran. *Zeitschrift Fur Naturforschung, Section C, Biosciences*, **61**: 315-318.
- Sánchez-Pérez J. L. 1999. Recursos genéticos de aguacate (*Persea americana* Mill.) y especies afines en México. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, **5**: 7-18.
- Santos H. S., Santiago G. M. P., Oliveira J. P. P. d., Arriaga A. M. C., Marques D. D., y Lemos T. L. G. 2007. Chemical composition and larvicidal activity against *Aedes aegypti* of essential oils from *Croton zehntneri*. *Natural Product Communications*, **2**: 1233-1236.
- Santos R. P., Nunes E. P., Nascimento R. F., Santiago G. M. P., Menezes G. H. A., Silveira E. R., y Pessoa O. D. L. 2006. Chemical composition and larvicidal activity of the essential oils of *Cordia leucomalloides* and *Cordia curassavica* from the northeast of Brazil. *Journal of the Brazilian Chemical Society*, **17**: 1027-1030.
- Santoyo S., Cavero S., Jaime L., Ibanez E., Senorans F. J., y Reglero G. 2005. Chemical composition and antimicrobial activity of *Rosmarinus officinalis* L. essential oil obtained via supercritical fluid extraction. *Journal of Food Protection*, **68**: 790-795.
- Sarg T., Ateya A. M., Abdel-Ghani A., Badr W., y Shams G. 1999. Phytochemical and Pharmacological studies of *Dalbergia sissoo* growing in Egypt. *Pharmaceutical Biology*, **37**: 54-62.
- Sayyah M., Nadjafnia L., y Kamalinejad M. 2004. Anticonvulsant activity and chemical composition of *Artemisia dracuncululus* L. essential oil. *Journal of Ethnopharmacology*, **94**: 283-287.
- Scarpati M. L., Scalzo R. L., y Vita G. 1993. *Olea europaea* volatiles attractive and repellent to the olive fruit fly (*Dacus, oleae*, Gmelin). *Journal of Chemical Ecology*, **19**: 881-891.
- Schuch, U. K., Scora, R. W., and Nothnagel, E. A. 1992. Properties of *Persea indica*, an ornamental for southern California. Proceeding of the Second World Avocado Congress , 191-198. Orange, California, U.S.A.
- Scora R. W. y Ahmed M. 1993. Terpenes of *Persea tolimanensis* (Lauraceae), an Ancestor of the Guatemalan Avocados. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **41**: 1971-1973.
- Scora, R. W. and Bergh, B. O. 1992. Origin of and taxonomic relationships within the genus *Persea*. Proceedings of the Second World Avocado Congress , 505-514. Orange, California, U.S.A.

- Scora R. W., Bergh B. O., y Hopfinger J. A. 1975. Leaf alkanes in *Persea* and related taxa. *Biochemical Systematics and Ecology*, **3**: 215-218.
- Scora R. W. y Scora P. E. 1998. Leaf oils of two new avocado varieties endemic to Costa Rica. *Journal of Essential Oil Research*, **10**: 705-707.
- Scora R. W. y Scora P. E. 2000. Essential oils of *Persea* subgenus *Persea* (Lauraceae). *Journal of Essential Oil Research*, **12**: 709-713.
- Scora R. W. y Scora P. E. 2001. Essential leaf oil of *Persea* subgenus *Eriodaphne* and closely related perseoid genera. *Journal of Essential Oil Research*, **13**: 37-42.
- Senatore F., Napolitano F., Arnold N. A., Bruno M., y Herz W. 2005. Composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Achillea falcata* L. (Asteraceae). *Flavour & Fragrance Journal*, **20**: 291-294.
- Senthilkumar A., Kannathasan K., y Venkatesalu V. 2008. Chemical constituents and larvicidal property of the essential oil of *Blumea mollis* (D. Don) Merr. against *Culex quinquefasciatus*. *Parasitology Research*, **103**: 959-962.
- Sepulveda-Boza S., Delhvi S., y Cassels B. K. 1990. An Aryltetralin lignan from *Persea lingue*. *Phytochemistry*, **29**: 2357-2358.
- Shafaghat A. y Oji K. 2010. Nepetalactone content and antibacterial activity of the essential oils from different parts of *Nepeta persica*. *Natural Product Communications*, **5**: 625-628.
- Shafaghat A., Sadeghi H., y Oji K. 2009. Composition and antibacterial activity of essential oils from leaf, stem and root of *Chrysanthemum parthenium* (L.) Bernh. from Iran. *Natural Product Communications*, **4**: 859-860.
- Shelly T. E. 2000. Flower-feeding affects mating performance in male oriental fruit flies *Bactrocera dorsalis*. *Ecological Entomology*, **25**: 109-114.
- Shimomura H., Sashida Y., y Oohara M. 1987. Lignans from *Machilus thunbergii*. *Phytochemistry*, **26**: 1513-1515.
- Shimomura H., Sashida Y., y Oohara M. 1988. Lignans from *Machilus thunbergii*. *Phytochemistry*, **27**: 634-636.
- Silva C. G. V., Zago H. B., Junior H. J. G. S., Camara C. A. G. d., Oliveira J. V. d., Barros R., Schwartz M. O. E., y Lucena M. F. A. 2008. Composition and insecticidal activity of the essential oil of *Croton grewiioides* Baill. against Mexican bean weevil (*Zabrotes subfasciatus* Boheman). *Journal of Essential Oil Research*, **20**: 179-182.
- Silva D., Denham E., Faleiro L., Miguel G., Cavaleiro C., y Salgueiro L. 2005. Antimicrobial activity of the essential oils of *Dittrichia viscosa* subsp. *viscosa* on *Helicobacter pylori*. *Acta Horticulturae*, **680**: 147-151.
- Silva L. da, Oniki G. H., Agripino D. G., Moreno P. R. H., Young M. C. M., Mayworm M. A. S., y Ladeira A. M. 2007. Bicyclogermacrene, resveratrol and fungitoxic activity on leaves extracts of *Cissus verticillata* L. Nicolson & Jarvis (Vitaceae). *Revista Brasileira De Farmacognosia*, **17**: 361-367.
- Silva S. R. S., Demuner A. J., Barbosa L. C. A., Andrade N. J., Nascimento E. A., y Pinheiro A. L. 2003. Analysis of the chemical composition and antimicrobial activity of the *Melaleuca alternifolia* Cheel essential oil. [Portuguese]. *Revista Brasileira De Plantas Mediciniais*, **6**: 63-70.
- Simionatto E., Bonani V. F. L., Morel A. F., Poppi N. R., Raposo Junior J. L., Stuker C. Z., Peruzzo G. M., Peres M. T. L. P., y Hess S. C. 2007. Chemical composition and evaluation of antibacterial and antioxidant activities of the essential oil of *Croton*

- urucurana* Baillon (Euphorbiaceae) stem bark. *Journal of the Brazilian Chemical Society*, **18**: 879-885.
- Simionatto E., Ilha V., Mallmann A. S., Porto C., Dalcol I. I., y Morel A. F. 2008. Chemical composition and antimicrobial activity of the volatile oil from *Baccharis articulata* (Lam.) Pers. *Journal of Essential Oil Research*, **20**: 366-368.
- Singh G., Marimuthu P., Catalan C., y Lampasona M. P. d. 2004a. Chemical, antioxidant and antifungal activities of volatile oil of black pepper and its acetone extract. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **84**: 1878-1884.
- Singh G., Marimuthu P., Heluani C. S. d., y Catalan C. 2005a. Antimicrobial and antioxidant potentials of essential oil and acetone extract of *Myristica fragrans* Houtt. (Aril Part). *Journal of Food Science*, **70**: M141-M148.
- Singh G., Palanisamy Marimuthu, Heluani C. S. d., y Catalan C. A. N. 2006. Antioxidant and biocidal activities of *Carum nigrum* (seed) essential oil, oleoresin, and their selected components. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **54**: 174-181.
- Singh G., Rao G. P., Kapoor I. P. S., y Singh O. P. 2000. Chemical constituents and antifungal activity of *Lippia alba* Mill. leaf essential oil. *Journal of Medicinal and Aromatic Plant Sciences*, **22**: 701-703.
- Singh G., Singh O. P., Lampasona M. P. d., y Catalan C. A. N. 2003. Studies on essential oils. Part 35: Chemical and biocidal investigations on *Tagetes erecta* leaf volatile oil. *Flavour and Fragrance Journal*, **18**: 62-65.
- Singh G., Singh O. P., Menut C., y Bessiere J. M. 2004b. Studies on essential oils part 34: chemical and biocidal investigations on leaf volatile oil of *Curcuma aromatica*. *Journal of Essential Oil-Bearing Plants*, **7**: 258-263.
- Singh G., Singh O. P., Prasad Y. R., Lampasona M. P. d., y Catalan C. 2002. Studies on essential oils, Part 33: Chemical and insecticidal investigations on leaf oil of *Coleus amboinicus* Lour. *Flavour & Fragrance Journal*, **17**: 440-442.
- Singh G., Sumitra M., Catalan C., y Lampasona M. P. d. 2005b. Studies on essential oils, Part 42: Chemical, antifungal, antioxidant and sprout suppressant studies on ginger essential oil and its oleoresin. *Flavour & Fragrance Journal*, **20**: 1-6.
- Sinyinda S. y Gramshaw J. W. 1998. Volatiles of avocado fruit. *Food Chemistry*, **62**: 483-487.
- Skaltsa H. D., Lazari D. M., Chinou I. B., y Loukis A. E. 1999. Composition and antibacterial activity of the essential oils of *Stachys candida* and *S. Chrysantha* from southern Greece. *Planta Medica*, **65**: 255-256.
- Skoibusic M. y Bezic N. 2004. Phytochemical analysis and in vitro antimicrobial activity of two *Satureja* species essential oils. *Phytotherapy Research*, **18**: 967-970.
- Sobhy E. A. y El-Feky S. S. 2007. Chemical constituents and antimicrobial activity of *Helichrysum stoechas*. *Asian Journal of Plant Sciences*, **6**: 692-695.
- Sonibare O. O., Effiong I., Oladosu I. A., y Ekundayo O. 2009. Chemical constituents and antimicrobial activity of the essential oil of *Vitex doniana* Sweet (Verbernaceae). *Journal of Essential Oil-Bearing Plants*, **12**: 185-188.
- Sourmaghi M. H. S., Amin G., Samadi N., Hemmati F., y Sarkhail P. 2006. Chemical composition and antimicrobial activity of essential oil of *Salvia spinosa* L. *Asian Journal of Plant Sciences*, **5**: 654-656.
- Souza T. J. T., Apel M. A., Bordignon S., Matzenbacher N. I., Zuanazzi J. A. S., y Henriques A. T. 2007. Chemical composition and antioxidant activity of the volatile oil

- from *Eupatorium polystachyum* DC. *Revista Brasileira De Farmacognosia*, **17**: 368-372.
- Stefanello M. E. A., Cervi A. C., Ito I. Y., Salvador M. J., Wisniewski Junior A., y Simionatto E. L. 2008. Chemical composition and antimicrobial activity of essential oils of *Eugenia chlorophylla* (Myrtaceae). *Journal of Essential Oil Research*, **20**: 75-78.
- Stoyanova A., Konakchiev A., Damyanova S., Stoilova I., y Phan Thi Suu 2006. Composition and antimicrobial activity of ginger essential oil from Vietnam. *Journal of Essential Oil-Bearing Plants*, **9**: 93-98.
- Suga T., Ohta S., Munesada K., Ide N., Kurokawa M., Shimizu M., y Ohta E. 1993. Endogenous pine wood nematicidal substances in pines, *Pinus massoniana*, *P. strobus* and *P. palustis*. *Phytochemistry*, **33**: 1395-1401.
- Suinaga F. A., Picanco M., Jham G. N., y Brommonschenkel S. H. 1999. Chemical resistance of *Lycopersicon peruvianum* (L.) to *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Portuguese Anais Da Sociedade Entomologica Do Brasil*, **28**: 313-321.
- Sulsen V. P., Cazorla S. I., Frank F. M., Lira P. M. R. d. L., Anesini C. A., GutierrezYapu D., GimenezTurba A., Bandoni A. L., Malchiodi E. L., Muschietti L. V., y Martino V. S. 2008. *In vitro* antiprotozoal activity and chemical composition of *Ambrosia tenuifolia* and *A. scabra* essential oils. *Natural Product Communications*, **3**: 557-562.
- Swiader K. y Krzyzanowska J. 1997. Chemical composition of essential oil of *Artemisia selengensis* Turcz. And *Artemisia stolonifera* Maxim and their antifungal properties. *Polish Herba Polonica*, **43**: 434-436.
- Sylvestre M., Pichette A., Longtin A., Martin M. A. C. d. K., Bercion S. R., y Legault J. 2007. Chemical composition of leaf essential oil of *Hedyosmum arborescens* and evaluation of its anticancer activity. *Natural Product Communications*, **2**: 1269-1272.
- Szafranek J., Szafranek B., Pawinska M., y Chrapkowska K. 2005. Molecular aspects of potato resistance to Colorado potato beetles - a correlation with the sesquiterpene composition of ten potato varieties. *Bulletin OILB/SROP*, **28**: 83-90.
- Szalontai M., Verzar-Petri G., y Florian E. 1976. Antifungal effect of the biologically active components of *Matricaria chamomilla* L. *Acta Pharmaceutica Hungarica*, **46**: 232-247.
- Tabanca N., Demirci B., Crockett S. L., Baser K. H. C., y Wedge D. E. 2007. Chemical composition and antifungal activity of *Arnica longifolia*, *Aster hesperius*, and *Chrysothamnus nauseosus* essential oils. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **55**: 8430-8435.
- Tabanca N., Demirci F., Ozek T., Tumen G., y Baser K. H. C. 2001. Composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Origanum x dolichosiphon* P. H. Davis. *Chemistry of Natural Compounds*, **37**: 238-241.
- Tabanca N., Wedge D. E., Wang X.-N., Demirci B., Baser K. H. C., Zhou L.-G., y Cutler S. J. 2008. Chemical composition and antifungal activity of *Angelica sinensis* essential oil against three *Colletotrichum* species. *Natural Product Communications*, **3**: 1073-1078.
- Takabayashi J., Dicke M., Takahashi S., Posthumus M. A., y Beek T. A. v. 1994. Leaf age effects composition of herbivore-induced synomones and attraction of predatory mites. *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 373-386.
- Tampieri M. P., Galuppi R., Macchioni F., Carelle M. S., Falcioni L., Cioni P. L., y Morelli I. 2005. The inhibition of *Candida albicans* by selected essential oils and their major components. *Mycopathologia*, **159**: 339-345.

- Tanaka S., Akimono M., Tambe Y., Tabata M., y Ikeshiro Y. 1996. Volatile antiallergic principles from a traditional herbal prescription of Kampo medicine. *Phytotherapy Research*, **10**: 238-241.
- Tandon M., Shukla Y. N., Tripathi A. K., y Singh S. C. 1998. Insect antifeedant principles from *Vernonia cinerea*. *Phytotherapy Research*, **12**: 195-199.
- Tariku Y., Ariaya Hymete A., Hailu A., y Rohloff J. 2010. Essential-oil composition, antileishmanial, and toxicity study of *Artemisia abyssinica* and *Satureja punctata* ssp. *punctata* from Ethiopia. *Chemistry & Biodiversity*, **7**: 1009-1018.
- Tchoumboungang F., Zollo P. H. A., Dagne E., y Mekonnen Y. 2005. In vivo antimalarial activity of essential oils from *Cymbopogon citratus* and *Ocimum gratissimum* on mice infected with *Plasmodium berghei*. *Planta Medica*, **71**: 20-23.
- Tepe B., Akpulat H. A., Sokmen M., Daferera D., Yumrutas O., Aydin E., Polissiou M., y Sokmen A. 2006. Screening of the antioxidative and antimicrobial properties of the essential oils of *Pimpinella anisetum* and *Pimpinella flabellifolia* from Turkey. *Food Chemistry*, **97**: 719-724.
- Tepe B., Daferera D., Sokmen A., Sokmen M., y Polissiou M. 2005. Antimicrobial and antioxidant activities of the essential oil and various extracts of *Salvia tomentosa* Miller (Lamiaceae). *Food Chemistry*, **90**: 333-340.
- Theis N. y Lerda M. 2003. The evolution of function in plant secondary metabolites. *International Journal of Plant Sciences*, **164**: S93-S102.
- Thibout E., Ferary S., y Auger J. 1994. Nature and role of sexual pheromones emitted by males of *Acrolepiopsis assectella* (Lep.). *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 1571-1581.
- Thorsell W., Mikiver A., Malm E., y Mikiver M. 1989. Fly repellents from extracts of *Mentha spicata* x *crispata* - studies on *Protophormia terraenovae*. Swedish. *Entomologisk Tidskrift*, **110**: 109-112.
- Thubthimthed S., Limsiriwong P., Rerk-am U., y Suntornatanasat T. 2005. Chemical composition and cytotoxic activity of the essential oil of *Zingiber ottensii*. *Acta Horticulturae*, **675**: 107-109.
- Tringali C., Spatafora C., y Longo O. D. 2000. Bioactive constituents of the bark of *Parkia biglobosa*. *Fitoterapia*, **71**: 118-125.
- Tripathi A. K., Veena P., Khanuja S. P. S., y Sushil K. 2003. Effect of δ -limonene on three stored product beetles. *Journal of Economic Entomology*, **96**: 990-995.
- Tsai I.-L., Chen J.-H., y Chen I.-S. 2002. Two minor 7,8-dihydrobenzofurans from licarin B via Lemieux-von Rudloff Oxidation. *The Chinese Pharmaceutical Journal*, **54**: 149-153.
- Tsai I.-L., Chen J.-H., Duh C.-Y., y Chen I.-S. 2001. Cytotoxic neolignans and butanolides from *Machilus obovatifolia*. *Planta Medica*, **67**: 559-561.
- Tsai I.-L., Hsieh C.-F., y Duh C.-Y. 1998. Additional cytotoxic neolignans from *Persea obovatifolia*. *Phytochemistry*, **48**: 1371-1375.
- Tsai I.-L., Hsieh C.-F., Duh C.-Y., y Chen I.-S. 1996. Cytotoxic neolignans from *Persea obovatifolia*. *Phytochemistry*, **43**: 1261-1263.
- Tucker A. O., Maciarello M. J., Wofford B. E., y Dennis W. M. 1997. Volatile leaf oils of *Persea borbonia* (L.) Spreng., *P. humilis* Nash, and *P. palustris* (Raf.) Sarg. (Lauraceae) of North America. *Journal of Essential Oil Research*, **9**: 209-211.
- Tuetun B., Choochote W., Pongpaibul Y., Junkum A., Kanjanapothi D., Chaithong U., Jitpakdi A., Riyong D., y Pitasawat B. 2008. Celery-based topical repellents as a

- potential natural alternative for personal protection against mosquitoes. *Parasitology Research*, **104**: 107-115.
- Tunc I. y Erler F. 2003. Repellency and repellent stability of essential oil constituents against *Tribolium confusum*. *Zeitschrift Fur Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz*, **110**: 394-400.
- Turlings T. C. J., Tumlinson J. H., Heath R. R., Proveaux A. T., y Doolittle R. E. 1991. Isolation and identification of allelochemicals that attract the larval parasitoid, *Cotesia marginiventris* (Cresson), to the microhabitat of one of its hosts. *Journal of Chemical Ecology*, **17**: 2235-2251.
- Tyler B. M., Wu MH., Wang JM., Cheung W., y Morris P. F. 1996. Chemostatic preferences and strain variation in the response of *Phytophthora sojae* zoospores to host isoflavones. *Applied & Environmental Microbiology*, **62**: 2811-2817.
- Tzakou O. y Skaltsa H. 2003. Composition and antibacterial activity of the essential oil of *Satureja parnassica* subsp. *parnassica*. *Planta Medica*, **69**: 282-284.
- Ulubelen A., Topcu G., Chai HB., y Pezzuto J. M. 1999. Cytotoxic activity of diterpenoids isolated from *Salvia hypargeia*. *Pharmaceutical Biology*, **37**: 148-151.
- Unlu M., Daferera D., Donmez E., Polissiou M., Tepe B., y Sokmen A. 2002. Compositions and the in vitro antimicrobial activities of the essential oils of *Achillea setacea* and *Achillea teretifolia* (Compositae). *Journal of Ethnopharmacology*, **83**: 117-121.
- Vagionas K., Graikou K., Chinou I. B., Runyoro D., y Ngassapa O. 2007a. Chemical analysis and antimicrobial activity of essential oils from the aromatic plants *Artemisia afra* Jacq. and *Leonotis ocymifolia* (Burm. F.) Iwarsson var. *raineriana* (vision1) Iwarsson growing in Tanzania. *Journal of Essential Oil Research*, **19**: 396-400.
- Vagionas K., Graikou K., Ngassapa O., Runyoro D., y Chinou I. 2007b. Composition and antimicrobial activity of the essential oils of three *Satureja* species growing in Tanzania. *Food Chemistry*, **103**: 319-324.
- Vardar-Unlu G., Candan F., Sokmen A., Daferera D., Polissiou M., Sokmen M., Donmez E., y Tepe B. 2003. Antimicrobial and antioxidant, activity of the essential oil and methanol extracts of *Thymus pectinatus* Fisch. et Mey. var. *pectinatus* (Lamiaceae). *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **51**: 63-67.
- Vaughn S. F. y Spencer G. F. 1991. Volatile monoterpenes inhibit potato tuber sprouting. *American Potato Journal*, **68**: 821-831.
- Vedenyapina E. G., Safir G. R., Niemira B. A., y Chase T. E. 1996. Low concentrations of the isoflavone genistein influence in vitro asexual reproduction and growth of *Phytophthora sojae*. *Phytopathology*, **86**: 144-148.
- Vergheze A. 1998. Methyl eugenol attracts felame mango fruit fly, *Bactrocera dorsalis* Hendel. *Insect Environmental*, **4**: 101.
- Vidyasagar C., Giridhar P., Reddy S. M., y Janaiah C. 1997. Antimicrobial activity of some scent components of heteropteran bugs. *Environment and Ecology*, **15**: 37-40.
- Vila R., Iglesias J., Canigual S., Santana A. I., Solis P. N., y Gupta M. P. 2004. Constituents and biological activity of the essential oil of *Eugenia acapulcensis* Steud. *Journal of Essential Oil Research*, **16**: 384-386.
- Vila R., Iglesias J., Canigual S., Santana A. I., Solis P. N., y Gupta M. P. 2002. Chemical composition and biological activity of the leaf oil of *Siparuna thecaphora* (Poepp. et Endl.) A.DC. *Journal of Essential Oil Research*, **14**: 66-67.

- Vila R., Santana A. I., Perez-Roses R., Valderrama A., Castelli M. V., Mendonca S., Zacchino S., Gupta M. P., y Canigueral S. 2010. Composition and biological activity of the essential oil from leaves of *Plinia cerrocampaensis*, a new source of alpha - bisabolol. *Bioresource Technology*, **101**: 2510-2514.
- Vila R., Valenzuela L., Bello H., Canigueral S., Montes M., y Adzet T. 1999. Composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Peumus boldus* leaves. *Planta Medica*, **65**: 178-179.
- Vite J. P., Luhl R., Gerken B., y Lanier G. N. 1976. Elm barkbeetles: trapping test with synthetic attractants in the Upper Rhine valley. *Zeitschrift Fur Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz*, **83**: 166-171.
- Walton S. F., McKinnon M., Pizzutto S., Dougall A., Williams E., y Currie B. J. 2004. Acaricidal activity of Melaleuca alternifolia (tea tree) oil: in vitro sensitivity of *Sarcoptes scabiei* var *hominis* to terpinen-4-ol. *Archives of Dermatology*, **140**: 563-566.
- Wang C.-C., Kuoh C.-S., y Wu T.-S. 1996. Constituents of *Persea japonica*. *Journal of Natural Products*, **59**: 409-411.
- Wang S.-Y., Wu C.-L., Chu F.-H., Chien S.-C., Kuo Y.-H., Shyur L.-F., y Chang S.-T. 2005. Chemical composition and antifungal activity of essential oil isolated from *Chamaecyparis formosensis* Matsum. wood. *Holzforchung*, **59**: 295-299.
- Wang W., Wu N., Fu Y.-J., y Zu Y.-G. 2007. Antimicrobial activities of *Mentha haplocalyx* Briq. essential oil. *Bulletin of Botanical Research*, **27**: 626-629.
- Wang W., Zhang X.-K., Wu N., Fu Y.-J., y Zu Y.-G. 2006. Antimicrobial activities of essential oil from *Artemisiae argyi* leaves. *Journal of Forestry Research*, **17**: 332-334.
- Warthen J. D., Lee C. J., Jang E. B., Rance D. R., y McInnis D. O. 1997. Volatile, potential attractants from ripe coffee fruit for female Mediterranean fruit fly. *Journal of Chemical Ecology*, **23**: 1891-1900.
- Watanabe Y., Mihara R., Mitsunaga T., y Yoshimura T. 2005. Termite repellent sesquiterpenoids from *Callitris glaucophylla* heartwood. *Journal of Wood Science*, **51**: 514-519.
- Wearing C. H. y Hutchins R. F. N. 1973. Alpha-Farnesene, a naturally occurring oviposition stimulant for the codling moth, *Laspeyresia pomonella*. *Journal of Insect Physiology*, **19**: 1251-1256.
- Webster B., Bruce T., Dufour S., Birkemeyer C., Birkett M., Hardie J., y Pickett J. 2008. Identification of volatile compounds used in host location by the black bean aphid, *Aphis fabae*. *Journal of Chemical Ecology*, **34**: 1153-1161.
- Weissbecker B., Loon J. J. A., y van Dicke M. 1999. Electroantennogram responses of a predator, *Perillus bioculatus*, and its prey, *Leptinotarsa decemlineata*, to plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, **25**: 2313-2325.
- Werner R. A. 1972a. Aggregation behaviour of the beetle *Ips grandicollis* in response to 1 host-produced attractants, 2 insect-produced attractants. *Journal of Insect Physiology*, **18**: 423-437.
- Werner R. A. 1972b. Response of the beetle, *Ips grandicollis*, to combinations of host and insect produced attractants. *Journal of Insect Physiology*, **18**: 1403-1412.
- Weyerstahl P., Marschall H., y Scora R. W. 1993. Constituents of the leaf essential oil of *Persea indica* (L.) K. Spreng. *Flavour & Fragrance Journal*, **8**: 201-207.
- Whitman D. W. 1988. Allelochemical interactions among plants, herbivores, and their predators. In P. Barbosa y D. Letourneau (eds.), *Novel Aspects of Insect-Plant Interactions*: 11-64. John Wiley, New York.

- Wickremasinghe M. G. V. y van Emden H. F. 1992. Reactions of adult female parasitoids, particularly *Aphidius rhopalosiphi*, to volatile chemical cues from the host plants of their aphid prey. *Physiological Entomology*, **17**: 297-304..
- Wu L., Guo X., y Harivandi M. A. 1998. Allelopathic effects of phenolic acids detected in buffalograss (*Buchloe dactyloides*) clippings on growth of annual bluegrass (*Poa annua*) and buffalograss seedlings. *Environmental & Experimental Botany*, **39**: 159-167.
- Yamamoto M., Nakatsuka S., Otani H., Kohmoto K., y Nishimura S. 2000. (+)-Catechin acts as an infection-inhibiting factor in strawberry leaf. *Phytopathology*, **90**: 595-600.
- Yamasaki T., Sato M., y Sakoguchi H. 1997. (-)-Germacrene D: masking substances of attractants for the cerambycid beetle, *Monochamus alternatus* (Hope). *Applied Entomology & Zoology*, **32**: 423-429.
- Yang D., Michel D., Mandin D., Andriamboavonjy H., Poitry P., Chaumont J. P., y Millet-Clerc J. 1996. Antifungal and antibacterial properties in vitro of three patchouli oils from different origins. [En frances]. *Acta Botanica Gallica*, **143**: 29-35.
- Yang L. L., Yen K. Y., Konno C., Oshima Y., Kiso Y., y Hikino H. 1986. Antihepatotoxic principles of Wedelia chinensis herbs. *Planta Medica*, **6**: 499-500.
- Yang Y., Kinoshita K., Koyama K., Takahashi K., Tai T., Nunoura Y., y Watanabe K. 1999. Anti-emetic principles of Pogostemon cablin (Blanco) Benth. *Phytomedicine*, **6**: 89-93.
- Ye Q., Gu Z.-M., Lu Z., Zhao G.-X., Chang C.-J., McLaughlin J. L., y Sastrodihardjo S. 1996. Persealide: A Novel, Biologically Active Component from the Bark of *Persea americana* (Lauraceae). *International Journal of Pharmacognosy*, **34**: 70-72.
- Yu S. G., Anderson P. J., y Elson C. E. 1995. Efficacy of beta-ionone in the chemoprevention of rat mammary carcinogenesis. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, **43**: 2144-2147.
- Yu Y.-U., Kang S.-Y., Park H.-Y., Sung S.-H., Lee E.-J., Kim S.-Y., y Kim Y.-C. 2000. Antioxidant lignans from Machilus thunbergii protect CCl4-injured primary cultures of rat hepatocytes. *Journal of Pharmacy and Pharmacology*, **52**: 1163-1169.
- Zaki A. I., Zentmyer G. A., Pettus J., Sims J. J., Keen N. T., y Sing V. O. 1980. Borbonol from *Persea* spp.-chemical properties and antifungal activity against *Phytophthora cinnamomi*. *Physiological Plant Pathology*, **16**: 205-212.
- Zani F., Massimo G., Benvenuti S., Bianchi A., Albasini A., Melegari M., Vampa G., Belloti A., y Mazza P. 1991. Studies on the genotoxic properties of essential oils with *Bacillus subtilis* rec-assay and Salmonella/microsome reversion assay. *Planta Medica*, **57**: 237-241.
- Zeid A. H. S. A. 1998. GC/MS analysis and antimicrobial activity of the volatile constituents of flowers and leaves of some *Musa* species. *Egyptian Journal of Pharmaceutical Sciences*, **39**: 277-288.
- Zhang Q. H., Schlyter F., Battisti A., Birgersson G., y Anderson P. 2003. Electrophysiological responses of *Thaumetopoea pityocampa* females to host volatiles: implications for host selection of active and inactive terpenes. *Anzeiger Fur Schadlingskunde*, **76**: 103-107.
- Zheng G. Q., Kenney P. M., y Lam L. K. T. 1992. Sesquiterpenes from clove (*Eugenia caryophyllata*) as potential anticarcinogenic agents. *Journal of Natural Products*, **55**: 999-1003.

- Zhu S.-Y., Yang Y., Yu H.-D., Ying Y., y Zou G.-L. 2005. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oils of *Chrysanthemum indicum*. *Journal of Ethnopharmacology*, **96**: 151-158.
- Zou J.-P. y Cates R. G. 1997. Effects of terpenes and phenolic and flavonoid glycosides from Douglas fir on western spruce budworm larval growth, pupal weight, and adult weight. *Journal of Chemical Ecology*, **23**: 2313-2326.
- Zygodlo J. A., Guzman C. A., y Grosso N. R. 1994. Antifungal properties of the leaf oils of *Tagetes minuta* L. and *T. filifolia* Lag. *Journal of Essential Oil Research*, **6**: 617-621.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM (POFJEG) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Proyecto 34895-V otorgado a FJEG), por el apoyo económico. Al geógrafo Jesús Fuentes Junco, por la elaboración de los mapas. A la Biól. Yolanda García, R., Biól. Ángel Bravo M. y por su ayuda técnica a M. C. Heberto Ferreira Medina y Alberto Valencia García. Al CONACyT por la beca que otorgó a la primera autora durante sus estudios de doctorado en Ciencias Biomédicas de la UNAM.

CAPÍTULO 2

2. DOCUMENTO PUBLICADO: PATRONES DE VARIACIÓN Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA EN FENOTIPOS QUÍMICOS FOLIARES DE *Persea americana* var. *drymifolia*

Torres-Gurrola G, S Montes-Henández, F J Espinosa-García (2009) Revista Fitotecnia Mexicana 32:19-30.

PATRONES DE VARIACIÓN Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA EN FENOTIPOS QUÍMICOS FOLIARES DE *Persea americana* var. *drymifolia*

PATTERNS OF VARIATION AND GEOGRAPHIC DISTRIBUTION IN FOLIAR CHEMICAL PHENOTYPES OF *Persea americana* var. *drymifolia*

Guadalupe Torres-Gurrola^{1*}, Salvador Montes-Hernández² y Francisco J. Espinosa-García¹

¹Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. ex-Hacienda de San José de la Huerta. 58190, Morelia, Mich. Tel. 01-443-322-27-77 Ext. 42628, Fax 01-443-322-27-19. ²Campo Experimental Bajío, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Km. 6.5 carretera Celaya-San Miguel de Allende. Celaya, Gto.

*Autor para correspondencia (gtorres@oikos.unam.mx)

RESUMEN

Persea americana var. *drymifolia* (aguacate criollo) en forma silvestre se encuentra en bosques con un precario estado de conservación. Se estudió la química foliar de poblaciones de este aguacate ubicadas en el Banco de Germoplasma del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias en Celaya, Guanajuato, uno de los bancos más representativos para esta variedad en México. Se tomaron hojas maduras de 291 árboles correspondientes a 35 accesiones de siete estados del país. Se determinó el perfil químico foliar por cromatografía de gases acoplada a espectrometría de masas. Se cuantificó la concentración de 33 compuestos, de los cuales se identificaron 28. Los más abundantes fueron estragol y cariofileno; cada uno representó más de 10 % de la concentración total de la muestra. La variación química de los árboles clasificada con análisis de conglomerados, mostró grupos y subgrupos con 40 a 60 % de similitud. Los subgrupos químicos que contienen a la mayoría de los árboles a 40 % de similitud se diferenciaron entre sí principalmente por estragol, sabineno y β -cubebeno. Estragol, cariofileno, p-cimeno, β -felandreno y chavicol-metil-éter fueron los componentes característicos en otros subgrupos a una escala de similitud de 60 %. Ningún subgrupo se asoció con una distribución geográfica particular. Se encontró mayor variación entre estados que dentro de ellos, para la mayoría de los compuestos químicos.

Palabras clave: *Persea americana* var. *drymifolia*, cariofileno, estragol, variación fitoquímica.

SUMMARY

Wild *Persea americana* var. *drymifolia* (creole avocado) is found in forests with a precarious conservation state. The foliar chemistry of creole avocados from the Germoplasm Bank of the Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias in Celaya, Guanajuato, one of the most representative banks for this avocado variety in México, was studied. We sampled 291 trees belonging to 35 accessions from seven Mexican states. The foliar chemical profile was determined by gas chromatography coupled to a mass spectrometer. We found and quantified the concentration of 33 compounds, out of which 28 were identified. The most abundant compounds were estragol and caryophyllene, each representing over 10

% of the total concentration in the sample. The chemical variation of the trees was classified by a cluster analysis in which groups and sub-groups with 40 to 60 % of similarity were formed. The chemical subgroups containing most of the trees at 40 % of similarity were differentiated mainly by estragole, sabinene and β -cubebene. Estragole, caryophyllene, p-cimene β -phellandrene and chavicol-methyl-ether were the characteristic components in other sub-groups with 60 % of similarity. A greater variation was found between the states of México than within them, for most chemical compounds.

Index words: *Persea americana* var. *drymifolia*, caryophyllene, estragole, phytochemical variation.

INTRODUCCIÓN

El aguacate es originario de las áreas montañosas del centro y este de México, y de partes altas de Guatemala (Williams, 1977), de donde se ha llevado al resto del mundo (Barrientos-Priego y López-López, 1998). Se reconocen tres razas: Mexicana (*Persea americana* var. *drymifolia*), Guatemalteca (*P. americana* var. *guatemalensis*) y Antillana (*P. americana* var. *americana*). La variedad *drymifolia* produce frutos que se consumen y comercializan localmente y se usa como pie de injerto para el cultivar 'Hass'. Esta variedad también es importante, pues junto con *P. americana* var. *guatemalensis* son los progenitores del cultivar 'Hass', el más distribuido en el mundo (Fielder *et al.*, 1998).

Persea americana var. *drymifolia* (aguacate criollo) en forma silvestre se encuentra en bosques mesófilos de montaña y de Lauraceas (Challenger, 1998; Lorea-Hernández, 2002) cuyo estado de conservación es muy precario, y cuya superficie original ha disminuido por la apertura de nuevas áreas a la agricultura y la ganadería, sobrepastoreo, incendios forestales, avance de las áreas

urbanas y la explotación maderera (Challenger, 1998; Lorea-Hernández, 2002; Sánchez-Pérez, 1999). Así, una parte considerable de la enorme riqueza fitogenética de *Persea* spp. está amenazada por la destrucción de estos ecosistemas y por la sustitución de cultivares tradicionales por cultivares mejorados.

Una manera de rescatar esta riqueza es a través del establecimiento de bancos de germoplasma; varias instituciones mexicanas se han dado a la tarea de conservar, evaluar y documentar los recursos genéticos del aguacate en estos bancos; entre éstos se encuentra el del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en Celaya, México, que contiene aproximadamente 38.5 % del total de las accesiones registradas de diferentes instituciones mexicanas (Barrientos-Priego y López-López, 1998). Sin embargo, el estudio y la caracterización de la variación química del aguacate criollo y del cv. 'Hass' (en bancos de germoplasma o en forma silvestre) han tenido poca atención (Bergh *et al.*, 1973; Espinosa-García *et al.*, 2001; Rincón-Hernández *et al.*, 2005), a pesar de que poseen metabolitos secundarios asociados con la resistencia de las plantas contra plagas y enfermedades (Edwards *et al.*, 1993; Espinosa-García, 2001; Langenheim, 2003). Muchos de estos compuestos (p. e., terpenoides) están bajo un fuerte control genético, y pueden ser usados como marcadores para la resistencia contra plagas y patógenos (Lavi *et al.*, 1993a, b; Mhameed *et al.*, 1995). La variabilidad química en plantas frecuentemente está asociada con la distribución geográfica (Azevedo *et al.*, 2001; Dodd y Rafii, 1994; Goralka y Langenheim, 1995), por lo que es posible que esta asociación también se encuentre en *P. americana* var. *drymifolia*.

La var. *drymifolia* es rica en metabolitos secundarios antagonicos contra herbívoros y patógenos, particularmente en terpenoides y fenilpropanoides de los aceites esenciales foliares (Rincón-Hernández *et al.*, 2005; Sagraero-Nieves y Bartley, 1995), aunque otros compuestos activos también se han encontrado en otros tejidos de la planta (Prabha *et al.*, 1980).

El banco de germoplasma de *P. americana* var. *drymifolia* del INIFAP en Celaya, Gto., es uno de los bancos con mejor representación de *Persea americana* var. *drymifolia* con cerca de 35 accesiones provenientes de nueve estados de México (Barrientos-Priego y López-López, 1998), y su variabilidad genética o química no ha sido estudiada.

Los objetivos de este trabajo fueron: a) Describir la variación de terpenoides y fenilpropanoides volátiles foliares en las accesiones de *P. americana* var. *drymifolia*

del banco de germoplasma del INIFAP-Celaya; y b) Detectar si la distribución geográfica del aguacatero criollo está asociada con su composición química foliar.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se tomaron hojas de las accesiones del banco de Germoplasma del Campo Experimental Bajío, del INIFAP, en Celaya, Gto. (20° 26' LN y 103° 19' LO, a 1750 msnm). En este banco se encuentran entre 1 y 55 árboles de cada una de las accesiones (mediana = 4) de *P. americana* var. *drymifolia*, de entre 30 y 33 años de edad. El sitio tiene clima semicálido subhúmedo, con precipitación media de 600 a 800 mm, y temperatura media entre 18 y 20 °C (García, 1988). En el suelo predominan vertisoles pélicos de alta fertilidad (FAO-UNESCO, 1970).

El material analizado procede de accesiones de: Celaya, Comonfort, y San Miguel de Allende, en el Edo. de Guanajuato; Tenancingo, Edo. de México; Uruapan y Peribán de Ramos, del Edo. de Michoacán; Tetela del Volcán, del Edo. de Morelos; General Terán, del Edo. de Nuevo León; Villa Corregidora, del Edo. de Querétaro; Coscomatepec y Calchualco, del Edo. de Veracruz.

Toma de muestras

Se tomaron hojas de 291 árboles provenientes de 35 accesiones de aguacate criollo. Se colectaron dos hojas maduras de cada árbol para determinar su perfil químico. Las colectas se realizaron entre el 11 de junio y el 14 de julio del 2003. Las hojas se colocaron en una bolsa de plástico y transportadas en hielo seco de inmediato al laboratorio para el análisis químico.

Procedimiento de extracción y cuantificación de los metabolitos secundarios

Las hojas se dividieron a lo largo de la vena central; una parte se deshidrató en estufa a 80 °C por 24 h para determinar su peso seco, y la otra mitad se pesó y se maceró en un frasco ámbar de 75 mL con hexano durante una semana. Después, la hoja macerada en hexano se trituró con nitrógeno líquido, se añadió hexano y un 1 mg de tetradecano disuelto en hexano como estándar interno. Después de triturar de nuevo, el extracto se filtró y secó con sulfato de sodio anhidro. Se adicionó pirogalol como antioxidante (Sigma-Aldrich®). El extracto se concentró con una corriente suave de N₂ hasta 1 mL, y permaneció a -20 °C hasta su análisis.

Las muestras se inyectaron (1 a 2 µL) con inyección dividida 60:1 en un cromatógrafo de gases (Agilent HP6890®), provisto con detector de ionización de flama

(FID) y una columna capilar HP 5 (fenil metil-siloxano) de 30 m, con un diámetro interno de 0.25 mm y 0.25 μm de recubrimiento. Se usó helio como gas acarreador; inyector a 250 °C; presión en el inyector, 86.9 kPa; flujo en el inyector, 67.2 mL min^{-1} ; flujo de helio en la columna, 1.0 mL min^{-1} ; presión de helio en la columna, 86.7 kPa, con una velocidad promedio de 26 cm s^{-1} . El programa de temperatura para el horno fue: temperatura inicial 50 °C, incremento de 20 °C min^{-1} hasta llegar a 200 °C; aumento de 15 °C min^{-1} hasta llegar a 280 °C y aumento de 20 °C min^{-1} hasta llegar a 300 °C.

Algunas muestras fueron analizadas en un cromatógrafo de gases (Agilent HP6890) acoplado a espectrómetro de masas (Agilent 6890®), equipado con la misma columna usada en FID para determinar la composición química de los picos cromatográficos. Se usó helio como gas acarreador y las siguientes condiciones: inyector a 250 °C; presión en el inyector, 8.5 kPa; flujo en el inyector, 63.3 mL min^{-1} ; flujo de helio en la columna, 0.5 mL min^{-1} ; presión de helio en la columna, 8.5 kPa, con una velocidad promedio de 26 cm s^{-1} . El programa de temperatura para el horno fue el mismo que se usó para las corridas con FID.

Identificación y cuantificación de los compuestos químicos

Los compuestos químicos se identificaron con la biblioteca de espectros de masas NIST 98. Para confirmar las identificaciones se usaron tiempos de retención y espectros de masas de compuestos puros (Sigma-Aldrich®): linalol, α -cubebeno, α -pineno, β -pineno, β -mirceeno, anetol, camfeno, nerolidol, β -cariofileno, limoneno, α -humuleno, y γ -terpineol (Rincón-Hernández y Espinosa-García, 2008). Se verificó la pureza de cada pico mediante el programa MSD ChemStation (Agilent Technologies®) y se nombraron sólo los compuestos químicos cuyo espectro registró como mínimo 90% de concordancia con el espectro de la biblioteca NIST 98. Para la cuantificación de los compuestos químicos se hizo una comparación entre la altura del pico del analito y el estándar interno. Se hizo una matriz de concentración de los compuestos químicos identificados (mg g^{-1} de hoja seca).

Análisis estadístico

Se efectuaron dos matrices; una de concentración (mg g^{-1} de hoja seca del compuesto) y otra de proporciones; esta última expresa la concentración de cada compuesto químico en relación con la concentración total de todos los compuestos presentes en la muestra. En el análisis de agrupamiento se generó un dendrograma con el algoritmo

del método de pares de grupos no ponderados con promedio aritmético (UPGMA) y distancias de Manhattan. Para la caracterización química de los árboles se hizo una descripción jerárquica de las diferencias químicas entre los grupos obtenidos; se tomaron en cuenta sólo los compuestos con representación mayor a 1 % \pm error estándar.

La composición de la muestra se comparó con cantidades relativas de los compuestos en lugar de sus cantidades absolutas, para evitar confundir factores ambientales y genéticos que pueden influir en la producción de los compuestos químicos (White y Nilsson, 1984). Se agruparon a los individuos de las localidades por estado en “poblaciones” con los datos de latitud, longitud y altitud; las “poblaciones” se encuentran separadas por al menos 3700 m o por 100 m de altitud. Algunas “poblaciones” son homónimas, por lo que se asignaron números progresivos de acuerdo con sus coordenadas geográficas. Se usaron los datos de la matriz de proporciones en el análisis de varianza anidado, análisis discriminantes y regresión múltiple.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En total se estudiaron 18 localidades definidas de acuerdo con sus coordenadas geográficas y el número de individuos de cada población (Cuadro 1). Se encontraron 33 compuestos químicos en la fracción volátil de las hojas de *P. americana* var. *drymifolia*; 28 de ellos fueron identificados (Cuadro 2): 10 monoterpenoides (1S- α -pineno, L- β -pineno, sabineno, β -pineno, α -felandreno, *p*-cimeno, 1R- α -pineno, eucaliptol, cis- β -terpineol y β -linalol); siete sesquiterpenoides (β -cubebeno, α -humuleno, cariofileno, óxido de cariofileno, germacreno D, nerolidol y germacreno D-4-ol); seis fenilpropanoides (eugenol, eugenol-metil-éter, estragol, anetol, chavicol y chavicol-metil-éter); un acetato (fenol-4-(2-propenil)-acetato) y cuatro alcanos (5-metil-tridecano, octadecano, hexadecano y heptadecano).

La cantidad relativa promedio de la mayoría de los compuestos fue igual o menor a 2 % (Cuadro 2). Estragol fue el compuesto predominante con 38 % seguido por cariofileno con 11 %; *p*-cimeno, sabineno, β -pineno, anetol, eugenol-metil-éter, germacreno D, hexadecano y óxido de cariofileno se encontraron entre 2 % y 4 %. 1R- α -pineno, eucaliptol, β -linalol, chavicol, 5-metil-tridecano, fenol-4-(2-propenil)-acetato, 1c.n.i.(7.14) (1 compuesto no identificado(tiempo de retención promedio)); 2c.n.i.(7.9) y 2c.n.i.(8.11), son compuestos que se encontraron en proporciones menores de 1 % por lo que únicamente se tomaron en cuenta para el análisis de agrupamiento.

Cuadro 1. Ubicación de las localidades y número de muestras en cada población de los árboles de *P. americana* var. *drymifolia* del Banco de Germoplasma del INIFAP en Celaya, Guanajuato.

| Número de población | Localidad y estado | Número de individuos | Latitud N | Longitud O | Altitud (m) |
|---------------------|--------------------------|----------------------|-----------|------------|-------------|
| 1 | Tetela del Volcán, Mor. | 6 | 18 ° 48' | 99 ° 44' | 2200 |
| 2 | Tenancingo, Edo. de Mex. | 3 | 18 ° 55' | 99 ° 35' | 2700 |
| 3 | Coscomatepec | 41 | 19 ° 05' | 97 ° 05' | 1500 |
| 4 | Calcahualco1, Ver. | 3 | 19 ° 05' | 97 ° 10' | 1900 |
| 5 | Calcahualco2, Ver. | 9 | 19 ° 05' | 97 ° 15' | 2300 |
| 6 | Calcahualco3, Ver. | 3 | 19 ° 10' | 97 ° 05' | 2050 |
| 7 | Uruapan, Mich. | 11 | 19 ° 23' | 102 ° 04' | 1600 |
| 8 | Peribán de Ramos, Mich. | 13 | 19 ° 31' | 102 ° 25' | 1600 |
| 9 | Villa Corregidora, Qro. | 20 | 20 ° 32' | 100 ° 28' | 1850 |
| 10 | Celaya1, Gto. | 55 | 20 ° 35' | 100 ° 47' | 1700 |
| 11 | Celaya2, Gto. | 11 | 20 ° 40' | 100 ° 48' | 1800 |
| 12 | Comonfort1, Gto. | 33 | 20 ° 40' | 100 ° 45' | 1700 |
| 13 | Comonfort2, Gto. | 12 | 20 ° 42' | 100 ° 46' | 1800 |
| 14 | Comonfort3, Gto. | 17 | 20 ° 44' | 100 ° 45' | 1800 |
| 15 | Comonfort4, Gto. | 10 | 20 ° 42' | 100 ° 45' | 1850 |
| 16 | Comonfort5, Gto. | 29 | 20 ° 45' | 100 ° 46' | 1700 |
| 17 | Sn M. de Allende, Gto. | 5 | 20 ° 55' | 100 ° 45' | 2000 |
| 18 | General Terán, N.L. | 4 | 25 ° 20' | 99 ° 20' | 700 |

Grupos y subgrupos del banco de germoplasma

En el dendrograma se formaron dos grupos principales que no se parecen entre sí (Figura 1). El Grupo I solo contiene 1 % de los árboles y el Grupo II al resto, y éste está integrado por dos subgrupos: el IIA con 1 %, y el IIB con 98 %, y éste está integrado a su vez por dos sub-subgrupos: IIB.1 que representa 49 %, y IIB.2 con 49 %; estos fueron los sub-subgrupos principales, con diferencias entre sí de 60 %.

El sub-subgrupo IIB1 está integrado por varios conjuntos que corresponden a 2 % de los árboles, además de dos grandes sub-conjuntos (IIB1b2.1 y IIB1b2.2, cada uno representa 23 %), que son diferentes entre sí en 40 %. Al sub-subgrupo IIB2 lo integran los conjuntos IIB2.a y IIB2.b que tienen 1 % y 48 %, respectivamente, los cuales difieren en 50 %; el conjunto IIB2.b está integrado por los subconjuntos IIB2b.1 y IIB2b.2 que tienen 18 % y 31 %, los cuales son diferentes entre sí en 20 %. A una escala de diferencia de 10 % se obtuvieron 47 grupos de fenotipos químicos entre todas las muestras.

Grupos generados por características químicas. En el análisis discriminante (Cuadro 3), los compuestos que caracterizan a los sub-subgrupos IIB.1 y IIB.2 son: estragol; 3c.n.i. (7.77); β -cubebeno y sabineno. Estragol es el

compuesto más característico, pues el primer sub-subgrupo contiene la cuarta parte de lo que tiene el segundo sub-subgrupo. En los subconjuntos IIB2b.1 y IIB2b.2, estragol es el compuesto que los diferencia; en el segundo subconjunto su proporción es 22 % mayor que la del primero. En los subconjuntos IIB1b2.1 y IIB1b2.2, el compuesto que los diferencia también es estragol, que es nueve veces mayor en el primer subconjunto que en el segundo; cariofileno y p-cimeno están a la mitad en el primer subconjunto que en el segundo.

Distribución geográfica del origen de las accesiones según su grupo químico

Según su grupo químico, las accesiones tienen una distribución geográfica muy similar (subgrupos IIB.1 y IIB.2), (Figura 2). Para los subconjuntos (IIB1b2.1, IIB1b2.2) que incluyen 49 % de los árboles en la escala de disimilitud de 40 %, tampoco hubo distribución geográfica diferencial, excepto para las accesiones de Nuevo León que pertenecen al subconjunto IIB1b2.1 (Figura 3). Con la escala de disimilitud de 20 %, en los subconjuntos IIB2b.1 y IIB2b.2 nuevamente se encontró una distribución similar, excepto para Nuevo León donde sólo el último subconjunto tiene representantes (Figura 4). En general, la distribución geográfica de las accesiones fue muy similar en escalas de disimilitud mayores a 20 %.

Cuadro 2. Compuestos volátiles foliares más abundantes en los árboles de *P. americana* var. *drymifolia* ubicados en el Banco de Germoplasma INIFAP en Celaya, Guanajuato. Análisis de varianza anidado de compuestos entre y dentro de los estados. Los valores entre paréntesis representan el porcentaje de la varianza explicada.

| Compuesto | Mediana del tiempo de retención (min) | Porcentaje medio del compuesto (por g de hoja seca) | Media de suma de cuadrados | | |
|-------------------------------|---------------------------------------|---|----------------------------|-------------------|---|
| | | | Entre estados | Dentro de estados | Error estándar (y porcentaje de varianza) |
| 1S- α -pineno | 3.3 | 1.1 \pm 0.2 | 0.2 (13) | 0.2 (17) | 0.9 (71) |
| L- β -pineno | 3.6 | 2.0 \pm 0.2 | 6.6 (42) | 4.0 (26) | 5.0 (32) |
| sabineno | 3.8 | 2.4 \pm 0.2 | 1.2 (19) | 2.3 (38) | 2.7 (43) |
| β -pineno | 3.8 | 3.5 \pm 0.3 | 19.1 (71)*** | 5.4 (20)*** | 2.2 (08) |
| α -felandreno | 3.9 | 0.4 \pm 0.1 | 1.1 (47) | 0.6 (27) | 0.6 (26) |
| p-cimeno | 4.0 | 6.8 \pm 0.3 | 12.6 (39) | 12.0 (37)* | 7.7 (23) |
| 1R- α -pineno | 4.0 | 0.7 \pm 0.2 | ----- | ----- | ----- |
| eucaliptol | 4.1 | 0.5 \pm 0.1 | ----- | ----- | ----- |
| cis- β -terpineol | 4.3 | 1.2 \pm 0.1 | 1.6 (66)*** | 0.5 (23)** | 0.3 (12) |
| β -linalool | 4.7 | 0.4 \pm 0.1 | ----- | ----- | ----- |
| 1 c.n.i.(5.02) | 5.0 | 0.9 \pm 0.2 | 10.7 (54)* | 5.7 (28)* | 3.6 (18) |
| estragol | 5.4 | 38.3 \pm 1.3 | 3255.7 (64)** | 1130.3 (22)* | 725.9 (14) |
| chavicol | 5.8 | 0.1 \pm < 0.1 | ----- | ----- | ----- |
| chavicol-metil-éter | 6.1 | 0.1 \pm < 0.1 | < 0.1 (10) | < 0.1 (27) | < 0.1 (60) |
| 5-metil-tridecano | 6.3 | 0.8 \pm 0.1 | ----- | ----- | ----- |
| anetol | 6.6 | 2.3 \pm 0.2 | 1.7 (33) | 1.1 (21) | 2.3 (46) |
| eugenol-metil-éter | 6.7 | 3.4 \pm 0.4 | 10.3 (11) | 26.4 (27) | 59.8 (62) |
| fenol-4-(2-propenyl)- acetato | 7.0 | 0.8 \pm 0.1 | ----- | ----- | ----- |
| β -cubebeno | 7.0 | 1.0 \pm 0.4 | 42.0 (32) | 31.8 (24) | 57.2 (44) |
| cariofileno | 7.1 | 11.2 \pm 0.3 | 6.7 (11) | 34.5 (54)* | 22.5 (35) |
| octadecano | 7.1 | 1.7 \pm 0.2 | 2.0 (66)*** | 0.8 (27)*** | 0.2 (7) |
| 1 c.n.i.(7.14) | 7.1 | 0.5 \pm 0.1 | ----- | ----- | ----- |
| eugenol | 7.2 | 0.3 \pm 0.2 | < 0.1 (0.4) | 1.5 (21) | 5.6 (78) |
| α -humuleno | 7.3 | 1.7 \pm 0.1 | 0.2 (38) | < 0.1 (27) | 0.2 (35) |
| germacreno D | 7.4 | 3.1 \pm 0.2 | 1.0 (48) | 0.6 (28) | 0.5 (24) |
| 3 c.n.i.(7.77) | 7.8 | 1.2 \pm 0.1 | 0.1 (28) | 0.1 (26) | 0.2 (47) |
| nerolidol | 7.8 | 1.3 \pm 0.2 | 1.9 (30) | 3.1 (49)* | 1.3 (21) |
| hexadecano | 7.9 | 3.8 \pm 0.3 | 1.8 (10) | 10.6 (56)*** | 6.7 (35) |
| 2 c.n.i.(7.9) | 7.9 | 0.7 \pm 0.1 | ----- | ----- | ----- |
| 2 c.n.i.(8.11) | 8.1 | 0.8 \pm 0.1 | ----- | ----- | ----- |
| óxido de cariofileno | 8.4 | 2.4 \pm 0.2 | 0.7 (36) | 0.5 (24) | 0.8 (40) |
| heptadecano | 8.5 | 1.2 \pm 0.3 | 2.3 (6) | 14.5 (40) | 9.6 (54) |
| germacreno D-4-ol | 8.7 | 1.0 \pm 0.1 | 0.2 (22) | 0.3 (33) | 0.4 (46) |

Composición cuantitativa (% de total de compuestos); n = 291; (c.n.i.(T.R.P.)) = compuesto no identificado(tiempo de retención promedio); ----- = compuestos que no se consideraron en el análisis; * ** ***; Significativo a P \leq 0.05, P \leq 0.01, y P \leq 0.001.

Cuadro 3. Resultado del análisis de discriminantes que se hizo en cada grupo de árboles de *P. americana* var. *drymifolia* del Banco de Germoplasma INIFAP en Celaya, Guanajuato. Solamente se registraron los compuestos que diferenciaron a cada grupo.

| Compuestos | Media | Media | Error estándar | F | Significancia |
|----------------------|-----------------------|-----------------------|----------------|-------|---------------|
| | Grupo IIB.1 | Grupo IIB.2 | | | |
| estragol | 18.5 | 69.2 *** | 1.2 | 620.1 | *** |
| 3 c.n.i.(7.77) | 0.2 | 0.1 *** | < 0.1 | 11.7 | *** |
| β -cubebeno | < 0.1 | 0.5 * | 0.3 | 5.6 | * |
| sabineno | 0.9 | 0.5 * | 0.1 | 4.0 | * |
| | Grupo IIB2b.1 | Grupo IIB2b.2 | | | |
| estragol | 59.1 | 75.6 | 0.8; 0.6 | 259.9 | *** |
| | Grupo IIB1b2.1 | Grupo IIB1b2.2 | | | |
| estragol | 34.9 | 3.6 | 1.0 | 562.3 | *** |
| cariofileno | 4.0 | 6.6 | 0.5 | 6.9 | ** |
| p-cimeno | 1.7 | 3.3 | 0.4 | 5.6 | * |
| α -felandreno | 0.1 | 0.3 | 0.1 | 4.1 | * |
| 1 c.n.i.(5.02) | 0.4 | 0.4 | 0.1 | 6.4 | * |
| chavicol-metil-éter | < 0.1 | < 0.1 | < 0.1 | 4.1 | * |

(c.n.i.) = Compuesto no identificado, * ** ***; Significativo a P \leq 0.05, P \leq 0.01, y P \leq 0.001.

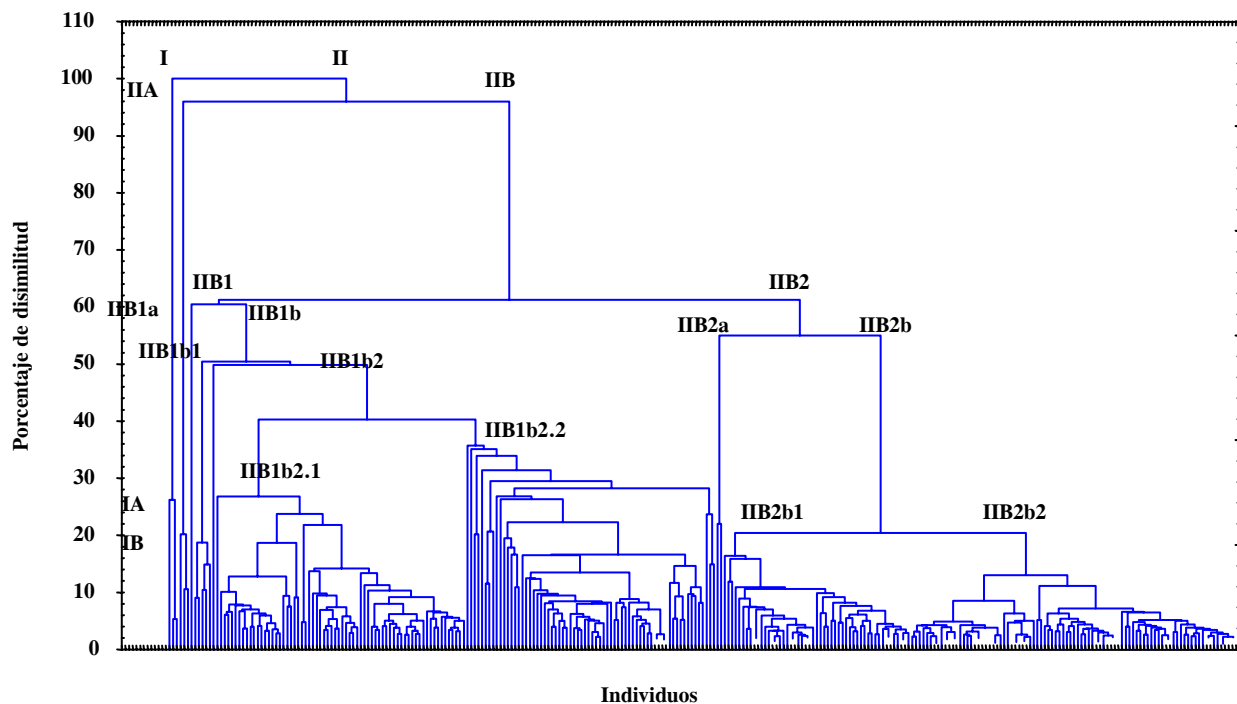


Figura 1. Dendrograma de disimilitudes de 219 árboles de *Persea americana* var. *drymifolia* del banco de germoplasma del INIFAP en Celaya, Gto. Cada línea que toca el eje de las X representa a un árbol.

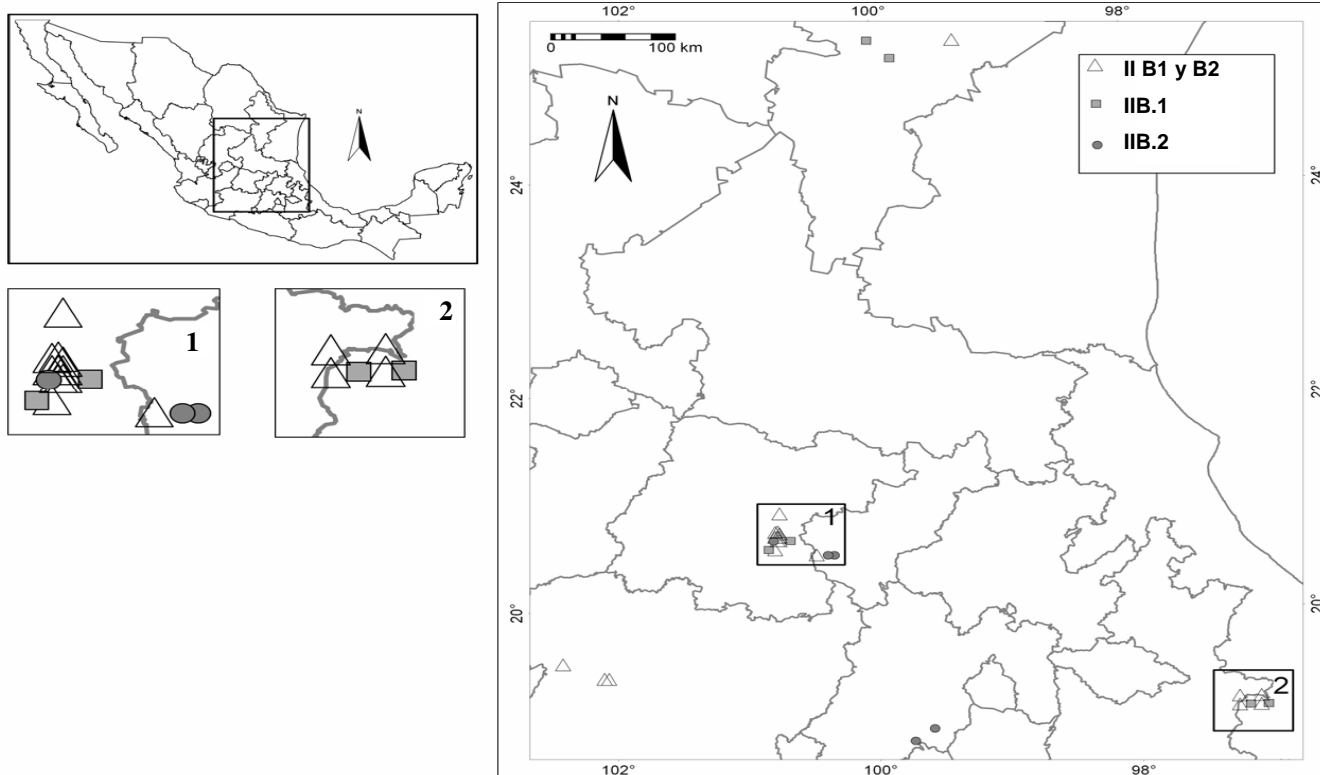


Figura 2. Mapa que presenta la distribución de los grupos de individuos IIB.1 y IIB.2, de *Persea americana* var. *drymifolia* relacionado con el diagrama de conglomerados.

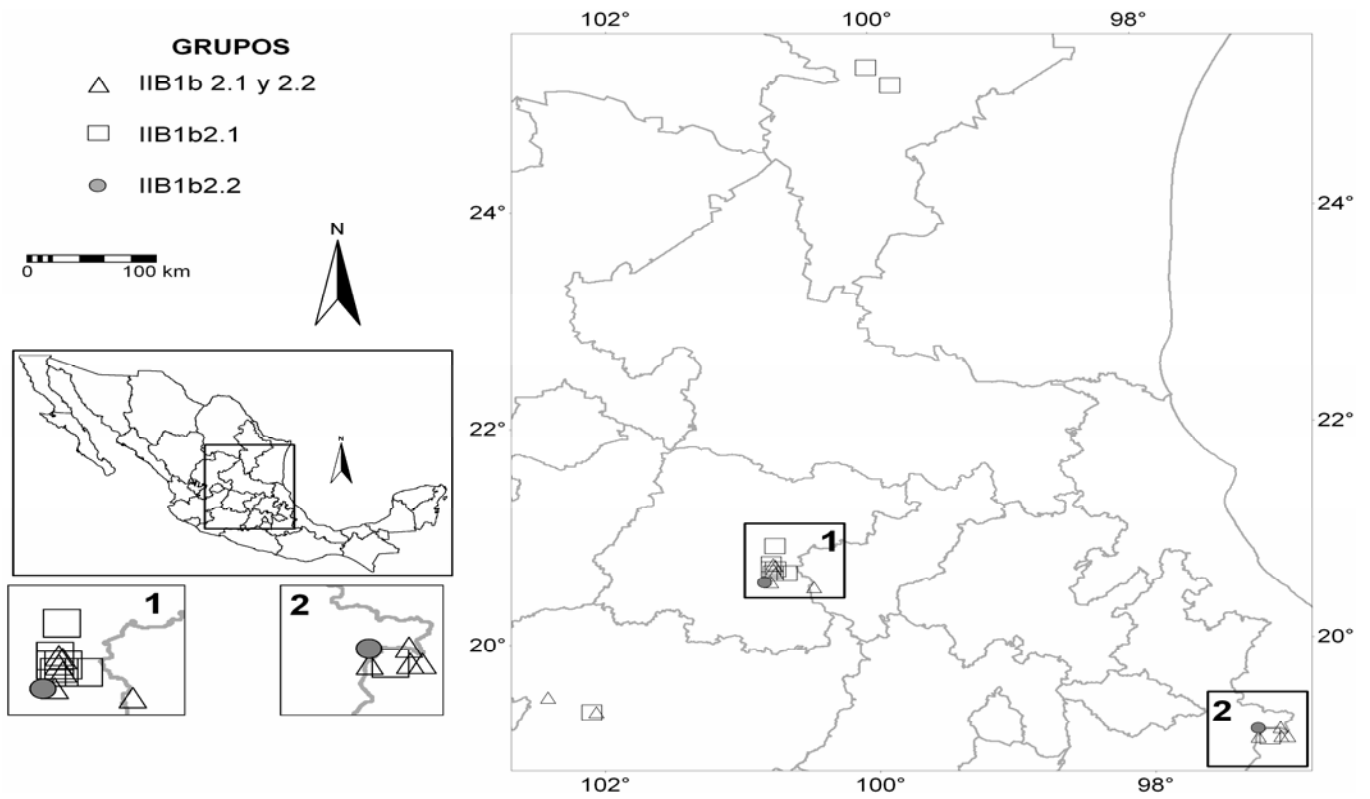


Figura 3. Mapa que presenta la distribución de los grupos de individuos IIB1b2.1 y IIB1b2.2 de *Persea americana* var. *drymifolia*, relacionado con el diagrama de conglomerados.

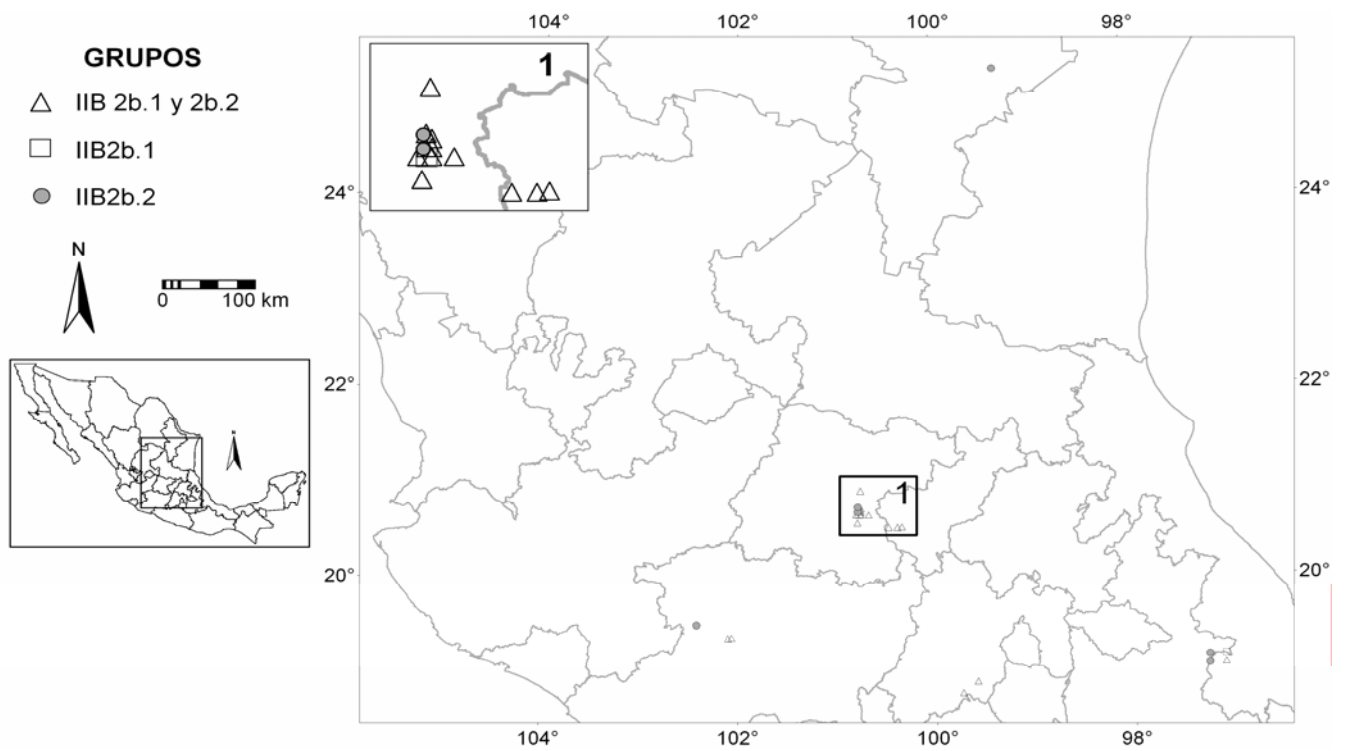


Figura 4. Mapa que presenta la distribución de los grupos de individuos IIB2b.1 y IIB2b.2 de *Persea americana* var. *drymifolia*, relacionado con el diagrama de conglomerados.

Variación química dentro y entre estados

Tres a 19 localidades se anidaron dentro de cinco estados (Cuadro 2); el porcentaje de variación explicada fue mayor entre estados que dentro de cada estado (64 a 72 % y 20 a 56 %, respectivamente). De estos resultados, β-pineno, cis-β-terpineol, 1c.n.i.(5.02), estragol, octadecano presentaron diferencias ($P \leq 0.05$) entre estados y dentro de ellos; *p*-cimeno, cariofileno, hexadecano y nerolidol sólo presentaron diferencias dentro de estados. En el resto de los compuestos no hubo diferencias ni entre ni dentro de estados.

Proporción de compuestos más abundantes en las localidades

En los compuestos más abundantes (Figura 5) se encontró que β-pineno fue mayor en General Terán, N. L. (13 %), y no se encontró en Calchualco3, Ver. (Figura 5a); *p*-cimeno en Uruapan, Mich. tuvo el porcentaje más alto (13 %) y el más bajo en Calchualco1, Ver. (2 %) (Figura 5b); estragol fue el más abundante de todos los compuestos presentes, y su porcentaje más alto lo tuvieron Tetela del Volcán, Mor. (55 %) y Tenancingo, Edo. de México (55 %), mientras que el menor porcentaje fue en Coscomatepec, Ver. (23 %) (Figura 5c). El mayor porcentaje de eugenol-metil-éter lo presentó Calchualco3, Ver. (8 %) y el menor Villa Corregidora, Qro. (1 %) (Figura 5d); cariofileno presentó un patrón muy estable entre 9 y 12 %, excepto en San Miguel de Allende, Gto. (16 %) (Figura 5e); germacreno D observó el mayor porcentaje en Peribán de Ramos, Mich. (6 %) y el más bajo en Comonfort2, Gto. (1 %) (Figura 5f); finalmente,

hexadecano manifestó el valor más alto en Peribán de Ramos, Mich. (8 %) y el más bajo en Calchualco1, Ver. (1 %) (Figura 5g)

Correlación entre la localización geográfica y la incidencia de los compuestos volátiles

En tres de los análisis de regresión múltiple cuyas variables independientes fueron altitud, latitud y longitud (Cuadro 4), se produjeron modelos estadísticamente significativos para explicar la concentración de β-pineno, *p*-cimeno, estragol, eugenol-metil-éter y hexadecano, después de aplicar la corrección de Bonferroni. Sin embargo, las R^2 de los modelos son muy bajas, por lo que posiblemente no sean de relevancia biológica.

No se encontró relación entre el aumento de la latitud y la concentración de los compuestos más abundantes de las localidades muestreadas en el banco de germoplasma (Figura 6). β-pineno fue en aumento hasta llegar a 19°23' LN en Uruapan, Mich. (4 %), y luego disminuyó y volvió a aumentar hasta los 25°20' LN en General Terán, N.L. (6 %). Cariofileno aumentó y disminuyó constantemente a lo largo del gradiente, con un valor máximo en General Terán (13 %); *p*-cimeno tuvo el mismo patrón que el anterior, con su valor más alto a 19°23' LN en Uruapan (5 %), después disminuyó y se estabilizó en General Terán (3 %). Hexadecano presentó el mismo patrón anterior, con el valor más alto a 19°31' LN en Peribán de Ramos, Mich. (3 %). Eugenol-metil-éter, estragol y germacreno D no mostraron patrón alguno, aunque se observó variación a lo largo del gradiente latitudinal (Figura 6).

Cuadro 4. Resumen del análisis de regresión lineal múltiple para los compuestos foliares más abundantes encontrados en los árboles de *P. americana* var. *drymifolia* del Banco de Germoplasma INIFAP en Celaya, Guanajuato.

| Compuestos | Factor de ubicación geográfica | Beta | t(287) |
|---|--------------------------------|------------|---------|
| β-pineno: R = 0.2, F(2,288) = 7.1, Error estándar del estimado= 4.3 | Longitud | 0.2 ± 0.1 | 2.9** |
| | Altitud | -0.1 ± 0.1 | -2.5* |
| <i>p</i> -cimeno: R = 0.2, F(1,289) = 12.2, Error estándar del estimado= 5.0 | Longitud | 0.2 ± 0.1 | 3.5*** |
| | Longitud | 0.2 ± 0.1 | 2.3* |
| Estragol: R = 0.3, F(3,287) = 13.1, Error estándar del estimado= 20.3 | Altitud | 0.2 ± 0.1 | 3.9*** |
| | Latitud | 0.2 ± 0.1 | 3.1** |
| Eugenol-metil-éter: R = 0.2, F(2,288) = 7.9, Error estándar del estimado= 6.6 | Longitud | -0.2 ± 0.1 | -3.5*** |
| | Altitud | -0.1 ± 0.1 | -1.9 ns |
| germacreno D: R = 0.1, F(2,288) = 1.4, Error estándar del estimado= 2.9 | Longitud | 0.1 ± 0.1 | 1.2 ns |
| | Altitud | -0.1 ± 0.1 | -1.2 ns |
| hexadecano: R = 0.2, F(1,289) = 10.3, Error estándar del estimado= 4.3 | Longitud | 0.2 ± 0.1 | 3.2** |

La regresión tiene como variables independientes: latitud, altitud y longitud. Se aplicó la corrección de Bonferroni, por lo que la significancia equivalente a $P < 0.05$ quedó en $P < 0.007$; ns = No significativo, ***; Significativo a $P \leq 0.001$.

El banco de germoplasma mostró alta variación en los perfiles químicos de *P. americana* var. *drymifolia*, manifestada en árboles que crecieron en el ambiente del banco de germoplasma; esto sugiere que los perfiles están determinados genéticamente. La presencia y concentración de estragol, compuesto mayoritario en aguacate criollo, tiene base genética. Los terpenos están bajo un fuerte control genético en otras especies arbóreas (Gershenzon *et al.*, 2000; Langenheim y Stubblebine, 1983; McConkey *et al.*, 2000), y es posible que también lo estén en el aguacate criollo, de acuerdo con la variación manifestada en un ambiente común representado por el banco de germoplasma. Más aún, muchas especies muestran diferencias genéticas en la formación de terpenoides (Mihaliak *et al.*, 1989; Mithen *et al.*, 1995; Shonle y Bergelson, 2000). Por ello aquí se postula que las diferencias químicas encontradas en el aguacate criollo son una buena representación de la variación genética de esta variedad de aguacate.

La mayor parte de los árboles de aguacate quedaron agrupados en conjuntos de fenotipos químicos con 40 a 80 % de similitud, sin diferencias significativas en la distribución geográfica de las accesiones (Figuras 2 a 4). Esto indica que dentro de las localidades de origen y entre los estados hay variación alta que posiblemente se originó tempranamente en la historia de la diseminación del aguacate criollo. No obstante, también se encontró amplia variación y diferenciación entre las localidades de origen del aguacate criollo y los estados donde se ubican (Cuadro 2; Figura 6). La mayor variación entre estados que dentro de ellos sugiere diferenciación genética, que coincide con lo encontrado en *P. americana* donde la razas antillana, guatemalteca y mexicana difieren química y genéticamente entre sí (Bergh *et al.*, 1973); también es similar a lo encontrado en muchas coníferas (Dodd y Rafii, 1994; Nava-Cruz *et al.*, 2006; Naydenov *et al.*, 2005). Pero es contrario a lo encontrado en otras coníferas (Rafii *et al.*, 1992; Rudloff y Lapp, 1989; Zavarin *et al.*, 1976), y en la laurácea *Umbellularia californica* (Goralka y Langenheim, 1995) donde la variación mayor dentro de las poblaciones se atribuye a un alto flujo génico entre ellas.

La variación en los perfiles químicos promedio de las localidades estudiadas (Figura 6), sugiere diferenciación posiblemente reciente que podría estar relacionada con el conjunto de herbívoros y patógenos propios de cada localidad. Una diferenciación de este tipo se ha encontrado en los terpenos de *Pinus ponderosa*, donde los herbívoros determinan perfiles químicos de las poblaciones (Sturgeon, 1979). En cada población de aguacate se observó un fenotipo químico promedio diferente (Figura 6), en donde los compuestos más concentrados difieren entre

poblaciones (Figura 5). Estas diferencias químicas pueden ser determinantes en interacciones bióticas; por ejemplo, los pinos con mayor concentración de β -pineno son menos atacados que los que contienen menor cantidad de este compuesto (Snyder, 1992), al igual que ocurre en otras especies de pinos (Zavarin *et al.*, 1990, 1993). El fenotipo químico promedio de cada población probablemente está determinado por su ambiente biótico particular y refleja un perfil químico adaptado a este ambiente. Los resultados muestran mosaicos geográficos de interacciones bióticas, las que a su vez pueden estar determinadas por metabolitos secundarios (Thompson, 2005), lo que explicaría la variación en los fenotipos químicos promedio de las localidades.

A escala individual, el fenotipo químico determina en muchas ocasiones la susceptibilidad del individuo a herbívoros y patógenos (Edwards *et al.*, 1993; Espinosa-García *et al.*, 2001; Langenheim, 2003); en la interacción aguacate criollo-*Trioza* los árboles con más concentración de estragol tienen menos agallas foliares (Rincón-Hernández y Espinosa-García, 2008).

En el presente estudio el estragol es el único compuesto que presentó relación significativa positiva con la altitud, latitud y longitud geográficas, mientras que el β -pineno, *p*-cimeno, estragol, hexadecano y eugenol-metil-éter se relacionaron solamente con la longitud; los primeros cuatro se relacionan de forma positiva y el último en forma negativa (Cuadro 4). Esto no es sorprendente pues la incidencia de varios terpenoides está relacionada con la altitud, latitud y longitud en algunas especies de pináceas (Hengxiao *et al.*, 1999; Lockhart, 1990), lamiáceas (Azevedo *et al.*, 2001) y asteráceas (Zidorn y Stuppner, 2001). También se ha encontrado que la incidencia de alcaloides se relaciona con la altitud y latitud (Levin, 1976; Moody, 1978). Estos gradientes geográficos en la abundancia de los metabolitos secundarios se han interpretado en función de la intensidad del gradiente de presión de selección ejercido por herbívoros y patógenos (Levin y York, 1978; Salmore y Hunter, 2001). Para los compuestos del aguacate criollo que variaron en gradientes, es posible que la presión de herbívoros y patógenos estén correlacionadas con estos compuestos, aunque aún no hay evidencia contundente de ello (Rincón-Hernández y Espinosa-García, 2008).

Puesto que el estado de conservación de bosques de *P. americana* var. *drymifolia* es muy precario (Challenger, 1998; Lorea-Hernández, 2002), la conservación de la variación genética de esta especie al menos en bancos de germoplasma resulta crucial. El banco de germoplasma estudiado concentra genotipos de diferentes lugares en donde probablemente ya no existan individuos de estas

poblaciones. Más aún, también conserva una amplia variación química que representa a los estados del centro del país, incluido el eje neovolcánico donde se cree que se originó esta variedad de aguacate (Barrientos-Priego y López-López, 1998). El Banco de Germoplasma del INIFAP- Celaya debería de seguir siendo conservado y protegido. Estos resultados también muestran que hay diferenciación significativa entre aguacates criollos de diferentes estados, por lo que sería importante que si no se

pueden conservar las poblaciones en estado silvestre, debería de haber un programa efectivo para rescatar el germoplasma de las poblaciones que no están representadas en los bancos de México. La conservación de este banco de germoplasma permitiría en un futuro regenerar las áreas que han sido perturbadas, recuperar los bosques perdidos y servir como fuente de genes de resistencia para las variedades comerciales de aguacate.

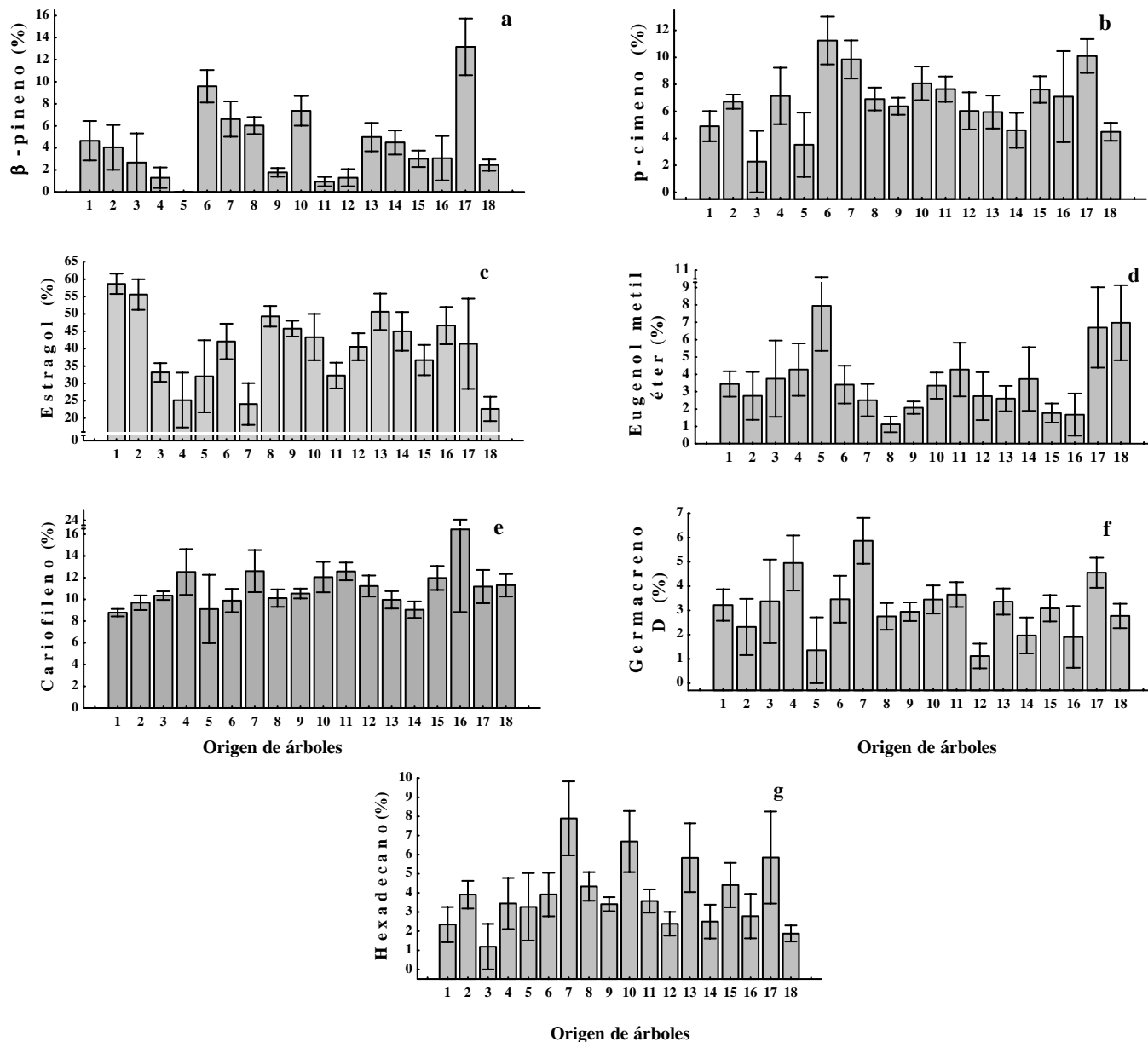


Figura 5. Porcentajes promedio de los compuestos más abundantes en hojas de 286 árboles de *Persea americana* var. *drymifolia*, con su respectivo error estándar. Los números en el eje de las X representan: 1, Tetela del Volcán, Mor.; 2, Tenancingo, Edo. de México; 3, Calchualco1, Ver.; 4, Calchualco2, Ver.; 5, Calchualco3, Ver.; 6, Uruapan, Mich.; 7, Peribán de Ramos, Mich.; 8, Villa Corregidora, Qro.; 9, Celaya1, Gto.; 10, Celaya2, Gto.; 11, Comonfort1, Gto.; 12, Comonfort2, Gto.; 13, Comonfort3, Gto.; 14, Comonfort4, Gto.; 15, Comonfort5, Gto.; 16 San Miguel de Allende, Gto.; 17, General Terán, N.L. y 18 Coscomatepec, Ver. (a) β -pineno, (b) p-cimeno, (c) estragol, (d) eugenol metil éter, (e) cariofileno, (f) germacreno D y (g) hexadecano.

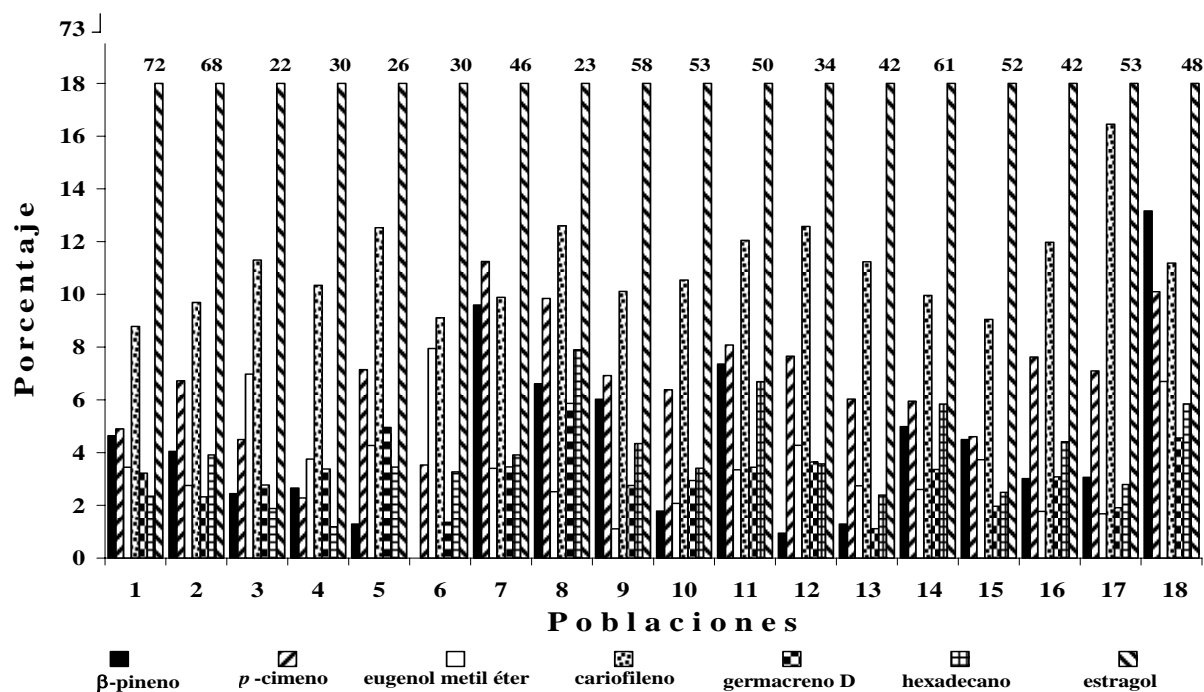


Figura 6. Porcentaje de compuestos en hojas de *Persea americana* var. *drymifolia* provenientes de 18 localidades con un gradiente latitudinal de 18°48' LN en la localidad 1 hasta 25°20' LN en la localidad 18. Los números en el eje de las X representan con: 1, Tetela del Volcán, Mor. 2, Tenancingo, Edo. de Méx. 3, Coscomatepec, Ver. 4, Calchualco1, Ver. 5, Calchualco2, Ver. 6, Calchualco3, Ver. 7, Uruapan, Mich. 8, Peribán de Ramos, Mich. 9, Villa Corregidora, Qro. 10, Celaya1, Gto. 11, Celaya2, Gto. 12, Comonfort1, Gto. 13, Comonfort2, Gto. 14, Comonfort3, Gto. 15, Comonfort4, Gto. 16, Comonfort5, Gto. 17 San Miguel de Allende, Gto. y 18, General Terán, N.L.

Estos resultados sugieren que las áreas de distribución natural del aguacate criollo en México, que no están representadas en el banco de germoplasma de INIFAP, poseen fenotipos químicos únicos que deberían de conservarse en éste u otros bancos de germoplasma.

CONCLUSIONES

El aguacate criollo es un taxón muy variable químicamente, posiblemente debido a su variación genética. Esta variación química podría ser importante para identificar árboles con fenotipos químicos relevantes y como fuente de genes de resistencia contra plagas y enfermedades de variedades comerciales de aguacate.

Los compuestos predominantes en *Persea americana* var. *drymifolia* fueron estragol (22 a 72 %) y cariofileno (9 a 16 %), pero la abundancia de éstos y los otros compuestos en los árboles varían de acuerdo con su localidad de origen.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM (POFJEG) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Proyecto 34895-V otorgado a FJEG), por el apoyo económico. Al geógrafo Jesús Fuentes Junco, por la elabora-

ción de los mapas. A la Biól. Yolanda García, R., Biól. Ángel Bravo M. y M. C. Heberto Ferreira por su ayuda técnica. Al CONACyT por la beca que otorgó a la primera autora durante sus estudios de doctorado en Ciencias Biomédicas de la UNAM.

BIBLIOGRAFÍA

- Azevedo N R, I F P Campos, H D Ferreira, T A Portes, S C Santos, J C Seraphin, J R Paula, P H Ferri (2001) Chemical variability in the essential oil of *Hyptis suaveolens*. *Phytochemistry* 57:733-736.
- Barrientos-Priego A F, L López-López (1998) Historia y genética del aguacate. In: Memoria Fundación Salvador Sánchez Colín. CICTAMEX S.C. Coatepec Harinas, México. pp:33-51.
- Bergh B O, R W Scora, W B Storey (1973) A comparison of leaf terpenes in *Persea* Subgenus *Persea*. *Bot. Gaz.* 134:130-134.
- Challenger A (1998) La zona ecológica templada húmeda (bosque mesófilo de montaña). In: Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro. T Segovia, G Lara (eds). CONABIO. Instituto de Biología, UNAM. Agrupación Sierra Madre, S.C. México, D.F. pp:443-518.
- Dodd R S, Z A Raffi (1994) Chemical and ecological variability of *Cupressus bakeri* on Goosenest Mountain, California. *Biochem. Syst. Ecol.* 22:393-400.
- Edwards P B, W J Wanjura, W V Brown (1993) Selective herbivory by Christmas beetles in response to intraspecific variation in Eucalyptus terpenoids. *Oecologia* 95:551-557.
- Espinosa-García F J (2001) La diversidad de los metabolitos secundarios y la teoría de la defensa vegetal. In: Relaciones Químicas entre Organismos. Aspectos Básicos y Perspectivas de su

- Aplicación. A L Anaya, F J Espinosa-García, R Cruz-Ortega (eds). Universidad Nacional Autónoma de México y Plaza y Valdés. México, D.F. pp:231-249.
- Espinosa-García, F J, Y García-Rodríguez, F Chávez-Zavala, A Chávez-Zavala, G Delgado (2001)** Implicaciones de la variación en los fenotipos químicos de las poblaciones de plantas en su susceptibilidad a plagas y patógenos: el caso de *Persea americana* var. Hass. In: Ier. Congreso Mexicano y Latinoamericano del Aguacate. Uruapan, Mich., México pp:46-57
- FAO-UNESCO (1970)** Clave de Unidades de Suelos para el Mapa de Suelos del Mundo. Traducción de E. García A. 1974. Dirección de Agrología. Secretaría de Recursos Hidráulicos.
- Fielder J, G Bufler, F Bangerth (1998)** Genetic relationships of avocado (*Persea americana* Mill.) using RAPD markers. Euphytica 101:249-255.
- García E (1988)** Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarla a las condiciones de la República Mexicana).
- Gershenzon J, M E McConkey, R B Croteau (2000)** Regulation of monoterpene accumulation in leaves of peppermint. Plant Physiol. 122:205-213.
- Goralka R J L, J H Langenheim (1995)** Analysis of foliar monoterpene content in the California Bay Tree, *Umbellularia californica* among populations across the distributions of the species. Biochem. Syst. Ecol. 23:439-448.
- Hengxiao G, J D McMillin, M R Wagner, J Zhou, Z Zhou, X Xu (1999)** Altitudinal variation in foliar chemistry and anatomy of yunnan pine, *Pinus yunnanensis*, and pine sawfly (Hym., Diprionidae) performance. J. Appl. Entomol. 123:465-471.
- Langenheim J H (2003)** Ecological roles of resins. In: Plant Resins: Chemistry, Evolution, Ecology and Ethnobotany. Timber Press Science. Portland, Oregon USA. pp:196-253.
- Langenheim J H, W H Stubblebine (1983)** Variation in leaf resin composition between parent tree and progeny in Hymenaea: Implications for herbivory in the humid tropics. Biochem. Syst. Ecol. 11:97-106.
- Lavi U, E Lahav, C Degani, S Gazit (1993a)** Genetics of skin color, flowering group and anise scent in avocado. J. Hered. 84:82-84.
- Lavi U, E Lahav, C Degani, S Gazit, J Hillel (1993b)** Genetic variance components and heritabilities of several avocado traits. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 118:400-404.
- Levin D A (1976)** Alkaloid-bearing plants: an ecogeographic perspective. Am. Nat. 110:261-284.
- Levin D A, B M York (1978)** The toxicity of plant alkaloids: An ecogeographic perspective. Biochem. Syst. Ecol. 6:61-76.
- Lockhart L A (1990)** Chemotaxonomic relationships within the Central American closed-cone pines. Silvae Genet. 39:173-184.
- Lorea-Hernández F G (2002)** La familia Lauraceae en el sur de México: diversidad, distribución y estado de conservación. Bol. Soc. Bot. Méx. 71:59-70.
- McConkey M E, J Gershenzon, R B Croteau (2000)** Developmental regulation of monoterpene biosynthesis in the glandular trichomes of peppermint. Plant Physiol. 122:215-223.
- Mhameed S, J Hillel, E Lahav, D Sharon, U Lavi (1995)** Genetic association between DNA fingerprint fragments and loci controlling agriculturally important traits in avocado (*Persea americana* Mill.). Euphytica 84:81-87.
- Mihaliak C A, D Couvet, D E Lincoln (1989)** Genetic and environmental contributions to variation in leaf mono- and sesquiterpenes of *Heterotheca subaxillaris*. Biochem. Syst. Ecol. 17:529-533.
- Mithen R, A F Raybould, A Giamoustaris (1995)** Divergent selection for secondary metabolites between wild populations of *Brassica oleracea* and its implications for plant-herbivore interactions. Heredity 75:472-484.
- Moody S (1978)** Latitude, continental drift, and the percentage of alkaloid-bearing plants in floras. Am. Nat. 112:965-968.
- Nava-Cruz Y, F J Espinosa-García, G R Furnier-Whitelaw (2006)** Levels and patterns of chemical variation in leaf resins of the genus *Abies* from northern México. Agrociencia 40:229-238.
- Naydenov K D, F M Tremblay, Y Bergeron, A Alexandrov, N Fenton (2005)** Dissimilar patterns of *Pinus heldreichii* Christ. populations in Bulgaria revealed by chloroplast microsatellites and terpenes analysis. Biochem. Syst. Ecol. 33:133-148.
- Prabha T N, B Ravindranath, M V Patwardhan (1980)** Anthocyanins of avocado (*Persea americana*) peel. J. Food Sci. Tech. 17:241-242.
- Rafii A Z, L G Cool, E Zavarin (1992)** Variability of foliar mono- and sesquiterpenes of *Cupressus bakeri*. Biochem. Syst. Ecol. 20:123-131.
- Rincón-Hernández, C, J L Sánchez Pérez, F J Espinosa-García (2005)** Caracterización química de los árboles de *Persea americana* Mill. var. *drymifolia* (Schldtl. & Cham.) S.F. Blake de los bancos de germoplasma INIFAP (Michoacán). In: Memorias del II Congreso Mexicano y Latinoamericano del Aguacate. Uruapan, Mich., México. de 17 al 21 de octubre pp:1-7.
- Rincón-Hernández C A, F J Espinosa-García (2008)** Relationship between the phytochemical diversity in creole avocado (*Persea americana* var. *drymifolia*) leaves and the incidence of foliar gall psyllid (*Trioza anceps*). Allelopathy J. 21:175-182.
- Rudloff E v, M S Lapp (1989)** Some observations on the leaf oil terpene composition of mountain hemlock, *Tsuga mertensiana*. Can. J. Forest Res. 19:848-852.
- Sagrero-Nieves L, J P Bartley (1995)** Volatile components of avocado leaves (*Persea americana* Mill) from the Mexican race. J. Sci. Food Agr. 67:49-51.
- Salmore A K, M D Hunter (2001)** Elevational trends in defense chemistry, vegetation, and reproduction in *Sanguinaria canadensis*. J. Chem. Ecol. 27:1713-1727.
- Sánchez-Pérez J L (1999)** Recursos genéticos de aguacate (*Persea americana* Mill.) y especies afines en México. Rev. Chapingo S. Hort. 5:7-18.
- Shonle I, J Bergelson (2000)** Evolutionary ecology of the tropane alkaloids of *Datura stramonium* L. (Solanaceae). Evolution 54:778-788.
- Snyder M A (1992)** Selective herbivory by Albert's squirrel mediated by chemical variability in ponderosa pine. Ecology 73:1730-1741.
- Sturgeon K B (1979)** Monoterpene variation in ponderosa pine xylem resin related to western pine beetle predation. Evolution 33:803-814.
- Thompson J N (2005)** Local adaptation I. Geographic selection mosaics. In: The Geographic Mosaic of Coevolution. The University of Chicago. USA. pp:50-71.
- White E E, J E Nilsson (1984)** Foliar terpene heritability in *Pinus contorta*. Silvae Genet. 33:16-22.
- Williams L O (1977)** The avocados, a synopsis of the genus *Persea* subg. *Persea*. Econ. Bot. 31:315-320.
- Zavarin E, L G Cool, K Snajberk (1993)** Geographic variability of *Pinus flexilis* xylem monoterpenes. Biochem. Syst. Ecol. 21:381-387.
- Zavarin E, K Snajberk, D Bailey (1976)** Variability in the essential oils of wood and foliage of *Pinus aristata* and *Pinus logaeva*. Biochem. Syst. Ecol. 4:81-92.
- Zavarin E, K Snajberk, L Cool (1990)** Monoterpene variability of *Pinus monticola* wood. Biochem. Syst. Ecol. 18:117-124.
- Zidorn C, H Stuppner (2001)** Evaluation of chemosystematic characters in the genus *Leontodon*. Taxon 50:115-133.

CAPÍTULO 3

3. DOCUMENTO PUBLICADO: THE FOLIAR CHEMICAL PROFILE OF CRIOLLO AVOCADO, *Persea americana* var. *drymifolia* (Lauraceae), AND ITS RELATIONSHIP WITH THE INCIDENCE OF A GALL-FORMING INSECT, *Trioza anceps* (Trioziidae).

Guadalupe Torres-Gurrola, Guillermo Delgado-Lamas, and Francisco J. Espinosa-García
(2011) *Biochemical Systematics and Ecology* 39: 102-111.



Contents lists available at ScienceDirect

Biochemical Systematics and Ecology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/biochemsyseco

The foliar chemical profile of criollo avocado, *Persea americana* var. *drymifolia* (Lauraceae), and its relationship with the incidence of a gall-forming insect, *Trioza anceps* (Trioziidae)

Guadalupe Torres-Gurrola^{a,1}, Guillermo Delgado-Lamas^b, Francisco J. Espinosa-García^{a,*}

^a Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México campus Morelia, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701 Col. Ex-Hacienda de San José de La Huerta C.P. 58190 Morelia, Mich., México

^b Instituto de Química, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Cd. Universitaria, Coyoacán, C.P. 04510, México D.F., México

ARTICLE INFO

Article history:

Received 24 June 2010

Accepted 25 January 2011

Available online 22 February 2011

Keywords:

Chemical diversity

Herbivory

Gall insect

Geographic provenance

Terpenoid and propenylbenzene blends

ABSTRACT

The role of phytochemical diversity in plant defense was studied using the specialist herbivore *Trioza anceps* Tuthill (avocado gall-forming insect), and the volatile fraction of the foliar chemicals of its host, the creole avocado (*Persea americana* var. *drymifolia* (Schect. & Cham.) Blake). Two hypotheses were tested: a) plant defense is determined by phytochemical diversity, and b) plant defense is determined by single compounds or specific blends of compounds. Simple and multiple regressions and a size and shape analysis (which considers the compounds relative and absolute concentrations within the leaf blend) were used to test these hypotheses. Simple regressions of gall incidence and chemical diversity and the tree origin elevation and latitude were very weak. The linear multiple regression to explain gall incidence with 33 foliar compounds and geographical data produced a model with low predictive power ($R^2 = 0.13$). The size and shape analysis showed intraspecific variation in leaf chemical profiles among five tree groups, classified by the number of galls per 10 cm² of leaf. Discriminant analysis separated clearly the tree groups' chemical profiles through specific compounds. These results suggest that the gall incidence is associated with specific chemical profiles, rather than to high or low foliar phytochemical diversity.

© 2011 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

To explain the diversity of plant secondary metabolites one hypothesis proposes that high chemical diversity provides high protection to the plant (the high diversity-high defense hypothesis) (Jones and Lawton, 1991; Firn and Jones, 2003) and that this high diversity is selected for by high herbivore pressure (Jones and Lawton, 1991; Langenheim, 1994). Thus, it is expected that higher chemical diversity will be found in low elevation or latitude, where herbivore and pathogen pressure are high (Langenheim, 1984) than in high elevation or latitude, where herbivore and pathogen pressure is low (Hengxiao et al., 1999).

Few studies have shown experimentally that a highly diverse blend of secondary metabolites in a plant tissue could reduce herbivore attack better than a less diverse blend (Adams and Bernays, 1978; Castellanos and Espinosa-García, 1997). Several studies relate secondary metabolite abundance or toxicity with latitudinal an elevation gradients (e.g. Levin, 1976; Levin and

* Corresponding author. Tel.: +52 443 322 27 21; fax: +52 443 322 27 19.

E-mail address: espinosa@oikos.unam.mx (F.J. Espinosa-García).

¹ Tel.: +52 443 322 27 21; fax: +52 443 322 27 19.

York, 1978; Hengxiao et al., 1999; Zidorn and Stuppner, 2001), but few relate these gradients with secondary metabolite diversity (e.g. Langenheim, 1994; Rincón-Hernández and Espinosa-García, 2008).

Resistance to herbivores and pathogens could also be explained by the effects of single compounds (Jones and Firn, 1991; Östrand et al., 2008) or particular secondary metabolite blends (the specific blend hypothesis) (e.g. Adams and Bernays, 1978; Berenbaum and Zangerl, 1993; Macel et al., 2005).

In plant populations of the same species, the chemical profile variation among individuals is frequently discrete; i.e., a group of individuals share a phytochemical profile, or chemical phenotype, different from that of other groups (Snyder, 1992; Latta et al., 2003; Torres-Gurrola et al., 2009). The relative and absolute concentrations of secondary metabolites in those profiles can be very important in determining the defense of the plants (e.g., Snyder, 1992; Poelman et al., 2009; Yarnes et al., 2008) influencing patterns of multidimensional biotic plant interactions (Stamp and Yang, 1996; An et al., 2001; Barbehenn et al., 2001).

The criollo avocado tree *Persea americana* Mill var. *drymifolia* [Schect. & Cham.] Blake, Lauraceae, is rich in blends of terpenoids and propenylbenzenes, which are antagonistic to herbivores and pathogens (e.g. Sneh and Gross, 1981; Montes et al., 1981; Sagrero-Nieves and Bartley, 1995; Hennessey et al., 1995). Furthermore, in Hass avocado (*P. americana* Mill. cv. Hass) groups of chemical phenotypes have been associated with the differential incidence of certain pests and pathogens (Espinosa-García et al., 2001).

In the field that houses the avocado germplasm bank of the National Institute for Agricultural, Livestock, and Forestry Research of Mexico (INIFAP; Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agro Pecuarias), we noticed a differential attack of the leaf gall insect specialist *Trioza anceps* Tuthill (Trioziidae) on *P. americana* var. *drymifolia*; some trees were attacked heavily while others were not, even when they were neighbors with touching canopies. This insect attacks young and mature leaves (Wolfenberger and Colburn, 1966; Hollis and Martin, 1997). Because some gall insect species may induce changes in the leaf chemistry, the abundance of 23 foliar volatile compounds in creole avocado trees were analyzed in gall-free leaves and areas with and without galls within a leaf. No evidence of insect-induced change in the leaf chemical volatile profile was found (Torres-Gurrola and Espinosa-García, unpublished results, available upon request).

The following predictions derived from the high diversity-high defense and the specific blend hypotheses were tested: (a) The foliar chemical diversity in the leaves of *P. americana* var. *drymifolia* is negatively associated with the incidence of the insect *T. anceps*; (b) Latitude and elevation of origin of the avocado trees is negatively correlated with foliar chemical diversity and positively correlated with *T. anceps* incidence; and (c) The incidence of *T. anceps* in the creole avocado leaves is associated with a single compound or with specific chemical profiles instead of the leaf phytochemical diversity.

2. Materials and methods

2.1. Study site

The INIFAP germplasm bank is located in an experimental field in Celaya, Guanajuato, México, at the 6.5 km mark on the Celaya-San Miguel de Allende highway (20° 26' N; 103° 19' W; 1750 masl).

2.2. Sample processing and chromatographic analysis

Two mature leaves were randomly selected from each of 291 20–30 years old trees (representing 35 provenance sites) planted in the germplasm bank. Provenance data (latitude, longitude, and altitude) were reported by Torres-Gurrola et al. (2009). The number of galls on each leaf was counted with a 10 cm² square frame placed at random on the leaf surface.

The leaves, which might include galls, were divided in half along the mid vein; one half was dried four days at 80 °C to obtain the dry weight; the other half was put in a 75 mL amber flask with hexane and 1 mg of n-tetradecane as internal standard. The latter samples were maintained for one week at 4 °C. Then, the half of the leaves from each tree was ground in liquid nitrogen to a fine powder and more hexane was added to the flask. This process of grinding with periodical extract removal and fresh hexane addition was repeated until the extract was clear. The collected extract was filtered, dried with sodium sulfate, and concentrated to 1.0 mL under a N₂ current. For analysis, 1 µL of this extract was injected into a chromatograph.

Each sample was injected (split injection 60:1) into an Agilent HP6890 gas chromatograph equipped with an HP-5 capillary column (length: 30 m, inner diameter: 0.25 mm) (5% phenyl- 95% polymethyl-siloxane) and a flame ionization detector (FID).

Operating conditions for the GC were as follows: helium (99.99% purity) carrier gas, constant pressure at 20 psi (1 psi = 6894.76 Pa); the initial oven temperature was 50 °C, then it was increased at 20 °C min⁻¹ to reach 200 °C and then it was maintained at that temperature for 7.5 min; next, the temperature was increased at 15 °C min⁻¹ to reach 280 °C and then it was maintained at that temperature for 12.8 min, and finally it was increased at 20 °C min⁻¹ to reach 300 °C. The total GC analysis time was of 16.98679 min. The injection port temperature was 250 °C. The injection volume was 2 µL. Detector at 350 °C; flow rate of 1 mL min⁻¹ and 12.57 psi within the column; some samples were also injected into a gas chromatograph coupled with a mass spectrometer (Agilent GC-MS 6890-5973) equipped with the NIST 98 spectral library to identify the peaks recorded in the GC-FID runs. The column and the conditions used in the GC-MS were the same as

those used in the GC-FID, except that the helium flux was 0.5 mL min^{-1} , and the pressure was 1.23 psi within the column. The MS was operated in electron ionization (EI) mode at 70 eV with a transfer line temperature of $280 \text{ }^\circ\text{C}$, and full scan (35–550 m/z).

A peak was identified only when the mass spectrum showed a 90% or more match with a spectrum from the NIST 98 library. Peak purity was verified with the Agilent MSD Chemstation software. The identity of the following compounds was confirmed by injecting pure GC-MS standards (Sigma-Aldrich) to verify the retention time and spectrum: linalool, α -cubebene, α -pinene, β -pinene, β -myrcene, anethole, camphene, nerolidol, β -caryophyllene, limonene, α -humulene, and γ -terpineol. A list of all compounds found in the volatile fraction of creole avocado leaves was reported elsewhere (Rincón-Hernández et al., 2005).

2.3. Data analysis

A chromatogram for each sample was obtained and each peak height was standardized in units of mg g^{-1} dry weight, relative to the internal standard. The resulting chromatographic profiles were compared in terms of the peak retention times relative to n-tetradecane.

We analyzed 33 (those with relative concentrations $\geq 1\%$ in at least one sample) out of 102 volatile compounds found in the foliage of the trees in the germplasm bank (Torres-Gurrola et al., 2009). All peaks with concentrations $\geq 1\%$ were included in a matrix of compounds by sites. Biochemical diversity was calculated with the Shannon index, which takes into account the number of compounds present in the sample and their concentrations (Lindig-Cisneros et al., 2002).

Stepwise multiple regression analyses were performed with the compounds as independent variables and gall density as the dependent variable. A multiple regression analysis was also used to determine whether biochemical diversity and the accession latitude, altitude, or longitude were associated with gall density. Principal component analysis was used to determine phytochemical differences among five groups of trees with various gall densities (described below). For this, 33 compounds were selected on the basis of high or medium concentration and high variance: a) propenylbenzenes: eugenol; eugenol methyl ether; estragole; anethol; chavicol; chavicol methyl ether; b) acetates: phenol, 4-(2-propenyl)-, acetate; c) alkanes: tridecane, 5-methyl; octadecane; hexadecane; heptadecane; d) monoterpenoids: 1S- α -pinene; ι - β -pinene; sabinene; β -pinene; α -phellandrene; p-cimene; 1R- α -pinene; eucalyptol; cis- β -terpineol; β -linalool; e) sesquiterpenoids: β -cubebene; α -humulene; caryophyllene; caryophyllene oxide; germacrene D; nerolidol; germacrene D-4-ol; and f) five unidentified compounds.

2.4. Size and shape analysis

To understand plant–herbivore interactions mediated by secondary compounds blends it is necessary to understand the chemical profiles (relative concentrations of secondary compounds within the blend) and the absolute concentrations of the compounds within the blend. Size and shape analysis studies allometric variation among variables that determine the size and shape of an organism attribute (Mosimann and James, 1979; Boecklen and Price, 1989; Boecklen et al., 1991) and it has been used to study phytochemical phenotypes in oaks on the basis of absolute (concentrations mg g^{-1} of dry leaf) and relative (proportion of total) concentrations of secondary metabolites (Yarnes et al., 2006, 2008).

We used size and shape analysis to determine whether the compositions and concentrations of blends of foliar volatile compounds were related to the incidence of galls. The individual trees were grouped into five categories, based on a foliar gall density gradient (in galls per 10 cm^2): 84 individuals had 0; 96 individuals had 1–5; 71 individuals had 6–15; 29 individuals had 16–25; and 11 individuals had 26 or more. This grouping is arbitrary, but although the most biologically significant groups are those with trees with no galls and those with very high density of galls, the intermediate groups provided a gall incidence gradient where trends in changes in the volatile profiles could be detected. Other indices to group herbivory intensity use a logarithmic scale e.g. Dirzo and Domínguez (1995); Benitez-Malvido et al. (1999), but they appear equally arbitrary. We found no other grouping method without this arbitrary component.

First, we compared tree categories with respect to the \log_e+1 -transformed concentrations of each compound in the blend (size). We calculated the geometric mean of the size variables and then created shape variables by subtracting the \log_e+1 geometric mean of all 33 compound concentrations from each \log_e+1 -transformed compound concentration. One condition for the size and shape analysis is that the shape matrix must have $(n - 1)$ variables than the size matrix. The conditions to select a variable (compound) to exclude are: a) that the compound varied little across the samples; and b) that the compound showed high correlations with other compounds (Yarnes et al., 2006, 2008). We excluded the variable \log_e+1 (heptadecane)- \log_e+1 (geometric mean) from the analysis. Heptadecane was chosen for exclusion because it varied little across the groups of trees, was well correlated with the unknown compound 3 (u.c. $3_{\text{Retention Time}} = 7.77$) ($r = 0.55$), and it did not contribute to the discriminant functions for size. We then compared the absolute concentrations and relative concentrations of compounds in trees with discriminant function analyses that indicated whether trees differed in the absolute concentrations and relative concentrations of compounds and also provided information about how trees differed. We used the eigenvalues to determine the relative contributions of size (absolute concentrations) and shape (relative concentrations) variables to the classification of trees. Analyses were carried out with STATISTICA 6.1 (2003; Tulsa, OK., USA).

3. Results

3.1. Relationships among phytochemical diversity, accession origin, and gall incidence

Although phytochemical diversity showed a significant correlation with the incidence of *Trioza anceps* ($R^2 = 0.02$ $t = -2.49_{n=291}$, $P = 0.013$), the strength of this relationship was too weak to be considered biologically significant. A similar result was found with the multiple regression analysis that related phytochemical diversity (Shannon's Index) with altitude, latitude, and longitude of the accession origins: the model explained only 4% of the variability (Table 1), although the partial correlations of latitude and elevation were significant ($r_{\text{part.}} = -0.19$ and -0.16 , respectively).

Another multiple regression analysis was performed to determine whether the *Trioza* incidence was associated with the accession origin and the leaf chemical composition. This produced a statistically significant model ($R^2 = 0.13$; $F_{(12,278)} = 3.454$ $p < 0.001$) that included 12 out of the 33 variables tested (Table 2). Three variables of the model showed significant negative partial correlations (eugenol methyl ether, -0.15 ; β -cubebene, -0.15 ; and estragole, -0.13) and three other variables showed significant positive partial correlations (altitude, 0.14 ; latitude, 0.13 ; and total blend concentration, 0.14) (Table 2).

3.2. Size and shape analysis of the foliar secondary compound blends of individual trees

The size and shape of the chemical blends of trees with 16 or more galls per 10 cm^{-2} ($A = 16$ to 25 and $A \geq 26$; Fig. 1) differed greatly from trees with lower gall densities (Fig. 1a); moreover, the groups of trees with 15 or fewer galls per 10 cm^{-2} ($A = 0$, $A = 1$ to 5 , and $A = 6$ to 15) were also different from each other. The standardized mean concentration of the compounds varied among the groups: in the " $A = 0$ " group, 1(*S*)- α -pinene, anethol, eugenol methyl ether, α -humulene, caryophyllene oxide, and germacrene D-4-ol exhibited high concentrations with standardized mean concentration values close to 0.2 or more (Fig. 1b). In the " $A = 1$ to 5 " group, the estragole standardized mean concentration value was close to 0.2; in contrast, the compounds that had similar standardized mean concentration in the " $A = 0$ " group showed a fall in standardized mean concentration to 0.1 or less in the " $A = 1$ to 5 " group. The standardized mean concentration of 1*S*- α -pinene, anethol, eugenol methyl ether, α -humulene, and germacrene D-4-ol diminished to as low as -0.15 in the " $A = 6$ to 15 " group, but the standardized mean concentration of caryophyllene oxide increased to close to 0.2 (Fig. 1b). The two groups with high gall incidence in the " $A = 16$ to 25 " and " A over 26 " groups differed notoriously from the others in their large negative standardized mean concentration values. Four compounds had negative values below -1.1 : eucalyptol and nerolidol in the " $A = 16$ to 25 " group and 1(*R*)- α -pinene and β -cubebene in the " A over 26 " group (Fig. 1a). In contrast, the standardized mean concentration of several compounds in the " A over 26 " group increased up to 0.45, including eucalyptol, cis- β -terpineol, β -linalool, estragole, and phenol, 4-(2-propenyl)-, acetate. Thus, the chemical profile associated with gall incidence varied

Table 1

Summary analysis of the multiple linear regression between biochemical diversity (Shannon's index) and geographical origin (longitude, latitude and elevation) for the sites of *Persea americana* var. *drymifolia*. $R^2 = 0.06$; $F(3,287) = 6.08^{***}$.

| | Geographic location | N | Beta | B | Partial correlation | Tolerance | t(287) |
|-------------------------|---------------------|-----|------------------|-----------------------|---------------------|-----------|---------------------|
| Phytochemical diversity | Longitude | 291 | -0.04 ± 0.07 | -0.007 ± 0.01 | -0.03 | 0.73 | -0.56_{NS} |
| | Elevation | 291 | -0.21 ± 0.06 | -0.0002 ± 0.00008 | -0.19 | 0.78 | -3.25^{**} |
| | Latitude | 291 | -0.20 ± 0.07 | -0.06 ± 0.02 | -0.16 | 0.61 | -2.74^{**} |

NS = not significant, $**P \leq 0.01$, $***P \leq 0.001$.

Table 2

Summary of multiple regression analysis between the insect-gall incidence on leaf (galls $[10 \text{ cm}^2]^{-1}$ of leaf), the geographical origin (longitude, latitude and elevation) and the concentration of the most abundant 33 secondary metabolites (mg g^{-1} of dry leaf) in *Persea americana* var. *drymifolia*. $R^2 = 0.13$; $F_{(12,278)} = 3.454$ $P < 0.001$.

| Geographic location and secondary metabolites | Beta \pm SE | B \pm SE | Partial correlation | Tolerance | T(278) |
|---|------------------|--------------------|---------------------|-----------|---------------------|
| elevation | 0.15 ± 0.06 | 0.001 ± 0.0004 | 0.14 | 0.79 | 2.36* |
| latitude | 0.14 ± 0.06 | 0.25 ± 0.11 | 0.13 | 0.76 | 2.25* |
| eugenol methyl ether | -0.17 ± 0.07 | -0.06 ± 0.02 | -0.15 | 0.69 | -2.58^* |
| β -cubebene | -0.15 ± 0.06 | -0.10 ± 0.04 | -0.15 | 0.87 | -2.51^* |
| Total mixture concentration | 0.19 ± 0.08 | 0.29 ± 0.12 | 0.14 | 0.48 | 2.39* |
| phenol, 4-(2-propenyl)-, acetate | -0.07 ± 0.06 | -0.03 ± 0.03 | -0.07 | 0.81 | -1.15_{NS} |
| octadecane | 0.12 ± 0.06 | 0.05 ± 0.02 | 0.11 | 0.78 | 1.87_{NS} |
| chavicol | -0.09 ± 0.06 | -0.08 ± 0.05 | -0.09 | 0.95 | -1.56_{NS} |
| estragole | -0.17 ± 0.08 | -0.08 ± 0.03 | -0.13 | 0.54 | -2.26^* |
| 1 u.c.(5.02) | -0.1 ± 0.06 | -0.05 ± 0.03 | -0.1 | 0.87 | -1.61_{NS} |
| 1(<i>S</i>)- α -pinene | 0.1 ± 0.06 | 0.04 ± 0.03 | 0.09 | 0.84 | 1.57_{NS} |
| 2 u.c.(7.9) | -0.09 ± 0.06 | -0.05 ± 0.03 | -0.09 | 0.86 | -1.5_{NS} |

u.c. (R.T.) = unknown compound (Retention Time). NS = not significant, $*P \leq 0.05$, $***P \leq 0.001$.

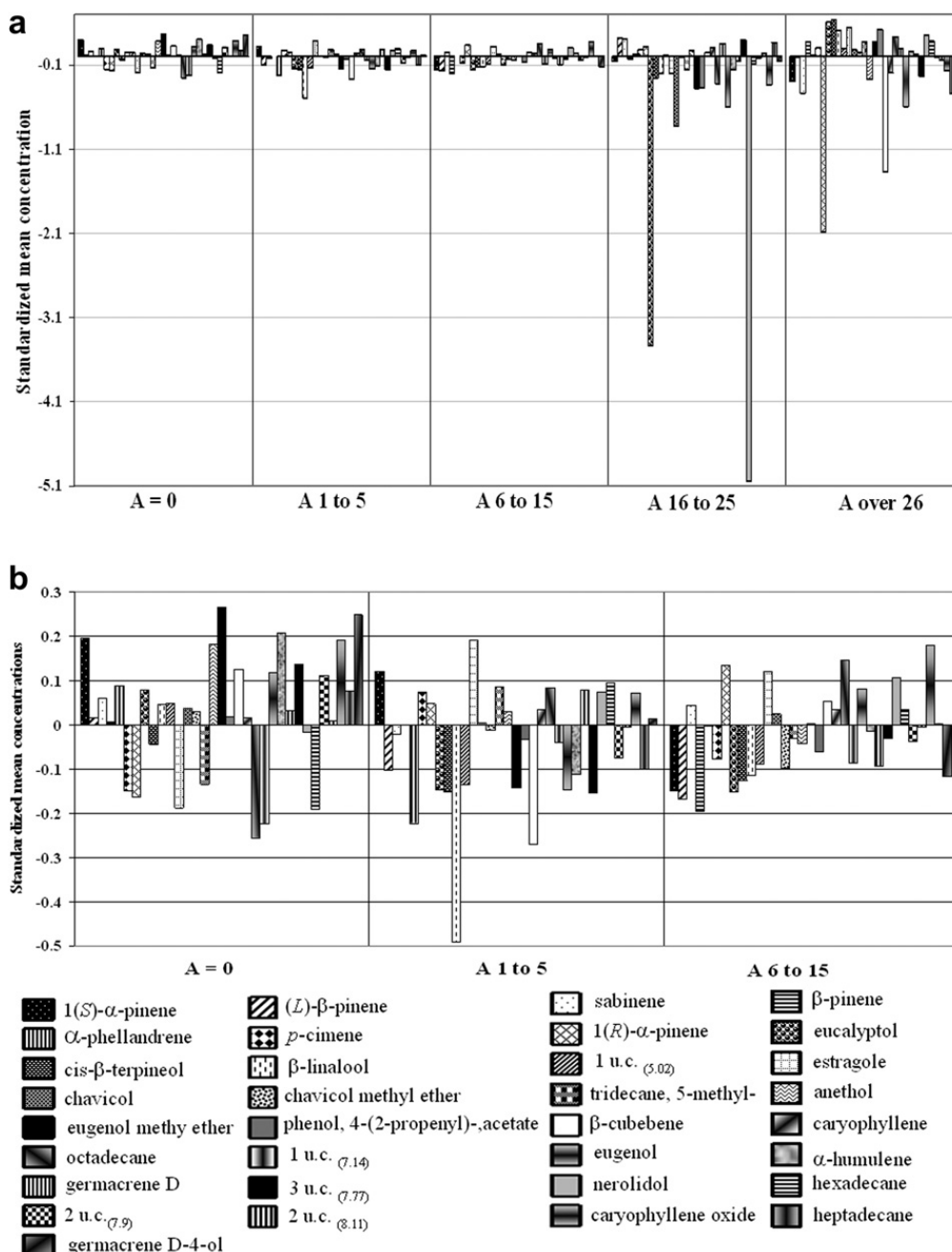


Fig. 1. Standardized mean concentrations of 33 compounds in groups of trees with different gall incidence (gall density in 10 cm² of leaf). Standardized mean concentrations are the mean concentrations for a given group, minus the grand mean of all groups, divided by the standard deviation of group's means. (a) "A = 0", trees without galls; "A = 1 to 5", trees with 1–5 galls; "A = 6 to 15", trees with 6–15 galls; "A = 16 to 25", trees with 16–25 galls; and "A over 26", trees with over 26 galls. (b) The three first groups with an amplified scale. u.c. (R.T.) = unknown compound (Retention Time).

greatly among groups. Furthermore, there was no detectable trend in chemical profiles that varied along the gradient of foliar gall densities. A similar result was found with the absolute concentrations and relative concentrations of the compounds in the different tree groups. However, in the discriminant analysis, both absolute concentrations and relative concentrations for several compounds were significant factors for group differentiation (Table 4).

3.3. Size of foliar chemical compounds among groups

For all compounds, the variation in absolute concentrations found in the discriminant analysis was described with 4 functions; the first three axes explained 93% of the variation between groups (Table 3, Fig. 2a). These three axes clearly separated all groups except "A = 1 to 5" and "A = 6 to 15". The separations did not suggest a progressive ordering of the groups on any of the axes. The first axis explained about 48.7% of the variation, and was correlated with low absolute

Table 3Discriminant function analysis for absolute (size) and relative (shape) concentrations of compounds in *Persea americana* var. *drymifolia*.

| Variables | Eigenvalue | | | Cumulative variation | | |
|---------------------------------|------------|--------|-------|----------------------|-------|-------|
| | DF1 | DF2 | DF3 | DF1 | DF2 | DF3 |
| absolute concentrations (size) | 22.266 | 11.638 | 8.851 | 48.7% | 74.1% | 93.4% |
| relative concentrations (shape) | 31.737 | 14.575 | 9.514 | 52.5% | 76.6% | 92.3% |

Table 4

Discriminant analysis conducted in all groups for absolute (size) and relative (shape) concentrations (mg/g of dry leaf) (13 secondary metabolites were not included in any of the models).

| Discriminant analysis for size: Wilks' Lamda: 0.653; $F_{(56,11)} = 2.20$; $P < 0.001$; and shape: Wilks' Lamda: 0.578; $F_{(76,105)} = 2.08$; $P < 0.001$. | | | | | | | |
|---|------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|--------------------|--------------------|
| Compounds | galls = 0 (mean \pm SE) | galls 1 to 5 (mean \pm SE) | galls 6 to 15 (mean \pm SE) | galls 16 to 25 (mean \pm SE) | galls over 26 (mean \pm SE) | (shape) F | (size) F |
| octadecane | 3.0 \pm 0.6 | 3.6 \pm 0.6 | 2.5 \pm 0.6 | 2.5 \pm 0.9 | 10.2 \pm 2.6 | 3.23* | 4.76** |
| eucalyptol | 1.4 \pm 0.4 | 1.0 \pm 0.3 | 1.3 \pm 0.6 | 0.3 \pm 0.3 | 0.6 \pm 0.6 | 3.52** | 3.84*** |
| 1 u.c. _(5,02) | 11.5 \pm 6.8 | 1.2 \pm 0.4 | 1.2 \pm 0.5 | 0.8 \pm 0.8 | 0.1 \pm 0.1 | 1.80 ^{NS} | 1.55 ^{NS} |
| estragole | 1237.7 \pm 463.1 | 862.9 \pm 89.3 | 1104.8 \pm 152.9 | 1074.7 \pm 200.6 | 1006.0 \pm 233.9 | 2.28 ^{NS} | 2.01 ^{NS} |
| eugenol methyl ether | 126.9 \pm 70.9 | 11.1 \pm 2.1 | 18.0 \pm 4.8 | 7.7 \pm 3.0 | 3.4 \pm 2.6 | 4.01** | 5.22*** |
| caryophyllene | 105.5 \pm 16.1 | 56.4 \pm 6.7 | 111.9 \pm 17.4 | 77.2 \pm 13.0 | 49.3 \pm 9.3 | 2.59* | 3.18* |
| tridecane, 5-methyl- | 1.8 \pm 0.5 | 2.0 \pm 0.5 | 1.1 \pm 0.3 | 0.51 \pm 0.4 | 4.1 \pm 1.5 | 3.01* | 1.71 ^{NS} |
| β -pinene | 41.2 \pm 21.6 | 11.9 \pm 2.3 | 16.9 \pm 3.3 | 8.8 \pm 2.9 | 17.4 \pm 5.9 | 3.32* | 2.94* |
| germacrene D-4-ol | 9.6 \pm 5.5 | 1.8 \pm 0.5 | 3.6 \pm 1.1 | 1.0 \pm 0.6 | 3.0 \pm 2.5 | 1.58 ^{NS} | 2.35 ^{NS} |
| β -linalool | 2.2 \pm 1.1 | 1.7 \pm 0.9 | 1.4 \pm 0.9 | 0.04 \pm 0.04 | 0.0 \pm 0.0 | 2.82* | 2.39 ^{NS} |
| caryophyllene oxide | 8.7 \pm 2.3 | 9.7 \pm 2.2 | 11.3 \pm 3.5 | 7.1 \pm 1.8 | 2.8 \pm 1.6 | 1.49 ^{NS} | 1.70 ^{NS} |
| chavicol methyl ether | 0.32 \pm 0.2 | 0.1 \pm 0.09 | 0.7 \pm 0.5 | 0.0 \pm 0.0 | 0.0 \pm 0.0 | 1.10 ^{NS} | N.I.M. |
| 2 u.c. _(7,9) | 2.9 \pm 0.8 | 1.8 \pm 0.8 | 2.3 \pm 0.9 | 4.4 \pm 2.7 | 0.0 \pm 0.0 | 2.00 ^{NS} | 1.57 ^{NS} |
| eugenol | 11.6 \pm 11.6 | 2.7 \pm 2.5 | 10.7 \pm 10.5 | 0.0 \pm 0.0 | 0.0 \pm 0.0 | 1.34 ^{NS} | 1.22 ^{NS} |
| β -cubebene | 77.3 \pm 43.9 | 32.6 \pm 23.1 | 1.1 \pm 0.8 | 0.0 \pm 0.0 | 0.0 \pm 0.0 | N.I.M. | 1.07 ^{NS} |
| sabinene | 11.0 \pm 2.3 | 7.3 \pm 1.9 | 20.0 \pm 7.4 | 13.6 \pm 6.4 | 2.1 \pm 1.6 | 2.68* | N.I.M. |
| (L)- β -pinene | 22.0 \pm 12.5 | 6.1 \pm 1.4 | 13.0 \pm 4.2 | 6.1 \pm 2.3 | 0.8 \pm 0.8 | 1.95 ^{NS} | N.I.M. |
| α -humulene | 7.7 \pm 1.5 | 3.6 \pm 0.7 | 9.1 \pm 2.0 | 3.8 \pm 1.3 | 1.0 \pm 0.9 | 2.00 ^{NS} | N.I.M. |
| germacrene D | 12.5 \pm 2.2 | 8.6 \pm 1.6 | 18.1 \pm 4.0 | 7.5 \pm 2.3 | 7.6 \pm 2.2 | 1.27 ^{NS} | N.I.M. |
| 1(R)- α -pinene | 2.5 \pm 1.5 | 4.7 \pm 1.8 | 4.0 \pm 2.1 | 0.0 \pm 0.0 | 3.1 \pm 3.1 | 1.09 ^{NS} | N.I.M. |

u.c. (R.T.) = unknown compound (Retention Time). N.I.M. = not included in the model. NS = not significant, * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, *** $P \leq 0.001$.

concentrations of caryophyllene and octadecane and high absolute concentrations of eucalyptol, eugenol methyl ether, and germacrene D-4-ol (Table 5). This axis distinguished group "A = 0" from all the groups with galls (Fig. 2a). The second axis explained approximately 25% of the variation; it was correlated with low absolute concentrations of β -pinene and caryophyllene and high absolute concentrations of octadecane and eucalyptol (Table 5). This axis separated group "A over 26" from the other groups that had galls, but not from group "A = 0" (Fig. 2a). The third axis explained about 19% of the variance and was correlated with high absolute concentrations of eucalyptol and β -pinene, and low absolute concentrations of caryophyllene oxide and the two unidentified compounds (7 and 9). This axis separated group "A = 16 to 25" from the others, but not from group "A over 26". Most of the variation in the absolute concentrations of the compounds in the entire sample (74%; DF1 + DF2) was accounted for by the variations between the groups with and without galls (first axis), and between the group with 26 galls or more and the other groups with galls (second axis). There were large variations among the groups for most compounds that were discriminant for the five groups with different number of galls (Fig. 3) however, only octadecane, eucalyptol, eugenol methyl ether, caryophyllene, and β -pinene exhibited significant differences in size in the discriminant analysis (Fig. 3, Table 4).

3.4. Shape of foliar chemical compounds among groups

For all compounds, the variation in relative concentrations found in the discriminant analysis was described with 4 functions. The first three axes explained 92% of the variation among groups (Table 3). These axes clearly separated all groups, but the separations did not suggest a progressive ordering of the groups on any of the axes. The first axis explained approximately 52% of the variation; it represented low relative concentrations of eucalyptol and eugenol methyl ether and high relative concentrations of caryophyllene, and tridecane, 5-methyl (Table 5). This first axis separated groups "A = 0" and "A over 26" from the other groups (Fig. 2b). The second axis accounted for 24% of the

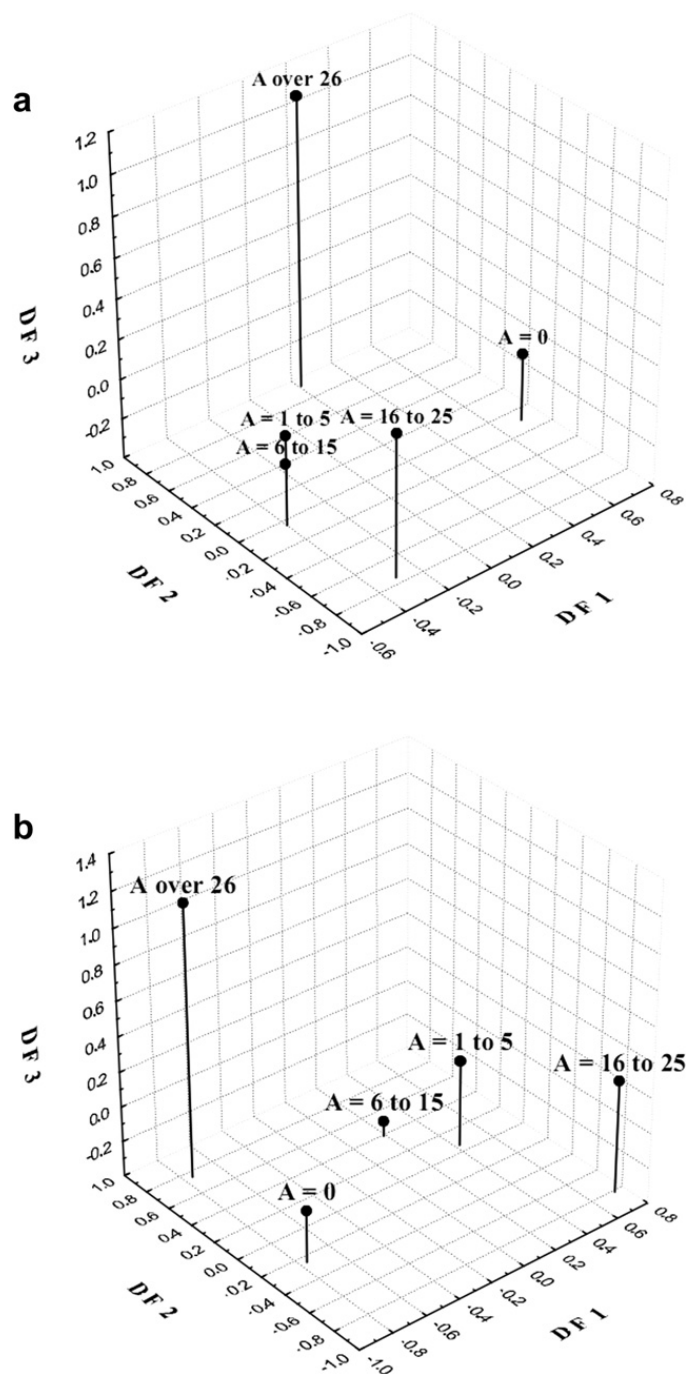


Fig. 2. Chemical composition in discriminant space. Individuals without galls “A = 0”; individuals who have galls 1 to 5 “A = 1 to 5”; individuals with 6–15 galls “A = 6 to 15”; individuals who are 16–25 galls “A = 16 to 25”; who have 26 or more galls “A over 26”. (a) Absolute concentration (size), the three axes account for 93.4% of the variation. (b) Relative concentrations (shape), the three axes account for 92.3% of the variation.

variation (Table 3), and represented high relative concentrations of octadecane and estragole; and low relative concentrations of β -pinene and germacrene D-4-ol (Table 5). This axis separated groups “A = 16 to 25” and “A over 26” from the other groups (Fig. 2b). The third discriminant axis explained about 16% of the variation (Table 3), and primarily represented high relative concentrations of eucalyptol, and β -pinene and low relative concentrations of eugenol methyl ether, eugenol and two unidentified compounds (7 and 9) (Table 5). This axis separated group “A over 26” from the other groups (Fig. 2b). Most of the variation in the relative concentrations of compounds in the entire sample (77%; DF1 + DF2) was accounted for by variations between group “A = 0” and the other groups and between group “A over 26” and the other groups.

The ratio of the sum of the eigenvalues from the discriminant analyses on the absolute concentrations and relative concentrations indicated that approximately 75.7% (45.76/60.46) of the total variation in the compounds between the groups was due to variations in absolute concentrations.

Table 5

Correlation coefficients (*r*) between log_e+1 transformed absolute and relative concentrations of compounds in *Persea americana* var. *drymifolia* and the first three canonical axes from their respective discriminant functions (13 secondary metabolites not included in any of the models).

| Compounds | Absolute | | | Relative | | |
|--------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | DF1 | DF2 | DF3 | DF1 | DF2 | DF3 |
| eucalyptol | 0.36 | 0.53 | 0.65 | − 0.43 | 0.27 | 0.62 |
| octadecane | − 0.47 | 0.73 | −0.44 | 0.41 | 0.61 | −0.33 |
| β-linalool | 0.18 | 0.36 | 0.37 | −0.27 | 0.22 | 0.33 |
| caryophyllene oxide | −0.11 | 0.3 | − 0.49 | 0.09 | 0.30 | −0.43 |
| chavicol methyl ether | N.I.M. | N.I.M. | N.I.M. | 0.28 | −0.08 | −0.05 |
| β-pinene | 0.13 | − 0.64 | 0.51 | 0.05 | − 0.76 | 0.4 |
| germacrene D-4-ol | 0.35 | −0.28 | 0.07 | −0.14 | − 0.39 | −0.10 |
| estragole | −0.27 | 0.38 | −0.06 | 0.19 | 0.46 | 0.03 |
| eugenol methyl ether | 0.71 | 0.31 | −0.46 | − 0.58 | 0.12 | − 0.46 |
| caryophyllene | − 0.55 | − 0.32 | 0.04 | 0.56 | −0.09 | 0.07 |
| tridecane, 5-methyl- | −0.33 | −0.13 | 0.31 | 0.42 | −0.06 | 0.36 |
| 1 u.c. _(5,02) | −0.29 | 0.15 | 0.37 | 0.32 | 0.24 | 0.33 |
| 2 u.c. _(7,9) | −0.10 | −0.27 | − 0.59 | 0.25 | −0.21 | − 0.60 |
| eugenol | 0.12 | 0.01 | −0.46 | 0.09 | −0.08 | − 0.48 |
| β-cubebene | 0.25 | −0.08 | −0.19 | N.I.M. | N.I.M. | N.I.M. |
| sabinene | N.I.M. | N.I.M. | N.I.M. | 0.40 | − 0.50 | −0.15 |
| (<i>L</i>)-β-pinene | N.I.M. | N.I.M. | N.I.M. | 0.26 | − 0.53 | 0.11 |
| α-humulene | N.I.M. | N.I.M. | N.I.M. | − 0.52 | 0.29 | −0.17 |
| germacrene D | N.I.M. | N.I.M. | N.I.M. | 0.23 | −0.14 | 0.27 |
| 1(<i>R</i>)-α-pinene | N.I.M. | N.I.M. | N.I.M. | 0.24 | −0.04 | −0.19 |

u.c. (R.T.) = unknown compound (Retention Time). N.I.M. = not included in the model.

4. Discussion

This work did not support the hypothesis that higher chemical diversity confers higher protection to plants. Our results are consistent with those from other studies, performed on other species of arthropods and pathogens, which did not find a positive relationship between chemical diversity and defense (Espinosa-García et al., 2001), including one study on *Trioza anceps* and creole avocado conducted in young leaves of potted juvenile trees in a different area from our study (Rincón-Hernández and Espinosa-García, 2008). A positive relationship between chemical diversity and defense has been found for the phytopathogen *Colletotrichum gloeosporioides* in Hass avocado orchards (Espinosa-García et al., 2001) and the maize weevil *Sitophilus granarius* in vitro (Castellanos and Espinosa-García, 1997).

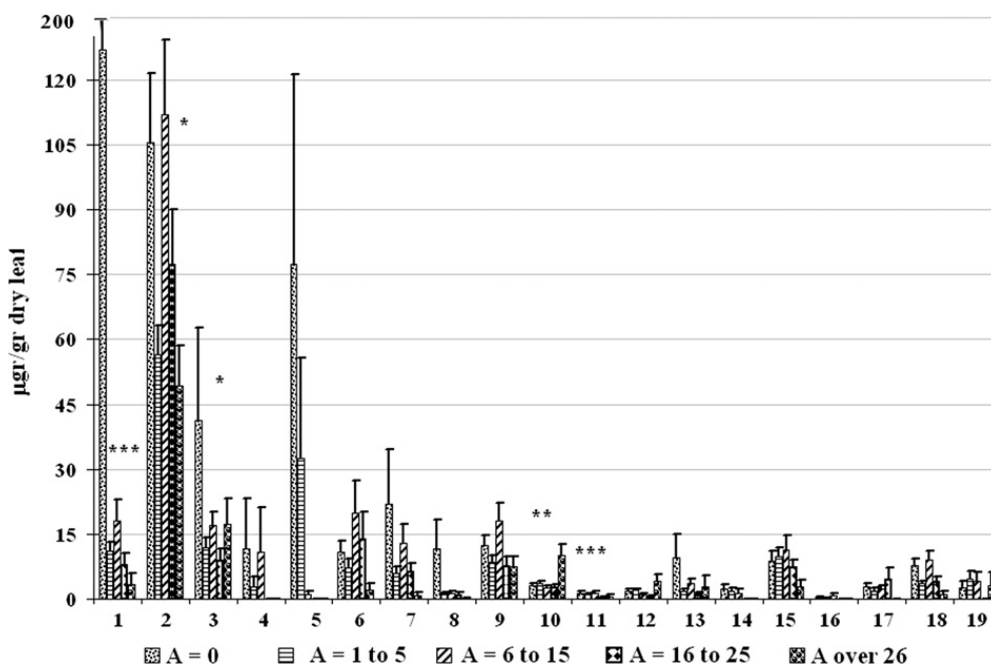


Fig. 3. Mean concentration of the 19 most abundant compounds in the avocado leaves in trees grouped according to insect-gall incidence (galls [10 cm²]^{−1} of leaf): 1) eugenol methyl ether, 2) caryophyllene, 3) β-pinene, 4) eugenol, 5) β-cubebene, 6) sabinene, 7) (*L*)-β-pinene, 8) 1 u.c._(5,02), 9) germacrene D, 10) octadecane, 11) eucalyptol, 12) tridecane, 5-methyl-, 13) germacrene D-4-ol, 14) β-linalool, 15) caryophyllene oxide, 16) chavicol methyl ether, 17) 2 u.c._(7,9), 18) α-humulene, 19) 1(*R*)-α-pinene. **P* ≤ 0.05, ***P* ≤ 0.01, ****P* ≤ 0.001. u.c. (R.T.) = unknown compound (Retention Time). The marked compounds showed significant differences in concentration among groups.

The prediction that latitude and elevation of origin of the avocado trees is negatively correlated with foliar chemical diversity and positively correlated with *T. aniceps* incidence was supported partially. We found that latitude and elevation were negatively related to phytochemical diversity, with weak partial correlations (Table 1), and elevation and latitude were positively related to the gall incidence, also with small partial correlations (Table 2). Our results were consistent with those from other studies with pines and terpenoids and *Sanguinaria canadensis* (Papaveraceae) alkaloids (Hengxiao et al., 1999; Salmore and Hunter, 2001; Scheidel and Bruelheide, 2001).

Our results suggest that phytochemical diversity in avocado leaves is strongly influenced by factors other than those associated with latitude and elevation (Latta et al., 2003). It is possible that the relationship between phytochemical diversity and defense depends on the type of herbivore and its degree of specialization. For example, the attack of the specialist insect *Mnesampela privata* (Lepidoptera: Geometridae) on eucalyptus is determined only by the sideroxylonal concentration in the eucalyptus (Östrand et al., 2008).

The hypothesis that specific combinations of secondary metabolites or a single secondary metabolite can determine *Trioza* incidence (Table 2) was first tested by linear multiple regression analysis. Our analysis showed that the regression model could not explain most of the variation, and the model did not identify major contributions from any of the compounds studied. Some of the compounds included in the model explained a small amount of the observed variation (Table 2). Thus, we investigated whether some groups of compounds could determine gall incidence based on size (absolute concentrations) and shape (relative concentrations). This analysis also supported the hypothesis that specific compound blends affected the incidence of *Trioza*. Our results showed that the average chemical phenotypes were different in size and shape among groups of individuals with different gall densities (Fig. 2a and b). Discriminant analysis separated clearly the tree groups' chemical profiles through specific compounds (Fig. 1a and b), in both size and shape analysis (Table 4); this suggested that there were non-linear interactions between the compounds of the blend and *T. aniceps*, and that the concentration and the number of compounds had different effects on the gall density.

Several studies have shown that specific chemical profiles determined the resistance or susceptibility to particular herbivores and pathogens (Lincoln and Langenheim, 1976; Snyder, 1992) and that those chemical profiles had differential effects on other plant herbivores. However, to our knowledge, this is the first study that showed that different chemical profiles were associated with the different densities of a single specialist herbivore. The differential association of chemical profiles and gall density could be explained if different compounds or combinations of compounds influenced different life stages of *T. aniceps*; for example, one compound might influence attraction/repellence or oviposition, another egg hatching and early growth, another gall formation or larval development and pupae formation, etc. This hypothesis is consistent with the plethora of studies that show how specific compounds or combinations of compounds affect specific life stages of a herbivore (Berenbaum, 1981; Carter and Feeny, 1999; Roininen et al., 1999; Abrahamson et al., 2003).

Our results with the studied avocado compounds and *T. aniceps* seem analogous to the work with tomato and noctuid Lepidoptera, where a variety of plant toxic compounds (alkaloids, catecholic phenolics, phenol oxidases, proteinase inhibitors and oxidative enzymes) affect different herbivore physiological processes (Duffey and Stout, 1996). As these compounds may act in a "matrical reaction" (synergistically, redundantly, additively and/or antagonistically) (Rasmann and Agrawal, 2009), variations in the amounts of these defensive compound classes in blends would probably affect differentially the noctuid larvae. To test the matrical hypothesis in the avocado, the effects of leaf chemical profiles should be analyzed along the life stages of *T. aniceps*.

The role of phytochemical diversity in determining patterns of herbivory may depend on more complex factors than the richness of the chemical profile of a given plant. Apparently, each interaction between a plant and its herbivore may be determined by the specific combinations of compounds, their different concentrations, and their effects on different life stages of the herbivore and its physiological processes (Duffey and Stout, 1996; Bécerra, 1997; Bécerra et al., 2009).

Role of the funding sources

This research was funded by the Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM (POFJEG), and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Project 34895-V awarded to FJEG). The sponsors were not involved in study design; in the collection, analysis and interpretation of data; in the writing of the report; and in the decision to submit the paper for publication.

Acknowledgments

Special thanks to Yolanda M. García R., Angel E. Bravo M., Cintia Rincón H., Heberto Ferreira, and Alberto Valencia for technical support. We also thank Dr. John Larsen and three anonymous reviewers for their thoughtful comments on this manuscript and Dr. Salvador Montes for allowing us the access to the INIFAP-Celaya avocado germplasm bank. The first author appreciates the scholarship granted by CONACyT during her doctoral studies at the Posgrado en Ciencias Biomédicas in the Universidad Nacional Autónoma de México.

References

- Abrahamson, W.G., Hunter, M.D., Melika, G., Price, P.W., 2003. Cynipid gall-wasp communities correlate with oak chemistry. *J. Chem. Ecol.* 29, 209–223.
Adams, C.M., Bernays, E.A., 1978. The effect of combinations of deterrents on the feeding behaviour of *Locusta migratoria*. *Entomol. Exp. Appl.* 23, 101–109.

- An, M., Pratley, J.E., Haig, T., 2001. Phytotoxicity of vulpia residues: III. Biological activity of identified allelochemicals from *Vulpia myuros*. *J. Chem. Ecol.* 27, 383–394.
- Barbehenn, R.V., Bumgarner, S.L., Roosen, E.F., Martin, M.M., 2001. Antioxidant defenses in caterpillars: role of the ascorbate-recycling system in the midgut lumen. *J. Insect Physiol.* 47, 349–357.
- Becerra, J.X., 1997. Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science* 276, 253–256.
- Becerra, J.X., Nogueb, K., Venable, D.L., 2009. Macroevolutionary chemical escalation in an ancient plant–herbivore arms race. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 18062–18066.
- Benitez-Malvido, J., García-Guzmán, G., Kossmann-Ferraz, I.D., 1999. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. *Biol. Conserv.* 91, 143–150.
- Berenbaum, M.R., 1981. Patterns of foranocoumarin distribution and insect herbivory in the Umbelliferae: plant chemistry and community structure. *Ecology* 62, 1254–1266.
- Berenbaum, M.R., Zangerl, A.R., 1993. Furanocoumarin metabolism in *Papilio polyxenes*: biochemistry, genetic variability, and ecological significance. *Oecologia* 95, 370–375.
- Boecklen, W.J., Mopper, S., Price, P.W., 1991. Size and shape analysis of mineral resources in arroyo willow and their relation to sawfly densities. *Ecol. Res.* 6, 317–331.
- Boecklen, W.J., Price, P.W., 1989. Size and shape of sawfly assemblages on arroyo willow. *Ecology* 70, 1463–1471.
- Carter, M., Feeny, P., 1999. Host-plant chemistry influences oviposition choice of the spicebush swallowtail butterfly. *J. Chem. Ecol.* 25, 1999–2009.
- Castellanos, I., Espinosa-García, F.J., 1997. Plant secondary metabolite diversity as a resistance trait against insect: a test with *Sitophilus granarius* (Coleoptera: Curculionidae) and seed secondary metabolites. *Biochem. Syst. Ecol.* 25, 591–602.
- Dirzo, R., Domínguez, C.A., 1995. Seasonally dry tropical forests. In: Bullock, S.H., Medina, E., Mooney, H.A. (Eds.), *Plant-herbivore Interactions in Meso-american Tropical Dry Forests*. E-Publishing Inc., Cambridge, U.K, pp. 304–325.
- Duffey, S.S., Stout, M.J., 1996. Antinutritive and toxic components of plant defense against insects. *Arch. Insect Biochem.* 32, 3–37.
- Espinosa-García, F.J., García-Rodríguez, Y., Chávez-Zavala, F., Chávez-Zavala, A., Delgado, G., 2001. Implicaciones de la variación en los fenotipos químicos de las poblaciones de plantas en su susceptibilidad a plagas y patógenos: el caso de *Persea americana* cv. Hass. *ler. Congreso Mexicano y Latinoamericano del Aguacate*, 46–57.
- Firn, R.D., Jones, C.G., 2003. Natural products - A simple model to explain chemical diversity. *Nat. Prod. Rep.* 20, 382–391.
- Hengxiao, G., McMillin, J.D., Wagner, M.R., Zhou, J., Zhou, Z., Xu, X., 1999. Altitudinal variation in foliar chemistry and anatomy of yunnan pine, *Pinus yunnanensis*, and pine sawfly (Hym., Diprionidae) performance. *J. Appl. Entomol.* 123, 465–471.
- Hennessey, M.L., Knight Jr., R.J., Schnell, R.J., 1995. Antibiosis to Caribbean fruit fly in avocado germplasm. *HortScience* 30, 1061–1062.
- Hollis, D., Martin, J.H., 1997. Jumping plantlice (Hemiptera: Psylloidea) attacking avocado pear trees, *Persea americana*, in the New World, with a review of Lauraceae-feeding among psyllids. *B. Entomol. Res.* 87, 471–480.
- Jones, C.G., Firn, R.D., 1991. On the evolution of plant secondary chemical diversity. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B.* 333, 273–280.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., 1991. Plant chemistry and insect species richness of British Umbellifers. *J. Anim. Ecol.* 60, 767–777.
- Langenheim, J.H., 1984. The roles of plant secondary chemicals in wet tropical ecosystems. In: Medina, E., Mooney, H.A., Vázquez-Yañez, C. (Eds.), *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*: Dr.W. Junk. E-Publishing Inc, The Hague, pp. 189–208.
- Langenheim, J.H., 1994. Higher plant terpenoids: a phytochemical overview of their ecological roles. *J. Chem. Ecol.* 20, 1223–1280.
- Latta, R.G., Linhart, Y.B., Snyder, M.A., Lundquist, L., 2003. Patterns of variation and correlation in the monoterpene composition of xylem oleoresin within populations of ponderosa pine. *Biochem. Syst. Ecol.* 31, 451–465.
- Levin, D.A., 1976. Alkaloid-bearing plants: an ecogeographic perspective. *Am. Nat.* 110, 261–284.
- Levin, D.A., York, B.M., 1978. The toxicity of plant alkaloids: an ecogeographic perspective. *Biochem. Syst. Ecol.* 6, 61–76.
- Lincoln, D.E., Langenheim, J.H., 1976. Geographic patterns of monoterpene composition in *Satureja douglasii*. *Biochem. Syst. Ecol.* 4, 237–248.
- Lindig-Cisneros, R., Dirzo, R., Espinosa-García, F.J., 2002. Effects of domestication and agronomic selection on phytoalexin antifungal defense in *Phaseolus* beans. *Ecol. Res.* 17, 315–321.
- Macel, M., Bruinsma, M., Dijkstra, S.M., Ooijendijk, T., Niemeyer, H.M., Klinkhamer, P.G., 2005. Differences in effects of pyrrolizidine alkaloids on five generalist insect herbivore species. *J. Chem. Ecol.* 31, 1493–1508.
- Montes, M., Valenzuela, L., Wilkomirsky, T., 1981. Sur la composition de l'essence de *Persea americana*. *Plant Med.* 42, 306–308.
- Mosimann, J.E., James, F.C., 1979. New statistical methods for allometry with application to Florida red-winged blackbirds. *Evolution* 33, 444–459.
- Östrand, F., Wallis, I.R., Davies, N.W., Matsuki, M., Steinbauer, M.J., 2008. Causes and consequences of host expansion by *Mnesampela privata*. *J. Chem. Ecol.* 34, 153–167.
- Poelman, E.H., Van Dam, N.M., Van Loon, J.J.A., Vet, L.E.M., Marcel, D., 2009. Chemical diversity in *Brassica oleracea* affects biodiversity of insect herbivores. *Ecology* 90, 1863–1877.
- Rasmann, S., Agrawal, A.A., 2009. Plant defense against herbivory: progress in identifying synergism, redundancy, and antagonism between resistance traits. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12, 473–478.
- Rincón-Hernández, C., Sánchez Pérez, J.L., Espinosa-García, F.J., 2005. Caracterización química de los árboles de *Persea americana* Mill. var. *drymifolia* (Schltdl. & Cham.) S.F. Blake de los bancos de germoplasma INIFAP (Michoacán). In: *Memorias del II Congreso Mexicano y Latinoamericano del Aguacate*, Uruapan, Mich., México. de 17 al 21 de octubre, pp. 1–7. En CD.
- Rincón-Hernández, C.A., Espinosa-García, F.J., 2008. Relationship between the phytochemical diversity in creole avocado (*Persea americana* var. *drymifolia*) leaves and the incidence of foliar gall psyllid (*Trioza anceps*). *Allelopathy J.* 21, 175–182.
- Roininen, H., Price, P.W., Julkunen-Tiitto, R., Tahvanainen, J., Ikonen, A., 1999. Oviposition stimulant for a gall-inducing sawfly, *Euura lasiolepis*, on willow is a phenolic glucoside. *J. Chem. Ecol.* 25, 943–953.
- Sagrero-Nieves, L., Bartley, J.P., 1995. Volatile components of avocado leaves (*Persea americana* Mill) from the Mexican race. *J. Sci. Food Agric.* 67, 49–51.
- Salmore, A.K., Hunter, M.D., 2001. Elevational trends in defense chemistry, vegetation, and reproduction in *Sanguinaria canadensis*. *J. Chem. Ecol.* 27, 1713–1727.
- Scheidel, U., Bruelheide, H., 2001. Altitudinal differences in herbivory on montane Compositae species. *Oecologia* 129, 75–86.
- Sneh, B., Gross, S., 1981. Toxicity of avocado leaves (*Persea americana*) to young larvae of *Spodoptera littoralis* Boisid (Lep., Noctuidae). *Z. Angew. Entomol.* 92, 420–422.
- Snyder, M.A., 1992. Selective herbivory by Albert's squirrel mediated by chemical variability in ponderosa pine. *Ecology* 73, 1730–1741.
- Stamp, N.E., Yang, Y.L., 1996. Response of insect herbivores to multiple allelochemicals under different thermal regimes. *Ecology* 77, 1088–1102.
- Torres-Gurrola, G., Montes-Henández, S., Espinosa-García, F.J., 2009. Patrones de variación y distribución geográfica en fenotipos químicos foliares de *Persea americana* var. *drymifolia*. *Rev. Fitotec. Mex.* 32, 19–30.
- Wolfenberger, D.O., Colburn, B.E., 1966. Recent observations on some avocado pests in México and El Salvador. *Fla. State Hort. Soc.* 79, 335–337.
- Yarnes, C.T., Boecklen, W.J., Salminen, J.-P., 2008. No simple sum: seasonal variation in tannin phenotypes and leaf-miners in hybrid oaks. *Chemoecology* 18, 39–51.
- Yarnes, C.T., Boecklen, W.J., Tuominen, K., Salminen, J.-P., 2006. Defining phytochemical phenotypes: size and shape analysis of phenolic compounds in oaks (Fagaceae, Quercus) of the Chihuahua desert. *Can. J. Bot.* 84, 1233–1248.
- Zidorn, C., Stuppner, H., 2001. Evaluation of chemosystematic characters in the genus *Leontodon*. *Taxon* 50, 115–133.

CAPÍTULO 4

4. RELACIÓN DE LA DIVERSIDAD QUÍMICA FOLIAR DEL AGUACATE HASS (*Persea americana* var. Hass) CON LA HERBIVORÍA Y LA ONTOGENIA

GUADALUPE TORRES-GURROLA Y FRANCISCO J. ESPINOSA-GARCÍA

Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México campus Morelia. Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701 Col. Ex-Hacienda de San José de La Huerta C.P. 58190 Morelia, Mich., México. Phone: +52-443-322-27-21, Fax +52-443-322-27-19.

RESUMEN

Una hipótesis que trata de explicar la diversidad y concentración de los metabolitos secundarios (MS) supone que mientras más alta es la diversidad de MS mayor es la protección para la planta. La resistencia a los herbívoros y patógenos también podría explicarse por la función de mezclas particulares, efectivas contra uno o algunos consumidores de plantas. De acuerdo a la teoría de la defensa óptima, la producción de compuestos defensivos en las plantas refleja el riesgo a la herbivoría de un tejido en particular, su valor para la futura adecuación de la planta y el costo de la síntesis de los compuestos químicos. El objetivo de este trabajo es estudiar la función de la diversidad fitoquímica en las diferentes edades de las hojas, bajo la suposición de que el daño por herbivoría está relacionado con la edad de la hoja y ésta a su vez, con la diversidad fitoquímica; por lo que nos hicimos las siguientes preguntas. (a) ¿La edad de la hoja que tenga mayor diversidad química foliar estará relacionada negativamente con la herbivoría? (b) ¿La herbivoría en las diferentes edades de las hojas está asociada a un solo compuesto o a un conjunto de compuestos? Por medio de cromatografía de gases se determinaron los compuestos volátiles presentes en las diferentes edades de las hojas (recién emergidas, jóvenes, semimaduras y maduras), en tres diferentes épocas del año (secas, inicio de lluvias y fin de lluvias), en cuatro ubicaciones de los estratos de la copa del árbol (norte-superior, norte-inferior, sur-superior y sur-inferior). La primera pregunta se respondió con ANOVA, ANCOVA y ANOVA de medidas repetidas. La segunda pregunta se respondió con el análisis de tamaño y forma, que muestra aspectos de variación intraespecífica de compuestos foliares entre grupos de diferentes edades de la hoja. No encontramos una relación lineal del índice de diversidad de Shannon con el porcentaje de daño, sin embargo, cuando este índice se relacionó con el porcentaje de agua foliar en un análisis de covarianza, encontramos diferencias del porcentaje de daño con la edad de la hoja en el inicio de lluvias y en el porcentaje de agua foliar al final de las lluvias. Se observó mucha variación entre los individuos e incluso en el mismo individuo en las diferentes épocas. Por medio de un análisis de tamaño y forma y un análisis de discriminantes, encontramos combinaciones específicas de compuestos en las diferentes edades de las hojas, que se correlacionan con el ataque de herbívoros y patógenos, había grupos de compuestos en cada edad de las hojas y en las diferentes épocas. En general, el total de la variación fitoquímica

se debió a la concentración relativa de los compuestos. En conclusión, la defensa en la ontogenia de la hoja está más relacionada con grupos de metabolitos secundarios que con la diversidad de éstos. Los resultados sugieren que la mayoría de los compuestos de las mezclas tienen una relación no-lineal, o bien que la relación es neutra. La función de la diversidad fitoquímica es más compleja que la riqueza de compuestos de la mezcla. Aparentemente, cada interacción entre una planta y un consumidor está determinada tanto por combinaciones específicas de compuestos como por sus diferentes concentraciones.

4.1 INTRODUCCIÓN

Una hipótesis que trata de explicar la diversidad y concentración de los metabolitos secundarios (MS) supone que mientras más alta es la diversidad de éstos mayor es la protección para la planta (Rhoades 1979; Jones y Firms 1991; Jones y Lawton 1991; Firm y Jones 2003), y que a mayor presión de consumidores sobre la planta, se favorece una mayor diversidad química (Langenheim, 1984, 1994; Jones y Lawton, 1991). La producción de compuestos defensivos en las plantas refleja el riesgo a la herbivoría de un tejido en particular, su valor para la futura adecuación de la planta, y el costo de la síntesis de los compuestos químicos (McKey 1974; Rhoades 1979). La más reciente hipótesis intenta explicar los patrones de localización de MS en términos de diferencias biosintéticas entre tipos de compuestos defensivos particularmente entre terpenoides y diferentes clases de compuestos fenólicos (Muzika y Pregitzer, 1992; Muzika, 1993; Haukioja *et al.*, 1998).

Las hojas cuando son jóvenes a menudo son más vulnerables al daño causado por herbívoros y patógenos, ya que son más preferidas que las hojas maduras (Aide, 1993; Choong, 1996), o sea que los herbívoros comúnmente se alimentan más de hojas jóvenes a pesar de los altos niveles de defensas químicas que éstas poseen (van Dam *et al.*, 1996; Lambdon *et al.*, 2003). Los niveles de fenoles (Turner, 1995; Choong, 1996; Read *et al.*, 2003), terpenos (Hall y Langenheim, 1986; Mihaliak y Lincoln, 1989), alcaloides (van Dam *et al.*, 1995, 1996) y glucósidos cianogénicos (Lamont, 1993; Gleadow y Woodrow, 2000) a menudo están en más altas concentraciones en las hojas jóvenes (Rostás y Eggert, 2008). La herbivoría sobre las hojas jóvenes (cerca al final de la expansión) puede imponer el más alto costo en la pérdida de recursos y la potencial productividad de la planta (Jurik y Chabot, 1986). Sin embargo, la sincronía en la producción de hojas puede reducir el daño por herbivoría, aunque las defensas químicas son menos frecuentes en este tipo de defensa (Coley y Kursar, 1996). Las comparaciones de la inversión que la planta hace, en relación a la defensa química en las hojas jóvenes y maduras, pueden ser muy complejas; por ejemplo hojas muy jóvenes o recién emergidas pueden ser defendidas diferencialmente en comparación con las hojas a medio desarrollo (Langenheim *et al.*, 1986); el tipo de defensa puede también cambiar a lo largo del desarrollo de la hoja.

La mayoría de los estudios se han concentrado sobre cómo la química de la hoja cambia con la edad (Crankshaw y Langenheim, 1981; Hall y Langenheim, 1986; van Dam

et al., 1995, 1996). Sin embargo, el estudio y la caracterización de la variación química del aguacate criollo o “Hass” han recibido poca atención (Bergh *et al.*, 1973; Rincón-Hernández *et al.*, 2005; Torres-Gurrola *et al.*, 2009), a pesar de que los MS están asociados con la resistencia de las plantas a las plagas y enfermedades (Edwards *et al.*, 1993; Espinosa-García, 2001; Langenheim, 2003). Muchos de estos compuestos (p. ej. terpenoides) están bajo un fuerte control genético, y pueden ser usados como marcadores para la resistencia contra plagas y patógenos (Lavi *et al.*, 1993a, 1993b; Mhameed *et al.*, 1995). El objetivo del presente trabajo fue estudiar la función de la diversidad fitoquímica relacionada con el ataque de los herbívoros en las diferentes edades de las hojas, bajo la suposición de que el daño por herbivoría está relacionado con la edad de la hoja, la ubicación de la misma y la época del año y a su vez, con la diversidad fitoquímica; por lo que tratamos de responder las siguientes preguntas. (a) ¿La edad de la hoja que tenga mayor diversidad química foliar está relacionada negativamente con la herbivoría? (b) ¿La herbivoría en las diferentes edades de las hojas está asociada a un solo compuesto o a un conjunto de compuestos? Esperamos que los perfiles químicos sean diferentes dependiendo de la edad de la hoja, pero además, según la época del año, por las interacciones bióticas que ocurren en cada una de ellas (Brogdon, 1955).

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Se tomaron hojas de cuatro diferentes categorías de edad de una huerta que se encuentra en Nuevo San Juan Parangaricutiro (Michoacán), que se localiza al oeste del Estado, entre las coordenadas 19°25' de latitud norte y 102°08' de longitud oeste. Este lugar limita al norte con Uruapan, al sur con Parácuaro y Gabriel Zamora y al oeste con Peribán y Tancítaro. Su distancia a la capital del Estado es de 135 km. Su altura promedio sobre el nivel del mar es de 1,750 metros. Sus tierras están regadas por los ríos de los Conejos y el manantial del mismo nombre. El clima de Nuevo Parangaricutiro oscila entre los 6° y 25° C, tiene abundantes lluvias en verano y menores en invierno; alcánzale promedio de precipitación pluvial anual es de 1,000 mm³.

4.2.1. Toma de muestras

La muestra estuvo compuesta por hojas de aguacate Hass de cuatro categorías de edad: recién emergidas (RE), jóvenes (J), semimaduras (SM) y maduras (M). La categoría de las hojas se determinó por el tamaño, color y la dureza, las hojas RE son pequeñas, de color rojizo y suaves; las hojas J son más grandes, de color verde claro y suaves; las hojas SM son grandes, de color verde oscuro y un poco duras; las hojas M son grandes, de color verde muy oscuro y duras. Se eligieron 10 individuos al azar; de cada uno se colectaron 10 hojas de cada edad, de cuatro diferentes estratos de la copa en cada árbol (sur-superior, sur-inferior, norte-superior y norte-inferior). Todas las hojas colectadas de cada edad, en cada árbol, ubicación, orientación y época se colocaron en una bolsa de plástico, se transfirieron en un recipiente con hielo seco y fueron transportadas de inmediato al laboratorio. La mitad de las hojas se utilizó para determinar su perfil químico, el cual se consideró de tipo compuesto debido a que se realizó la extracción mezclando las cinco hojas de cada edad, de cada árbol y de cada ubicación. Las hojas restantes se utilizaron para medir el por ciento de herbivoría cuantificando el área foliar removida por medio de fotografía puntual utilizando el programa Windias 1.5. Las colectas se realizaron en tres diferentes épocas del año (secas, inicio de lluvias y fin de lluvias).

4.2.2. Procedimiento de extracción y cuantificación de los metabolitos secundarios

Las hojas de cada colecta se cortaron a lo largo de la vena central, una mitad se deshidrató en la estufa a 80 °C por 24 horas para determinar el peso seco; la otra mitad se pesó y se colocó en un frasco ámbar de 75 mL con hexano para macerarla durante una semana. Después, la hoja macerada en hexano se trituró en un mortero con nitrógeno líquido, se añadió el hexano, y se le adicionó un 1 mg de tetradecano disuelto en hexano como estándar interno. Después de triturar de nuevo, el extracto se filtró y secó con sulfato de sodio anhidro. Se adicionó pirogalol como antioxidante (Sigma-Aldrich). El extracto se concentró con una corriente suave de N₂ hasta 1.0 mL, el cual se colocó en un frasco perfumero, que permaneció a -20 °C hasta su análisis. Las muestras se inyectaron (1 a 2 µL) con inyección dividida 60:1 en un cromatógrafo de gases (Agilent HP6890), con detector de ionización de flama (FID) equipado con una columna capilar HP 5 (fenil metil-siloxano)

de 30 m de longitud, con un diámetro interno de 0.25 mm y 0.25 μm de recubrimiento. Las condiciones empleadas fueron las siguientes: helio como gas acarreador; inyector a 250 °C; presión en el inyector, 12.6 psi; flujo en el inyector, 67.2 mL min^{-1} . El flujo de helio en la columna, 1.0 mL min^{-1} ; presión de helio en la columna, 12.57 psi, con una velocidad promedio de 26 cm s^{-1} . El programa de temperatura para el horno fue el siguiente: temperatura inicial 50 °C con un aumento de 20 °C por min hasta llegar a 200 °C; aumentó de 15 °C por min hasta llegar a 280 °C y aumentó de 20 °C min^{-1} hasta llegar a 300 °C. Algunas muestras fueron analizadas en un cromatógrafo de gases (Agilent HP6890) acoplado a un espectrómetro de masas (Agilent 6890), equipado con la misma columna usada en FID para determinar la composición química de los picos cromatográficos. Se usó helio como gas acarreador y las siguientes condiciones: inyector, 250 °C; presión en el inyector, 1.23 psi; flujo en el inyector, 63.3 mL min^{-1} ; flujo de helio en la columna, 0.5 mL min^{-1} ; presión de helio en la columna, 1.23 psi. con una velocidad promedio de 26 cm seg^{-1} . La interfase entre el cromatógrafo y espectrómetro se mantuvo a 280°C, el modo de ionización por impacto de electrones (70 eV), escaneo completo (35-550 m/z), cuadrupolo MS Quad 150 °C. El programa de temperatura para el horno fue el mismo que se usó para las muestras analizadas en el GC-FID.

4.2.3. Identificación y cuantificación de los compuestos químicos

Se obtuvo una identificación tentativa de los compuestos químicos con la biblioteca de espectros de masas NIST 98. Para confirmar los datos proporcionados se prepararon soluciones de compuestos puros (Sigma-Aldrich) de los siguientes compuestos químicos: linalol, α -cubebeno, α -pineno, β -pineno, β -mirceno, anetol, camfeno, nerolidol, β -cariofileno, limoneno, α -humuleno, γ -terpineol. Los compuestos fueron inyectados en un cromatógrafo de gases acoplado a masas y se corroboró que su tiempo de retención fuera similar al de los compuestos identificados tentativamente (Rincón-Hernández y Espinosa-García, 2008). Se verificó la pureza de pico, mediante el software MSD chemStation y se nombraron sólo los compuestos químicos cuyo espectro registró como mínimo un 90% de concordancia con el espectro de la biblioteca NIST 98. Para la cuantificación de los compuestos químicos se realizó una comparación entre la altura del pico del analito

(especie química que se analiza), con la del estándar interno. Se realizó una matriz de concentración de los compuestos químicos identificados (mg g^{-1} de hoja seca).

4.2.4. Tasas de herbivoría

En la huerta, se eligieron diez árboles al azar y de cada uno se colectaron 10 hojas de cada edad (RE, J. SM y M), también al azar, de dos diferentes orientaciones (norte y sur) y dos estratos en la copa del árbol (superior e inferior) y en tres diferentes épocas del año (secas, inicio de lluvias y fin de lluvias).

Las mediciones fueron programadas dependiendo de las épocas del año (lluviosa y seca). Se programaron 3 fechas de lectura (medición de la herbivoría), para así cuantificar dos tasas de herbivoría, una para la época de secas (la de mayor duración) y otra para la época de lluvias (Tabla 1).

Se analizaron 40 hojas de cada árbol seleccionado en las 3 épocas, las 2 orientaciones y las 2 ubicaciones del estrato; $n = 4800$ mediciones. Se cuantificó la tasa de herbivoría (TH) midiendo el área foliar consumida de cada una de las hojas en las diferentes fechas de medición utilizando el programa Windias 1.5.

Para calcular la tasa de herbivoría (TH) fue utilizada la siguiente fórmula:

$$\text{TH} = \frac{[(\text{AFDf} \times 100) / (\text{AFDi})]}{t}$$

Donde, AFDi corresponde al área foliar dañada al inicio, AFDf es el área foliar dañada al final y t es el número de días transcurridos entre el registro inicial y el final. En los casos donde no teníamos daño foliar inicial, para obtener la TH no utilizamos la fórmula, solamente medimos el área foliar total para obtener el porcentaje de área foliar dañada y se dividió entre el número de días.

Tabla 1. Fechas de lectura, días acumulados, épocas y edades de las hojas (RE = recién emergidas; J = jóvenes; SM = semimaduras; M = maduras) para la evaluación de la tasa de herbivoría de *Persea americana* var. Hass.

| Lectura | Fecha (año 2003) | Días acumulados | Época | Hojas |
|---------|---------------------|--------------------|-------------------|--------------|
| Primera | 7 de marzo | 0 | Secas | RE, J, SM, M |
| Segunda | 29 de julio | 141 | Inicio de lluvias | RE, J, SM, M |
| Tercera | 3 de noviembre | 238 | Fin de lluvias | RE, J, SM |

4.2.5. Análisis estadístico

Para el análisis de resultados se realizaron matrices de la ubicación de las hojas de los estratos superior e inferior de la copa del árbol para cada época; una matriz de concentración de hojas de los estratos inferior y superior (mg g^{-1} de hoja seca del compuesto) y otras de proporciones de compuestos de las hojas del estrato inferior y superior; en análisis de ANOVA las orientaciones norte y sur no presentan diferencias significativas por lo que estas muestras se juntaron y solo se consideraron estrato superior e inferior. La matriz de proporciones expresa la concentración de cada compuesto químico en relación con la concentración total de todos los compuestos presentes en cada muestra. La composición de la muestra fue comparada usando cantidades relativas en lugar de cantidades absolutas de compuestos químicos, para evitar confundir factores medio ambientales y genéticos que pueden influir en la producción de los compuestos químicos (White y Nilsson, 1984). Se usaron los datos de la matriz de proporciones en el análisis de varianza, análisis de varianza de medidas repetidas, análisis discriminantes y regresión múltiple.

4.2.6. Análisis de tamaño y forma

Para entender las interacciones planta-herbívoro mediada por las mezclas de compuestos secundarios, es necesario entender el perfil químico (concentraciones relativas de compuestos secundarios dentro de la mezcla) y la concentración absoluta de los compuestos dentro de la mezcla. El análisis de tamaño y forma estudia variaciones

alométricas entre variables que determinan el tamaño y la forma del atributo de un organismo (Mosimann, 1970; Mosimann y James, 1979; Boecklen y Price, 1989; Boecklen *et al.*, 1991), este ha sido usado para estudiar fenotipos químicos en encinos sobre bases de concentraciones absolutas (concentraciones en mg g^{-1} de hoja seca) y relativas (proporción del total) de MS (Yarnes *et al.*, 2006; 2008).

Usamos el análisis de tamaño y forma para determinar si la composición y la concentración de las mezclas de los compuestos volátiles foliares estaban relacionadas con las diferentes edades, en dos diferentes estratos de la copa del árbol (superior e inferior) de las hojas y en tres diferentes épocas.

Primero comparamos las categorías de edades de las hojas, para cada época, en los estratos superior e inferior de las hojas con respecto a las concentraciones de \log_e+1 -transformado de cada compuesto en la mezcla (tamaño). Calculamos la media geométrica de las variables de tamaño y entonces creamos las variables de forma, restamos la media geométrica de \log_e+1 a todas las 33 concentraciones de los compuestos \log_e+1 -transformados. En la época de secas respecto a las hojas del estrato inferior y superior excluimos del análisis, la variable \log_e+1 (ácido palmítico)- \log_e+1 (media geométrica); al inicio de las lluvias, de las hojas del estrato inferior, excluimos la variable \log_e+1 (α -cariofileno)- \log_e+1 (media geométrica); al inicio de las lluvias, de las hojas del estrato superior, excluimos la variable \log_e+1 (D-limoneno)- \log_e+1 (media geométrica); al final de las lluvias, de las hojas del estrato inferior, excluimos la variable \log_e+1 (δ -cadineno)- \log_e+1 (media geométrica); al final de las lluvias, de las hojas del estrato superior, excluimos la variable \log_e+1 (cadaleno)- \log_e+1 (media geométrica); porque el rango de la matriz de variables de forma es uno menos las variables de la matriz de tamaño (Yarnes *et al.*, 2006). En la época de secas, de las hojas del estrato inferior y superior, el ácido palmítico fue escogido por exclusión porque el compuesto varió muy poco a través de los distintos árboles, este compuesto está correlacionado con el compuesto (-)-E-pinano ($r = 0.96$). En el inicio de las lluvias, en las hojas del estrato inferior el α -cariofileno fue elegido por exclusión pues su correlación con cariofileno ($r = 0.99$); en el inicio de las lluvias, en las hojas del estrato superior el D-limoneno fue elegido por exclusión por su correlación con estragol ($r = 0.72$); al final de las lluvias, en las hojas estrato inferior, el δ -cadineno está correlacionado con germacreno D ($r = 0.99$); al final de las lluvias, en las hojas del estrato superior, el cadaleno

esta correlacionado con el ácido palmítico ($r = 0.99$); por lo tanto, estos compuestos no contribuyen a las funciones discriminantes para tamaño de las mezclas en las tres diferentes épocas de los estratos superior e inferior de las hojas de la copa del árbol. Por último, para las tres épocas y las hojas de estratos inferior y superior, comparamos las concentraciones absolutas y relativas de compuestos en los árboles, con los análisis de función discriminante que indica si éstos difieren en las concentraciones absolutas y relativas, con lo que también obtuvimos información acerca de cómo los árboles difieren químicamente. Se utilizaron los eigenvalores para determinar las contribuciones relativas de tamaño (concentraciones absolutas) y forma (concentraciones relativas) que se utilizaron variables para la clasificación de los árboles. Los análisis se realizaron con STATISTICA 6.1 (2003; Tulsa, OK., USA).

4.3 RESULTADOS

4.3.1. Relación de la diversidad fitoquímica con daño por herbivoría

Se obtuvieron 53 compuestos en las hojas de los 10 árboles muestreados de *Persea americana* var. Hass (Tabla 2), de los cuales: 9 fueron monoterpenos, 10 sesquiterpenos, 1 triterpeno, 2 fenilpropanoides, 1 éster, 1 esterol, 3 aldehidos, 1 ácido, 1 acetato, 1 alcohol, 15 alcanos, 2 alquenos y 5 alquinos; con estos compuestos se calculó el índice de diversidad de Shannon (H').

En la época de secas, en las hojas del estrato inferior (Fig. 1a), las hojas J SM y M presentan el doble de porcentaje de daño que las hojas RE ($F_{(3,76)} = 15.62$; $P < 0.001$); sin embargo, el índice de diversidad química es mayor en las hojas RE, SM y M, y es un 50% menor en en las hojas J ($F_{(3,79)} = 6.23$; $P < 0.001$). En esta época de secas, en las hojas del estrato superior (Fig. 1b), las hojas J, SM y M también fueron las más dañadas, observándose en ellas el doble de porcentaje de daño que en las hojas RE ($F_{(3,74)} = 26.55$; $P < 0.001$), por otro lado, el índice de diversidad química presenta el mismo patrón que en las hojas del estrato inferior ($F_{(3,74)} = 18.05$; $P < 0.001$).

Tabla 2. Compuestos encontrados en las hojas de los 10 individuos muestreados de *Persea americana* var. Hass y la concentración \pm desviación estandar (mg gr⁻¹ de hoja seca) del total en las 3 diferentes épocas y en las hojas ubicadas en los estratos superior e inferior de la copa del árbol. EI = Estrato inferior del árbol. ES = Estrato superior del árbol.

| Tiempo de retención | Nombre | Concentración mg gr ⁻¹ de hoja seca | Tiempo de retención | Nombre | Concentración mg gr ⁻¹ de hoja seca |
|---------------------|-----------------------------------|--|---------------------|--|--|
| 3.38 | 2-hexenal, (E) | EI (0.022 \pm 0.054) ES (0.015 \pm 0.022) | 10.03 | pentatriacontano | EI (0.013 \pm 0.048) ES (0.164 \pm 1.36) |
| 3.43 | 1R- α -pineno | EI (0.013 \pm 0.034) ES (0.01 \pm 0.016) | 10.29 | (-)-E-pinano | EI (0.035 \pm 0.116) ES (0.04 \pm 0.227) |
| 3.64 | 1S- α -pineno | EI (0.017 \pm 0.043) ES (0.008 \pm 0.016) | 10.35 | ácido palmítico | EI (0.04 \pm 0.142) ES (0.2 \pm 1.625) |
| 3.83 | camfeno | EI (0.011 \pm 0.039) ES (0.024 \pm 0.072) | 10.59 | hexatriacontano | EI (0.011 \pm 0.016) ES (0.012 \pm 0.022) |
| 3.98 | α -pineno | EI (0.071 \pm 0.257) ES (0.064 \pm 0.199) | 10.96 | 7-hexadecino | EI (0.037 \pm 0.116) ES (0.04 \pm 0.086) |
| 4.51 | L- β -pineno | EI (0.018 \pm 0.035) ES (0.019 \pm 0.048) | 11.13 | ciclododecino | EI (0.019 \pm 0.092) ES (0.009 \pm 0.014) |
| 4.85 | <i>p</i> -cimeno | EI (0.009 \pm 0.026) ES (0.021 \pm 0.12) | 11.59 | 9,17-octadecadienal, (Z) | EI (0.019 \pm 0.034) ES (0.044 \pm 0.227) |
| 4.69 | D-limoneno | EI (0.041 \pm 0.096) ES (0.038 \pm 0.095) | 11.66 | heneicosano | EI (0.135 \pm 0.27) ES (0.189 \pm 0.919) |
| 6.04 | estragol | EI (0.131 \pm 0.336) ES (0.175 \pm 0.778) | 12.06 | fitol | EI (0.631 \pm 1.148) ES (0.497 \pm 1.103) |
| 6.59 | eicosano | EI (0.071 \pm 0.213) ES (0.193 \pm 0.882) | 12.12 | 1,5-ciclooctadieno, 1-etil | EI (0.603 \pm 2.084) ES (0.453 \pm 0.931) |
| 6.82 | heptadecano, 2,6,10,15-tetrametil | EI (0.022 \pm 0.104) ES (0.006 \pm 0.015) | 12.22 | docosano | EI (0.023 \pm 0.037) ES (0.035 \pm 0.126) |
| 7.06 | 3-metil-tridecano | EI (0.01 \pm 0.024) ES (0.011 \pm 0.026) | 12.28 | nonadecano | EI (0.013 \pm 0.03) ES (0.041 \pm 0.348) |
| 7.15 | octadecano | EI (0.02 \pm 0.035) ES (0.03 \pm 0.088) | 12.79 | tricosano | EI (0.19 \pm 1.445) ES (0.18 \pm 1.356) |
| 7.24 | (+)-cicloisosativeno | EI (0.63 \pm 1.4) ES (0.83 \pm 2.954) | 13.08 | ciclohexeno, 4-pentil-1-(4-propilciclohexil) | EI (0.11 \pm 0.404) ES (0.104 \pm 0.379) |
| 7.37 | eugenol metil eter | EI (0.965 \pm 3.483) ES (1.858 \pm 9.711) | 13.52 | 13-teradecen-1-ol acetato | EI (0.125 \pm 0.326) ES (0.11 \pm 0.29) |
| 7.64 | cariofileno | EI (0.483 \pm 5.573) ES (0.453 \pm 5.491) | 13.65 | tetracosano | EI (0.157 \pm 0.384) ES (0.18 \pm 0.52) |
| 7.88 | α -cariofileno | EI (1.318 \pm 10.81) ES (0.029 \pm 0.142) | 13.69 | 7-pentadecino | EI (0.128 \pm 0.273) ES (0.135 \pm 0.404) |
| 8.03 | α -cubebeno | EI (0.02 \pm 0.025) ES (0.031 \pm 0.067) | 14.09 | 6-tridecano | EI (0.021 \pm 0.567) ES (0.383 \pm 1.94) |
| 7.94 | germacreno D | EI (0.034 \pm 0.143) ES (0.04 \pm 0.092) | 14.33 | heptacosano | EI (0.141 \pm 0.434) ES (0.1 \pm 0.29) |

Continuación de la tabla 2.

| | | | | | |
|-------------|--|--|--------------|-----------------------------|--|
| 8.03 | germacreno D-4-ol | EI (0.034 ± 0.093) ES (0.031 ± 0.064) | 14.55 | 9-octadecino | EI (0.066 ± 0.144) ES (0.117 ± 0.414) |
| 8.34 | δ-cadineno | EI (0.015 ± 0.046) ES (0.024 ± 0.086) | 14.72 | hexacosano | EI (0.136 ± 0.334) ES (0.165 ± 0.437) |
| 8.61 | germacreno B | EI (0.011 ± 0.018) ES (0.018 ± 0.058) | 14.86 | biciclo[10.1.0]tridec-1-eno | EI (0.207 ± 0.507) ES (0.194 ± 0.479) |
| 8.77 | óxido de cariofileno | EI (0.016 ± 0.037) ES (0.015 ± 0.042) | 15.21 | escualeno | EI (0.024 ± 0.054) ES (0.023 ± 0.078) |
| 8.91 | ciclohexano propanol, 2,2-dimetil-6-metileno | EI (0.025 ± 0.059) ES (0.034 ± 0.18) | 15.73 | γ-sitosterol | EI (0.048 ± 0.169) ES (0.022 ± 0.041) |
| 9.11 | metil dihidrojasmonato | EI (0.016 ± 0.047) ES (0.017 ± 0.08) | 16.09 | nonacosano | EI (0.17 ± 0.543) ES (0.114 ± 0.112) |
| 9.24 | heptadecano | EI (0.024 ± 0.052) ES (0.03 ± 0.118) | 16.36 | octadecanal | EI (0.013 ± 0.04) ES (0.056 ± 0.281) |
| 9.39 | cadaleno | EI (0.016 ± 0.037) ES (0.013 ± 0.024) | | | |

Se observa que las hojas RE son las que sufrieron menor daño, y su índice de diversidad es alto, en cambio en las hojas J (que presentan mayor daño), el índice de diversidad es bajo en los dos estratos. En el inicio de las lluvias en las hojas del estrato inferior (Fig. 1c), el grupo de hojas M fue el más dañado de todos ($F_{(3,76)} = 67.22$; $P < 0.001$) y el índice de diversidad de estas hojas fue el menor ($F_{(3,76)} = 5.87$; $P < 0.01$). También al inicio de las lluvias las hojas RE fueron las menos dañadas, sin embargo, no tienen el valor más alto de índice de diversidad que tienen las hojas SM que fueron las que presentaron mayor daño que las hojas RE; En esta misma época en las hojas del estrato superior (Fig.1d), las hojas RE presentan menor daño que las hojas J, SM y M ($F_{(3,73)} = 29.28$; $P < 0.001$), sin embargo, el índice de diversidad es menor en estas hojas RE y en las hojas M, habiendo una gran diferencia con las hojas SM ($F_{(3,73)} = 7.89$; $P < 0.001$).

Al final de las lluvias no se encontraron hojas M (Fig. 1e y 1f); en esta colecta en las hojas del estrato inferior (Fig. 1e), el menor daño lo sufrieron, como se esperaba las hojas RE ($F_{(2,57)} = 18.73$; $P < 0.001$). El índice de diversidad es mayor en un 50% en las hojas RE que en las J y las SM ($F_{(2,57)} = 13.54$; $P < 0.001$). En el estrato superior (Fig. 1f), como también se esperaba, el menor daño lo tuvieron las hojas RE ($F_{(2,54)} = 8.93$; $P < 0.001$), el mayor índice de diversidad también lo tuvieron estas hojas junto con las hojas J

($F_{(2,54)} = 5.4$; $P < 0.01$) aunque, el porcentaje de área foliar removida fue mayor en las hojas J.

4.3.2. Tasas de herbivoría por edad de la hoja, ubicación y orientación

Se evaluaron diferencias encontradas en la tasa de herbivoría considerando la ubicación y orientación de las hojas en los estratos de la copa del árbol (inferior norte y sur; superior norte y sur) (Fig. 4), en hojas J, SM y M en la época de secas; y en hojas J y SM en la época de lluvias. En las hojas del estrato inferior de la copa del árbol el ANOVA mostró que las diferencias fueron muy notorias tanto en el sur como en el norte ($F_{9, 90} = 7.5310$; $P < 0.001$). En la época de lluvias, las diferencias en la tasa de herbivoría en las hojas J, fueron 2 veces mayores en norte son y 3 veces mayores en el sur ($P < 0.001$) comparada con la época de secas; también en la época de lluvias, las diferencias en la tasa de herbivoría de las hojas SM tanto del sur como en el norte fueron 2 veces mayores que en época secas ($P < 0.05$). Respecto a las diferentes edades de las hojas en esta época de lluvias solo hubo diferencias significativas entre las hojas J y SM (Fig. 4a).

En el estrato superior de la copa de los árboles, en la época de secas (hojas SM y M) y en la época de lluvias (hojas SM) se calculó la tasa de herbivoría. En las hojas del estrato superior de la copa del árbol hacia el sur, no hubo diferencias en las hojas SM, sin embargo hacia el norte, el ANOVA mostró que las diferencias entre el daño en las hojas SM fue el doble en la época de lluvias comparado con la época de secas ($F_{5, 53} = 4.8485$, $P < 0.01$). La época de lluvias en las hojas SM presentan mayor tasa de herbivoría (Fig. 4b).

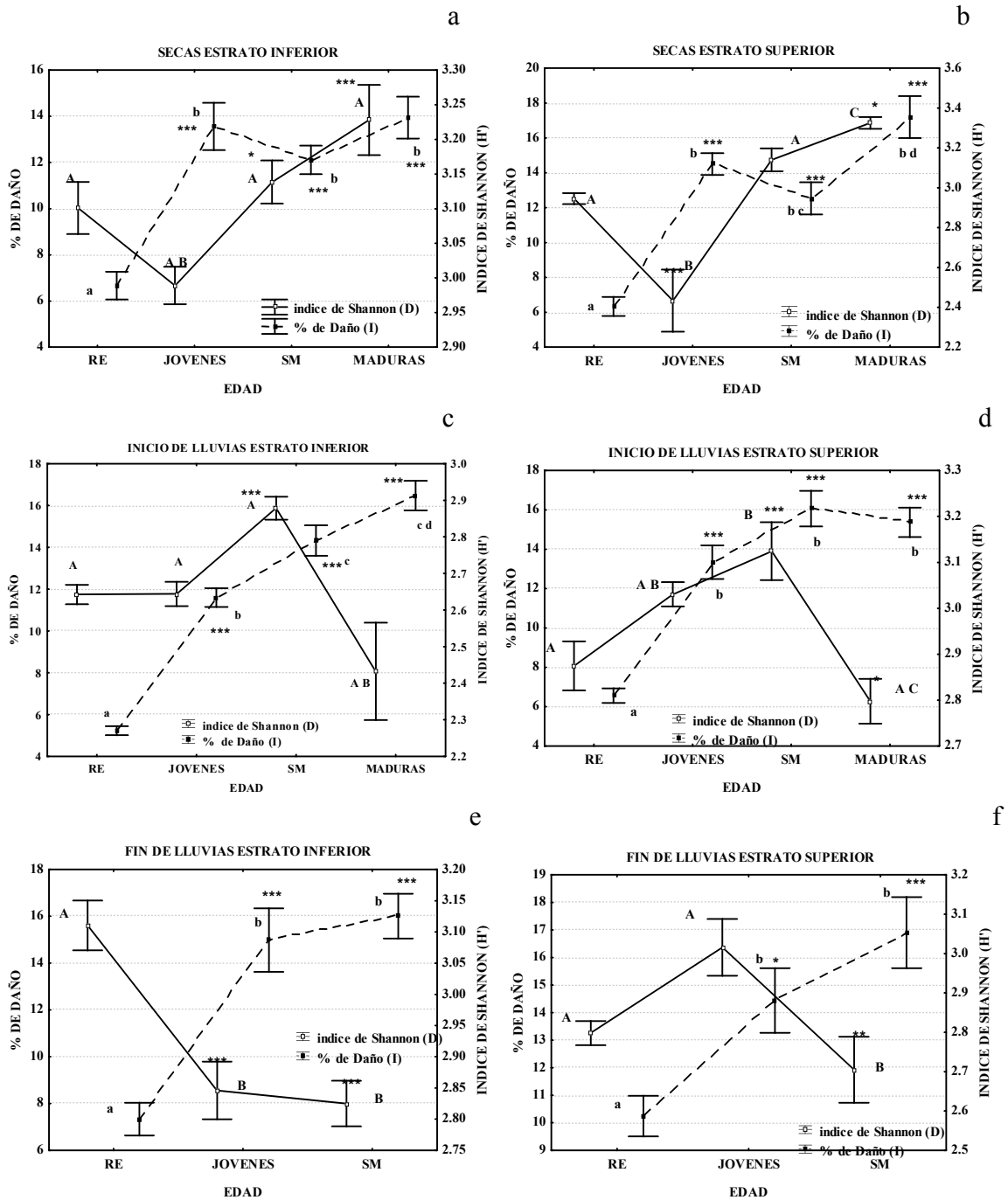


Figura 1. Comparación de las cuatro categorías de hojas de los estratos inferior y superior de la copa del árbol. Recién emergidas (RE), jóvenes, semimaduras (SM) y maduras; el eje de la izquierda y letras minúsculas representan diferencias significativas en el por ciento de área foliar removida; el eje derecho y letras mayúsculas representan diferencias significativas en el índice de diversidad (H'). Época de secas a) y b); inicio de las lluvias c) y d); final de las lluvias e) y f). *, ***, ****; Significativo a $P \leq 0.05$, $P \leq 0.01$, y $P \leq 0.001$.

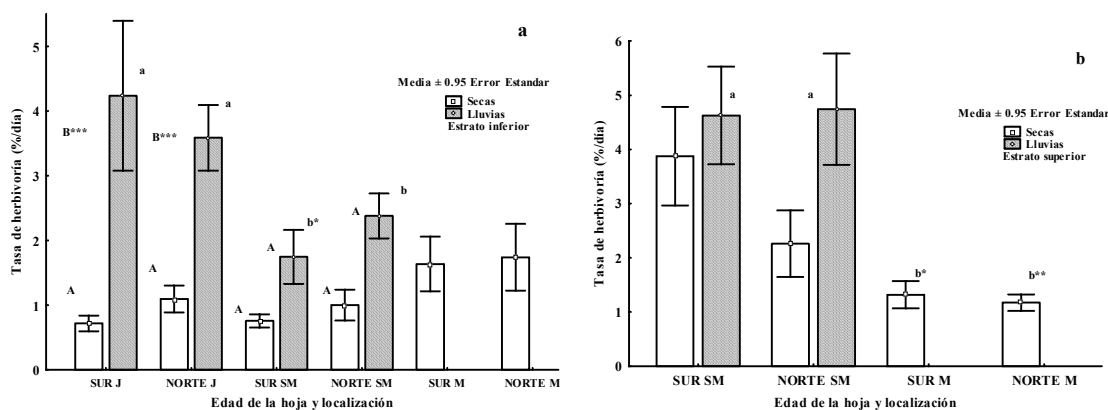


Figura 4. Tasas de herbivoría (%AFC día⁻¹) en la época de secas y de lluvias de muestreo y dos localizaciones de hojas jóvenes (J), semimaduras (SM) y maduras (M). a) Estrato inferior y b) estrato superior de la copa del árbol. * * *, * * *, * * *, Significativo a $P \leq 0.05$, $P \leq 0.01$, y $P \leq 0.001$.

4.3.3. Contenido de agua foliar por edad de la hoja, ubicación y orientación

El contenido promedio de agua foliar en todas las edades de las hojas en la época de secas (marzo), en las hojas ubicadas en el estrato inferior y hacia el sur y norte, fue de 63.4% (± 6.1 D.E.) (Fig. 5a); y en las hojas del estrato superior y hacia el sur y norte fue similar (62.1% ± 5.9) (Fig. 5b). En el inicio de las lluvias (julio), en las hojas del estrato inferior y hacia el sur y norte, el contenido de agua disminuyó 1.1 veces (56.8% ± 3.2) (Fig. 5a), y fue similar en las hojas del estrato superior hacia el sur y norte (56.4% ± 6.9) (Fig. 5b). Al final de las lluvias (noviembre), el contenido de agua disminuyó 1.2 veces (54% ± 6.0) en las hojas del estrato inferior hacia el sur y norte (Fig. 5a); e igual en las del estrato superior (también sur y norte) (Fig. 5b); no se observaron diferencias en el contenido de agua en los estratos superior e inferior del inicio de las lluvias (Fig.5a y 5b).

En la época de secas las hojas del estrato inferior de la copa de los árboles con mayor contenido de agua, fueron las RE (69.3% ± 1.9), las J (67.1% ± 3.9) y las SM (60.6% ± 4.0), las hojas M tuvieron menor contenido de agua (56.4% ± 3.4). Al inicio de las lluvias hubo una disminución de 1.2, 1.2 y 1.1 veces respectivamente en las hojas RE (57% ± 3.6), J (56.7% ± 3.0), SM (56.2% ± 3.4) y; sin embargo, en las hojas M (57.2% ± 2.8) hubo un ligero aumento comparado con la época de secas (1.01 veces); por otro lado, se observaron ligeras diferencias en las diferentes edades de las hojas Al final de las lluvias (donde no se encontraron hojas maduras) hay una disminución de 1.2, 1.3 y 1.2

respectivamente del contenido de agua foliar en las RE ($59.7\% \pm 6.9$), J ($52\% \pm 2.2$), SM ($50.4\% \pm 2.8$) (Fig. 5a). En cada una de las diferentes edades de las hojas del estrato inferior, entre las 3 diferentes épocas se observaron diferencias muy evidentes ($P < 0.001$) en las hojas RE, J y SM hacia el sur como al norte, sin embargo, en las hojas M no hubo diferencias significativas sur y norte en dos épocas: la de secas y al inicio de las lluvias. En la época de secas al sur, hay diferencias del 8% en el contenido de agua de las hojas RE con las SM ($P < 0.05$) y del 12% con las hojas M ($P < 0.001$). Al inicio de las lluvias no hay diferencias significativas en cuanto al contenido de agua en las diferentes edades de las hojas (Fig. 5a). Al fin de las lluvias en las hojas al sur hay diferencias entre las RE (10%) y las J y SM ($P < 0.001$). En época de secas en las hojas al norte hay diferencias del 10% entre las hojas RE y J y las SM y M ($P < 0.001$). Al inicio de las lluvias no hay diferencias en las distintas edades de las hojas en cuanto al contenido de agua. Al final de las lluvias hay diferencias de las hojas RE del 7% con las J y SM ($P < 0.05$) (Fig.5a).

En la época de secas, en las hojas del estrato superior, existe mayor contenido de agua, de mayor a menor, en: las RE ($68.2\% \pm 4.2$), las J ($65.7\% \pm 2.2$) y las SM ($58\% \pm 2.3$); el contenido menor lo tienen las hojas M ($56.3\% \pm 3.1$). Al inicio de las lluvias hay una disminución de 1.2 en dos edades de las hojas respectivamente RE ($58.3\% \pm 7.5$) y J ($57.1\% \pm 10.4$); solo en las hojas SM ($55.8\% \pm 3.0$) y M ($54.3\% \pm 3.5$) no hubo variación en el contenido de agua; de la misma manera, en las hojas del estrato inferior no se observó variación en las diferentes edades de las hojas. Al final de las lluvias hay una disminución de 1.2, 1.2 y 1.1 respectivamente del contenido de agua foliar en hojas RE ($57.9\% \pm 8.6$), J ($52.7\% \pm 4.6$) y SM ($51.3\% \pm 2.8$) (Fig.5b).

En las hojas del estrato superior hacia el sur, en las 3 diferentes épocas, las hojas RE y las hojas J tienen respectivamente 10% ($P < 0.001$) y 13% ($P < 0.01$) más contenido de agua en la época de secas que al final de las lluvias, sin embargo, no hay diferencias en las hojas SM y M en estas épocas. En las hojas al norte, en las RE y las hojas J tienen, respectivamente, 10% ($P < 0.05$) y 14% ($P < 0.001$) más agua en la época de secas; sin embargo, no hay diferencias significativas en las hojas SM y M. En época de secas al sur, las hojas RE muestran diferencias del 10% ($P < 0.01$) comparadas con las SM y M. Al inicio y al final de las lluvias, no hay diferencias en cuanto al contenido de agua de las hojas de diferentes edades. En la época de secas al norte, las hojas RE y J muestran

diferencias del 11% ($P < 0.01$) con las SM y del 13% ($P < 0.001$) con las M. Al inicio y al final de las lluvias no hay diferencias en cuanto al contenido de agua en las diferentes edades de las hojas (Fig. 5b).

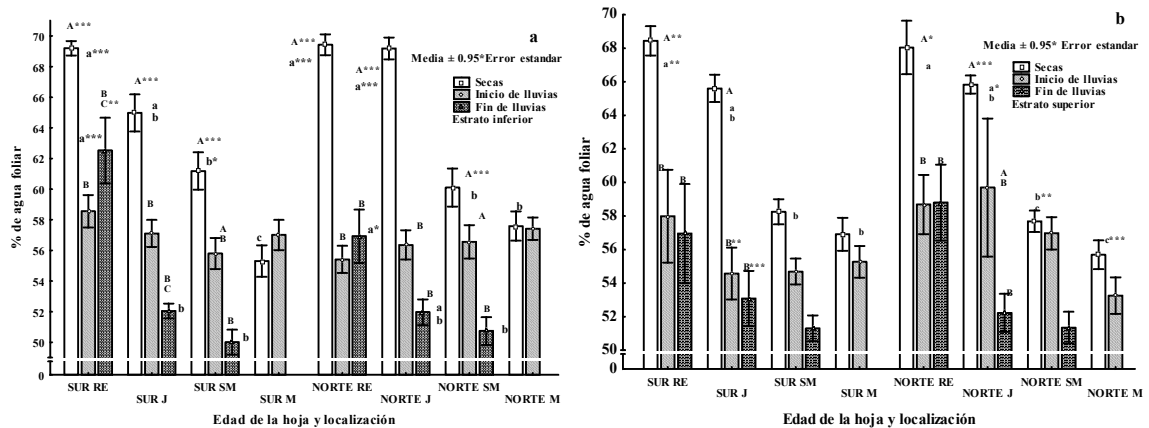


Figura 5. Contenido de agua foliar (%) en tres épocas de muestreo y dos ubicaciones de hojas recién emergidas (RE), jóvenes (J), semimaduras (SM) y maduras (M). a) Estrato inferior y b) estrato superior de la copa del árbol. *, **, *; Significativo a $P \leq 0.05$, $P \leq 0.01$, y $P \leq 0.001$.**

En un análisis de ANCOVA en donde la variable dependiente es el porcentaje de daño y como covariables son el índice de diversidad de Shannon (H') y el porcentaje de agua foliar; en las hojas del estrato inferior, en la época de secas no hay diferencias en el daño ($F_{(7, 70)} = 1.185$, $P = 0.32$). Al inicio de las lluvias, hay diferencias entre las hojas de distinta edad ($F_{(7, 70)} = 9.1311$, $P < 0.001$), las hojas RE del sur tienen diferencias con las SM ($P < 0.05$) y con las M ($P < 0.001$) y las hojas RE del norte con las M ($P < 0.01$). El H' muestra que las diferencias son marginales ($P = 0.051$) con el daño; al fin de lluvias no hay diferencias del daño con respecto al H' y entre las distintas edades de las hojas ($F_{(5, 52)} = 2.3165$, $P = 0.057$). En las hojas del estrato superior en época de secas ($F_{(7, 68)} = 1.28$, $P = 0.27$) y al inicio de las lluvias ($F_{(7, 67)} = 1.49$, $P = 0.19$), no se ven diferencias en el porcentaje de daño y al final de las lluvias, tampoco hay diferencias ($F_{(5, 48)} = 2.32$, $P = 0.058$).

4.3.4. Diferencias en las distintas épocas de colecta

De los 10 individuos muestreados en cada una de las 3 épocas, se consideraron 4 compuestos mayoritarios (estragol, (+)-cicloisosativeno, cariofileno, 7-hexadecino y γ -sitosterol), separando la ubicación de las hojas en los estratos superior (ES) e inferior (EI) de la copa del árbol (Fig. 6); En el árbol 3, en la época de secas (Fig. 6a), los compuestos de las hojas del ES y EI disminuyen con forme avanza la edad de la hoja, excepto el 7-hexadecino del EI que aumenta en las hojas J y (+)-cicloisosativeno del EI en las hojas SM; sin embargo, en este mismo individuo (árbol 3) al inicio de las lluvias (Fig. 6b), en los dos estratos se observan disminuidos los compuestos en las hojas J y solamente el estragol y cariofileno aumentaron su concentración en las hojas RE y SM respectivamente del ES; al final de las lluvias (Fig. 6c) en las hojas tanto del ES como el EI el estragol se encuentra en altas proporciones en las RE, sin embargo, en las hojas J del EI sus proporciones se mantienen altas y en las J del ES disminuyen precipitadamente, esto ocurre en las hojas SM, pero de manera contraria. En el árbol 5 en la época de secas (Fig. 7a), diferentes compuestos se encuentran en proporciones superiores en las distintas edades de las hojas; en las hojas del ES en las RE, se encuentra el cariofileno, y en las hojas J, el 7-hexadecino; en las hojas del EI las SM se encuentra el (+)-cicloisosativeno; al inicio de las lluvias (Fig. 7b) se repite el patrón anterior pero diferentes compuestos en las hojas; en las ubicadas en el EI, en las RE se encuentra el estragol, en las SM el (+)-cicloisosativeno, y en las J el cariofileno; al final de las lluvias (Fig. 7c) no hay cambios muy notorios en las diferentes edades, en las hojas RE y J el estragol del ES y en las hojas RE el 7-hexadecino del EI contienen las más altas concentraciones. En el árbol 9, en la época de secas (Fig. 8a), se encuentran el (+)-cicloisosativeno y 7-hexadecino del ES disminuyen con la edad de la hoja, sin embargo, el 7-hexadecino del EI aumenta conforme aumenta la edad de la hoja; al inicio de las lluvias (Fig. 8b), en las hojas del ES el estragol y (+)-cicloisosativeno el disminuye con la edad de la hoja. Sin embargo, se observa un notorio aumento de estragol del EI en las hojas SM y de cariofileno del EI en las hojas J. Al final de las lluvias (Fig. 8c), se observa un aumento considerable de estragol del ES en las hojas RE y del (+)-cicloisosativeno del ES en las hojas SM.

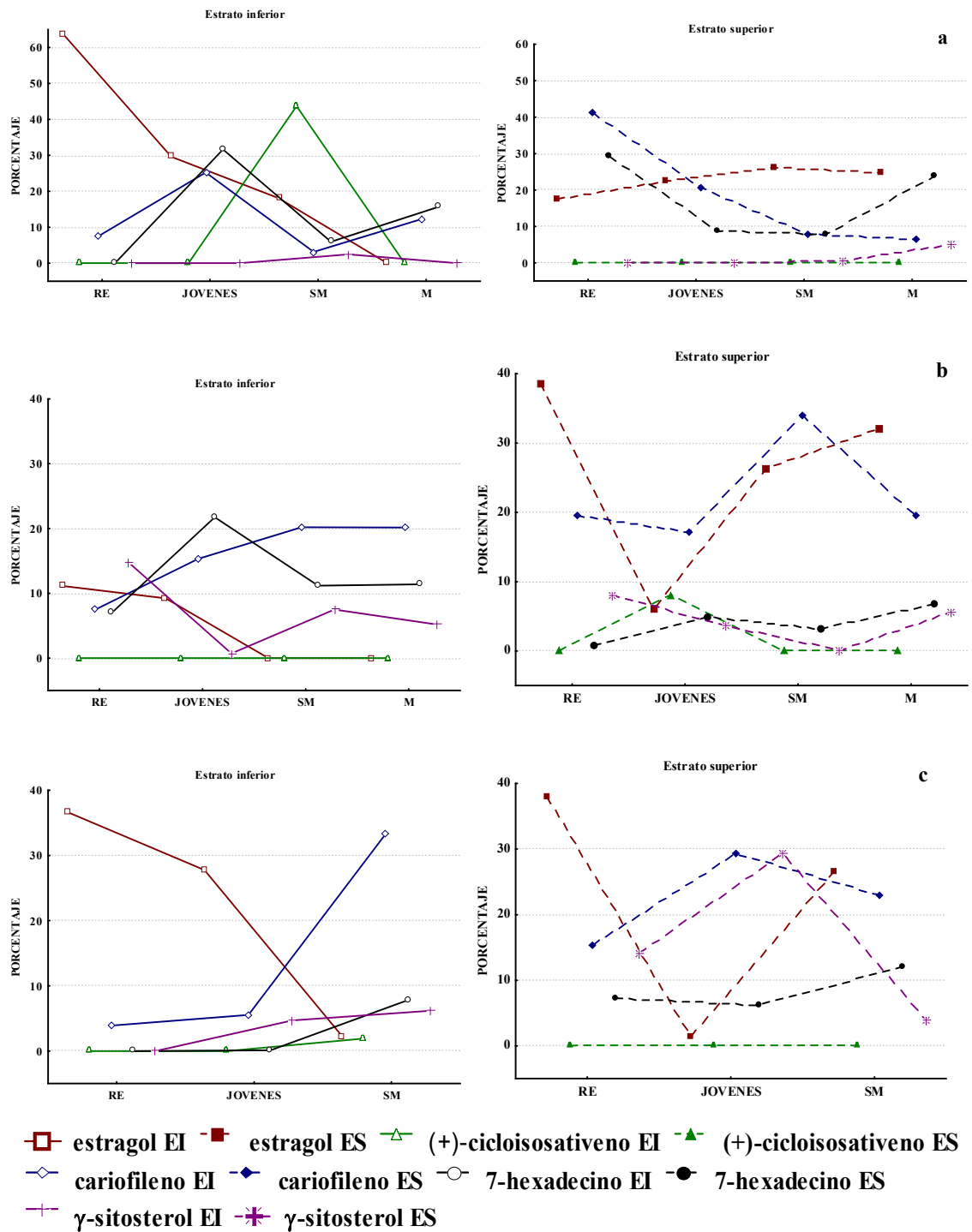
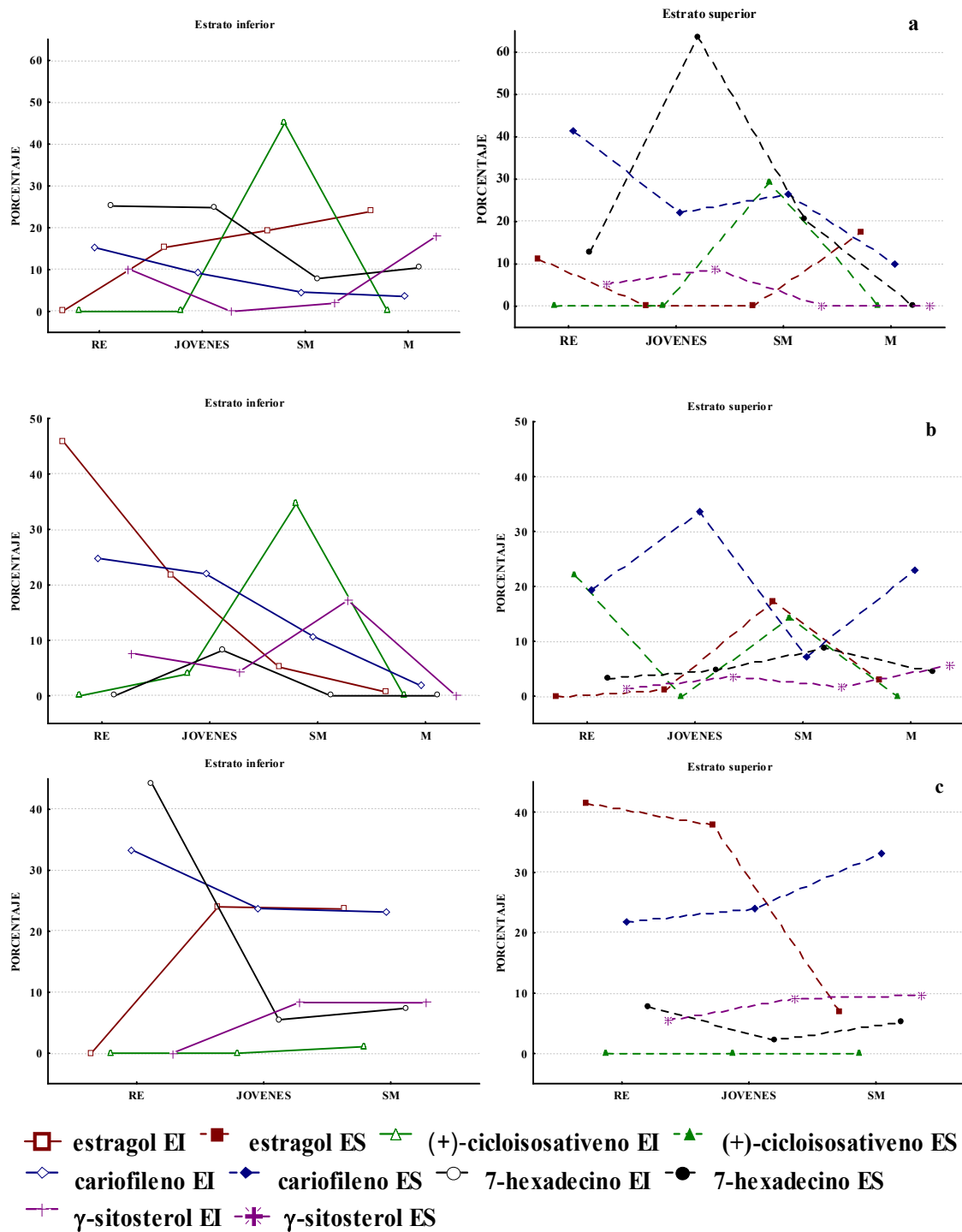
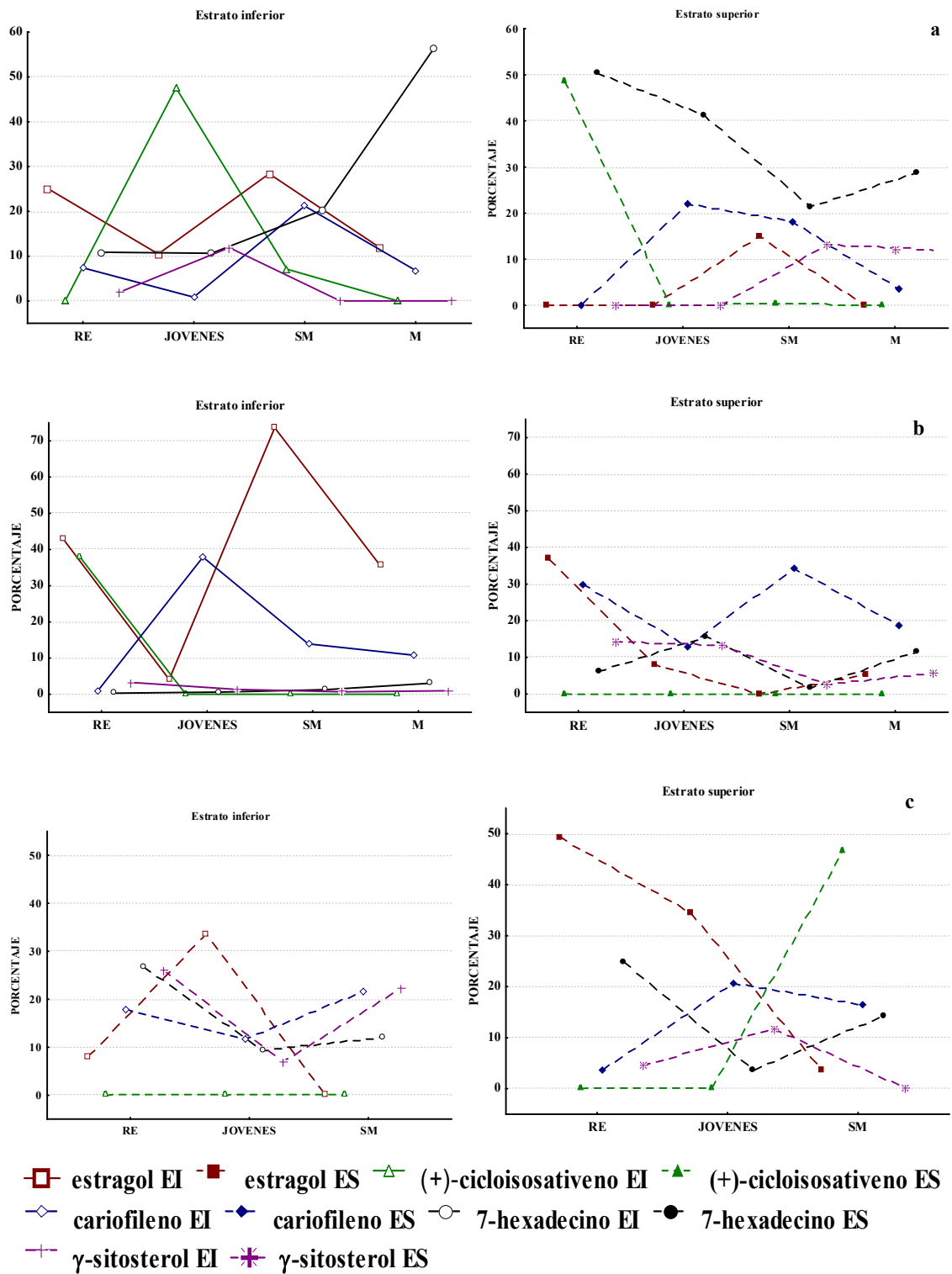


Figura 6. Árbol 3 Proporciones de compuestos mayoritarios del estrato inferior (EI) y superior (ES) de la copa del árbol en diferentes edades de las hojas. a) secas, b) inicio de lluvias, c) fin de lluvias.





Se llevo a cabo un ANOVA de medidas repetidas considerando la concentración total de los compuestos y el porcentaje de daño en las diferentes edades de las hojas. En este ANOVA se consideraron como variables independientes, la edad y la concentración total de todos los compuestos, en las tres diferentes épocas tomaron en cuenta las hojas RE, J y SM (Tabla 3); en las 3 diferentes épocas hay diferencias de la concentración total en la edad ($p < 0.001$) y en la concentración total en las diferentes épocas ($p < 0.01$); sin embargo en la interacción concentración total*edad ($p = 0.55$) no hay diferencias. En el análisis de la edad con el porcentaje de daño, solo encontramos diferencias en el porcentaje de daño en las tres diferentes épocas ($p < 0.001$), pero no entre las diferentes edades de las hojas (Tabla 3). En el ANOVA de medidas repetidas, considerando las 4 categorías de edad (Tabla 4), solo se tomaron en cuenta las dos primeras épocas; en el análisis de la edad con la concentración total, solo encontramos diferencias entre las edades ($p < 0.01$); y en el análisis de la edad con el porcentaje de daño hay diferencias en la edad ($p < 0.001$) y en la interacción del porcentaje de daño*edad ($p < 0.05$); sin embargo, no se encontraron diferencias en el porcentaje de daño entre las dos épocas (Tabla 4).

Tabla 3. Análisis de medidas repetidas en hojas recién emergidas, jóvenes y semimaduras. Variables independientes la edad de la hoja y la concentración total. Variable dependiente, el porcentaje de daño. Se consideraron tres épocas: la de secas, el inicio de lluvias y el final de las lluvias.

| Edad y concentración total | MS | F | p |
|----------------------------|---------------|--------------|--------------------|
| Edad | 8209.8 | 9.82 | 0.000*** |
| Error | 836.2 | | |
| Concentración total | 5509.4 | 5.83 | 0.003** |
| Concentración total*edad | 718.5 | 0.76 | 0.55 ^{NS} |
| Error | 945.8 | | |
| Épocas | 505.7 | 22.76 | 0.000*** |
| Error | 22.2 | | |

NS = no significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Tabla 4. Análisis de medidas repetidas en hojas recién emergidas, jóvenes, semimaduras y maduras. Como variables independientes la edad de la hoja y la concentración total. Variable dependiente el porcentaje de daño. Se consideraron dos épocas: la de secas y la del inicio de lluvias.

| Edad y concentración total | MS | F | <i>p</i> |
|----------------------------|---------------|-------------|--------------------|
| Edad | 4985.2 | 4.67 | 0.004** |
| Error | 1066.5 | | |
| Concentración total | 14.1 | 0.01 | 0.92 ^{NS} |
| Concentración total*edad | 2243.1 | 1.77 | 0.16 ^{NS} |
| Error | 1266.7 | | |
| Épocas | 2.7 | 0.16 | 0.69 ^{NS} |
| Épocas*edad | 47.3 | 2.78 | 0.043* |
| Error | 17 | | |

NS = no significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

4.3.5. Compuestos más abundantes en las 3 diferentes épocas

Los compuestos más abundantes de las 3 diferentes épocas (Fig. 9), en las hojas de los estratos superior e inferior de la copa del árbol fueron: α -pineno, (Fig. 9a y 9b); estragol (Fig. 9c y 9d); (+)-cicloisositiveno (Fig. 9e y 9f) y γ -sitosterol (Fig. 9g y 9h). El α -pineno, en las hojas del estrato inferior SM y en la época de secas (Fig. 9) tiene la concentración más baja; misma que aumenta en el inicio de lluvias en las hojas RE, J y SM, aunque en las hojas M disminuyó. En las hojas del estrato superior, el α -pineno disminuyó en las hojas RE al final de las lluvias, contrario a lo observado en las hojas M, en donde la disminución se observó en el inicio de éstas (Fig. 9b). El estragol, en las hojas del estrato inferior y superior, tiene un aumento al final de las lluvias en las RE; sin embargo en las hojas del estrato inferior, en las J y SM, se observó una disminución; por otro lado, no se observaron cambios en las hojas M en las dos primeras épocas. El (+)-cicloisositiveno en las hojas del estrato inferior y en el inicio de las lluvias (Fig. 9e), va aumentando con la edad de la hoja, por lo tanto, se encuentra en mayor proporción en las hojas M; en el estrato superior, las mayores proporciones se encuentran en las hojas SM y M (Fig. 9f). El γ -sitosterol en las hojas del estrato inferior, en todas las colecta (Fig. 9g), no mostró un patrón en las diferentes edades de las hojas, ni en las diferentes épocas. En el estrato superior, la mayor proporción se encuentra en las hojas SM del inicio de las lluvias; por otro lado, al final de las lluvias, la mayor proporción de γ -sitosterol, se encuentra en las hojas J (Fig. 9h).

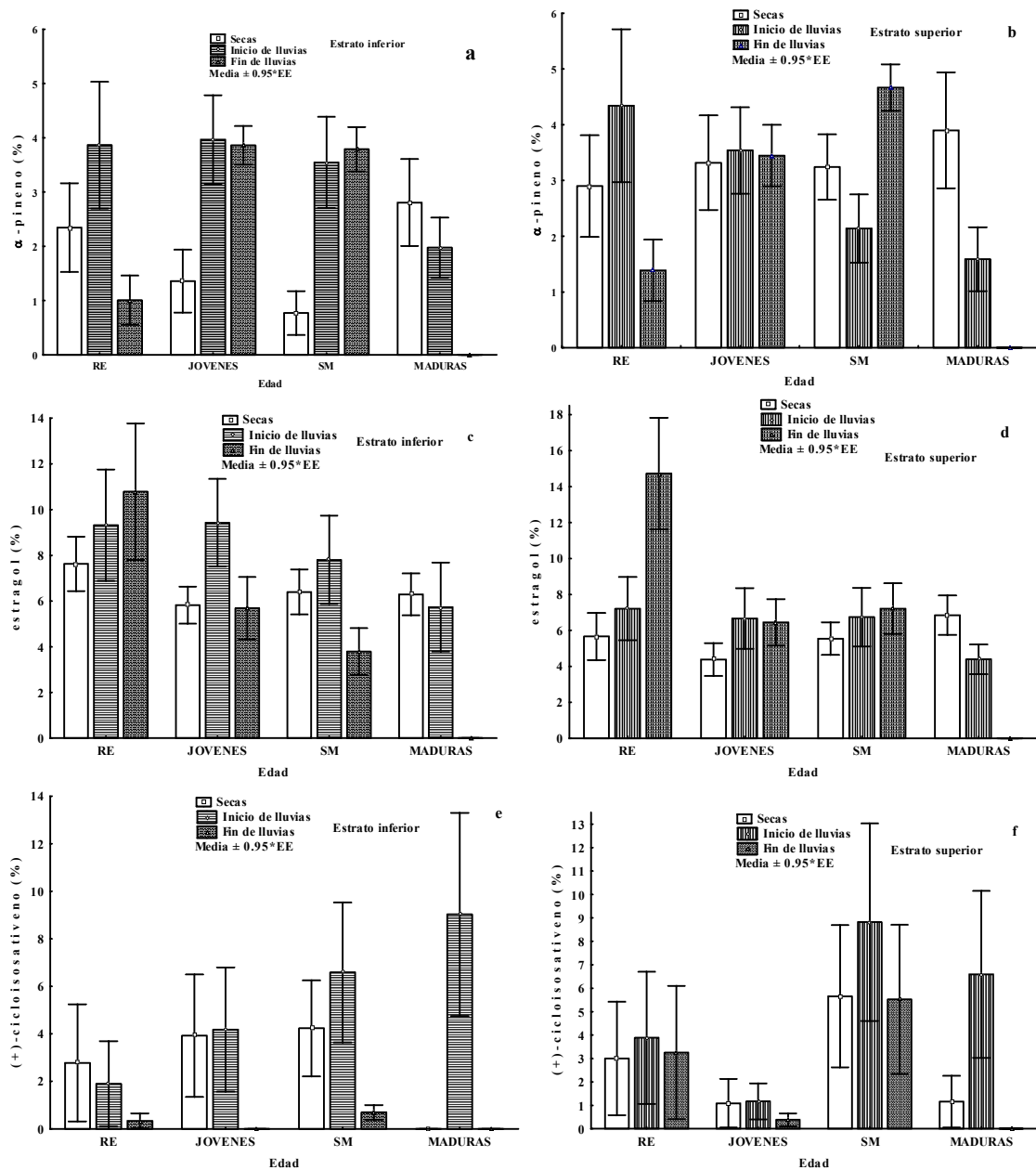
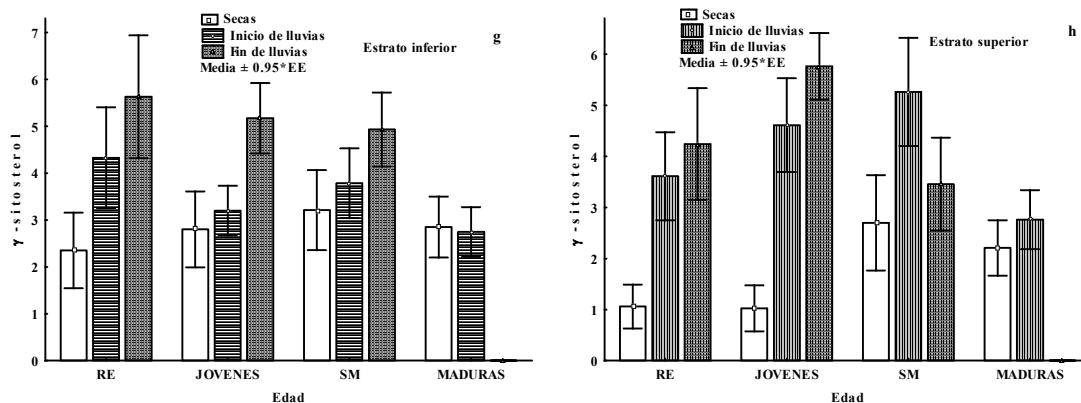


Figura 9. Porcentajes promedio de los compuestos más abundantes en hojas de 10 árboles de *Persea americana* var. Hass, en tres diferentes épocas del año (1a., 2a. y 3a.) y dos estratos: inferior (EI) y superior (ES) de la copa del árbol, con su respectivo error estándar. En el eje de las X representan: las edades de las hojas (a) α -pineno inferior, (b) α -pineno superior, (c) estragol inferior, (d) estragol superior, (e) (+)-cicloisovativeno inferior, (f) (+)-cicloisovativeno superior y (g) γ -sitosterol inferior, (h) γ -sitosterol superior.



Continuación de la Figura 9.

4.3.6. Análisis de tamaño y forma de las mezclas de metabolitos secundarios en la ontogenia

En las hojas del estrato inferior de la copa del árbol y en la época de secas (Fig. 10a), la concentración media estandarizada (CMS) se encuentra en un rango entre 0.5 y -5.0; en las hojas RE la mayoría de los compuestos tienen valores arriba de cero en la CMS, sin embargo, en las hojas SM y M la mayoría de los valores se encuentran abajo de cero. En el inicio de las lluvias, estas concentraciones cambiaron, la CMS se encuentra entre 0.5 y -2.5 (Fig. 10b); en las hojas RE, la CMS se encuentra de 0.23 hasta -0.5, sin embargo, el mayor número de compuestos aumento su CMS en las hojas J. Por otro lado las concentraciones de los otros grupos de hojas se encuentran debajo de la CMS. Cabe mencionar que en las dos primeras épocas los perfiles químicos de las hojas SM y M son muy diferentes, en la época de secas todos los compuestos se encuentran muy cercanos a la CMS y en el inicio de las lluvias se observaron aumentos y disminuciones que se pueden apreciar con facilidad. En el final de las lluvias, la concentración media estandarizada (CMS) se encuentra en un rango entre 1.0 y -1.5 (Fig. 10c); el 1S- α -pineno, camfeno, α -pineno, L- β -pineno, eugenol metil éter, α -cariofileno, germacreno D, óxido de cariofileno, cadaleno, (-)-E-pinane, ácido palmítico y 7-hexadecino, se encuentran debajo de la CMS, sin embargo en las hojas J y SM se encuentra arriba de esta concentración.

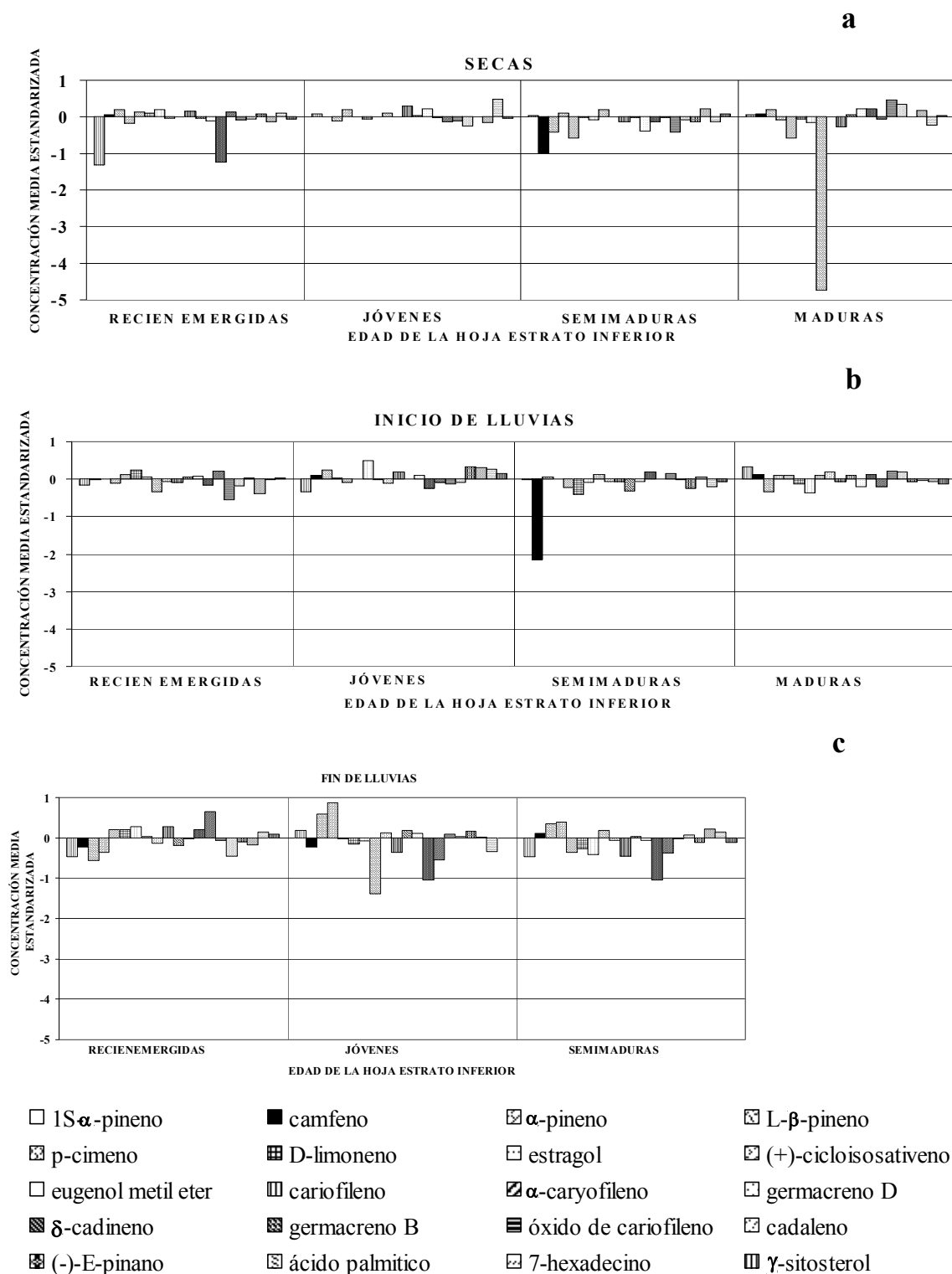


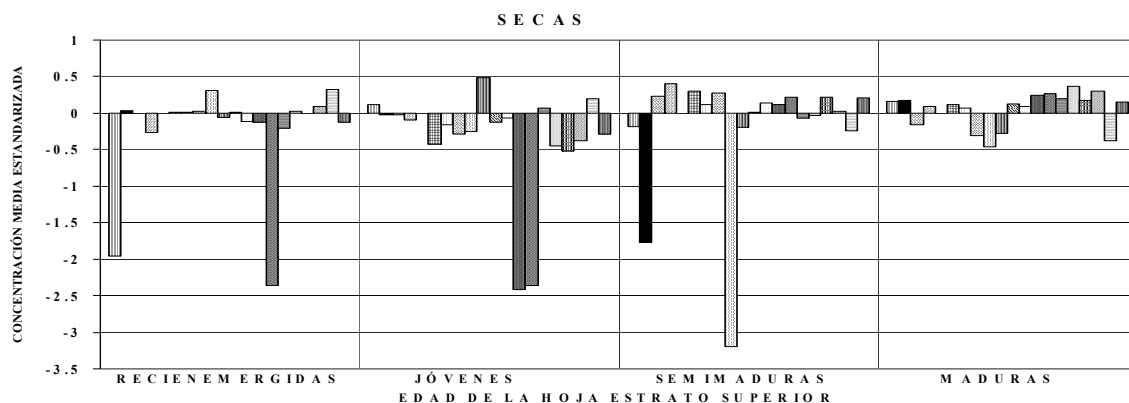
Figura 10. Concentración media estandarizada de 21 compuestos presentes en el estrato inferior de la copa del árbol en cada categoría de tamaño de las hojas. En las figuras (a) y (b) se consideraron 4 categorías (recién emergidas, jóvenes, semimaduras y maduras) y en la figura (c) solo las primeras 3 categorías. a) Secas; b) inicio de las lluvias; c) final de las lluvias.

En las hojas del estrato superior de la copa del árbol, en la época de secas (Fig. 11a) la concentración media estandarizada (CMS) se encuentra en un rango entre 0.5 y -3.2. En las hojas RE la mayoría de los compuestos tienen valores de CMS cercanos a cero, sin embargo, en las hojas J la mayoría de los valores se encuentran abajo de cero hasta cerca de -2.5; por otro lado, en las hojas SM y M, la mayoría de los compuestos se encuentran arriba de cero de la CMS. En el inicio de las lluvias estas concentraciones cambiaron, la CMS se encuentra entre 0.9 y -1.5 (Fig. 11b); en las hojas RE y M, la CMS de la mayoría de los compuestos se encuentra debajo de cero, sin embargo, el mayor número de compuestos aumento su CMS en las hojas J y en las SM. Cabe mencionar que en las dos primeras épocas los perfiles químicos de las hojas J, SM y M son muy diferentes. En el fin de las lluvias, la concentración media estandarizada (CMS) se encuentra en un rango entre 0.8 y -2.0 (Fig. 11c). Los compuestos que se encuentran debajo de cero en las hojas RE en las hojas J y SM se encuentran arriba de cero de la CMS.

4.3.6.1. Tamaño de los compuestos químicos foliares de *P. americana* var. Hass entre grupos

En la época de secas, en las hojas del estrato inferior de la copa del árbol (Tabla 5), el óxido de cariofileno y el ácido palmítico ($P < 0.05$) separan a los grupos. La variación encontrada en el análisis discriminante produce 3 funciones; los tres ejes consideraron el 100% de la variación entre los grupos (Tabla 7). El primer eje explica aproximadamente el 60.3% de la variación y esta representada por la disminución en la concentración de óxido de cariofileno y el aumento en la concentración de (+)-cicloisosativeno (Tabla 9). El primer eje discriminante basado en las variables de tamaño, separa al grupo de las hojas M del resto (Fig. 12a). El segundo eje considera aproximadamente el 29.5% de la variación, está correlacionado con la disminución ácido palmítico, y el aumento del (-)-E-pinano (Tabla 9). El segundo eje separa al grupo de las hojas SM y M de las RE y J (Fig. 12a). El tercer eje explica aproximadamente el 10.2% de la variación y está correlacionado con el aumento del α -pineno, y la disminución de germacreno D, y separa al grupo de las hojas RE del resto.

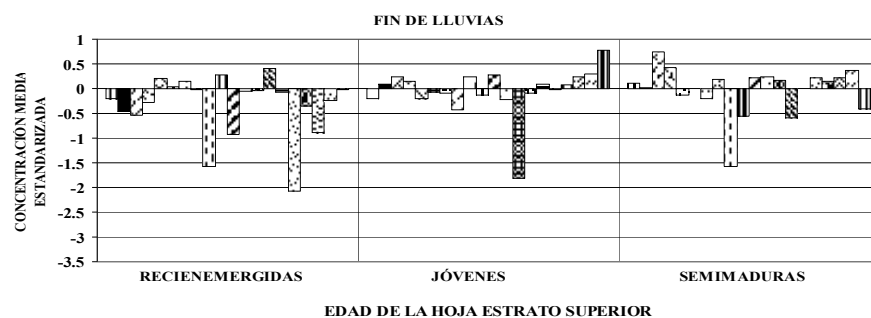
a



b



c



- | | | | |
|----------------------|-------------------|------------------------|----------------------|
| □ 1S-α-pineno | ■ camfeno | ▣ α-pineno | ▤ L-β-pineno |
| ▥ p-cimeno | ▧ D-limoneno | □ estragol | ▨ (+)-cicloisotaveno |
| □ eugenol metil eter | ▩ cariofileno | ▪ α-caryofileno | ▫ germacreno D |
| ▬ δ-cadineno | ▭ germacreno B | ▮ óxido de cariofileno | ▯ cadaleno |
| ▰ (-)-E-pinano | ▱ ácido palmitico | ▲ 7-hexadecino | △ γ-sitosterol |

Figura 11. Concentración media estandarizada de 21 compuestos presentes en el estrato superior de la copa del árbol en cada categoría de tamaño de las hojas. En las figuras (a) y (b) se consideraron 4 categorías (recién emergidas, jóvenes, semimaduras y maduras) y en la figura (c) solo las primeras 3 categorías. a) Secas; b) inicio de lluvias; c) fin de lluvias.

La mayoría de la variación de la CA (Concentración Absoluta) de los compuestos de toda la muestra (85%; DF1 + DF2), fue considerada por la variación entre los grupos de las hojas M y las RE. (Fig. 12a, Tabla 7). En la época de secas, en las hojas del estrato superior de la copa del árbol (Tabla 6), el 7-hexadecino, cariofileno, L- β -pineno ($P < 0.05$) y D-limoneno ($P < 0.001$) separan a los grupos. La variación encontrada en el análisis discriminante produce 3 funciones, los tres ejes consideraron el 100% de la variación entre los grupos (Tabla 8). El primer eje explica aproximadamente el 50.9% de la variación y está representada por la disminución en la concentración de D-limoneno y el aumento en la concentración de estragol (Tabla 9). El primer eje discriminante basado en las variables de tamaño, separa al grupo de las hojas J del resto (Fig. 12a). El segundo eje considera aproximadamente el 34% de la variación y está correlacionado con la disminución del germacreno B y el aumento del 7-hexadecino (Tabla 9). El segundo eje separa al grupo de las hojas RE de las SM y las M (Fig. 12a). El tercer eje explica aproximadamente el 15.1% de la variación y está correlacionado con el aumento del óxido de cariofileno y la disminución del (+)-cicloisositiveno y separa el grupo de las hojas SM del resto (Fig. 12a). La mayoría de la variación de la CA de los compuestos de toda la muestra (85%; DF1 + DF2), fue considerada por la variación entre los grupos de las hojas M y las RE (Fig. 12a, Tabla 8).

En el inicio de las lluvias, en las hojas del estrato inferior de la copa del árbol (Tabla 5), el óxido de cariofileno ($P < 0.05$) separa a los grupos. En todos los compuestos, la variación encontrada en el análisis discriminante produce 3 funciones, los tres ejes consideraron el 100% de la variación entre los grupos (Tabla 7). El primer eje explica aproximadamente el 61.6% de la variación y está representada por la disminución en la concentración de (-)-E-pinano y el aumento en la concentración de óxido de cariofileno (Tabla 10). El primer eje discriminante basado en las variables de tamaño, separa al grupo de las hojas RE y J del resto (Fig. 12c). El segundo eje considera aproximadamente el 29.9% de la variación y está correlacionado con la disminución del ácido palmítico y el aumento del 1S- α -pineno (Tabla 10). El segundo eje separa al grupo de las hojas J de las RE y las M (Fig. 12c).

Tabla 5. Resultado del análisis de discriminantes del estrato inferior de la copa del árbol, que se realizó en cada uno de los grupos de las tres diferentes épocas (en el final de las lluvias no hay hojas maduras), de la concentración absoluta (tamaño) y relativa (forma). Solamente se registraron los compuestos que diferenciaron a cada grupo en el modelo.

| Secas, en tamaño: Wilks' Lamda: 0.542; $F_{(27,199)} = 1.72$ $p < 0.05$; y en forma: Wilks' Lamda: 0.481; $F_{(33,195)} = 1.67$ $p < 0.05$. $\mu\text{g/g}$ de hoja seca. | Compuestos | Recién emergidas Media \pm Error Std. | Jóvenes Media \pm Error Std. | Semimaduras Media \pm Error Std. | Maduras Media \pm Error Std. | (Forma) F | (Tamaño) F |
|--|----------------------|--|-----------------------------------|---------------------------------------|-----------------------------------|---------------------|--------------------|
| | óxido de cariofileno | 11.64 \pm 8.2 | 5.32 \pm 3.86 | 1.69 \pm 1.14 | 9.4 \pm 2.54 | 3.33* | 3.71* |
| | ácido palmítico | 41.11 \pm 17.61 | 24.95 \pm 15.86 | 12.78 \pm 3.09 | 13.77 \pm 5.77 | N.I.M | 2.93* |
| Inicio de lluvias, en tamaño: Wilks' Lamda: 0.609; $F_{(21,201)} = 1.812$ $p < 0.05$; y en forma: Wilks' Lamda: 0.403; $F_{(39,19)} = 1.75$ $p < 0.01$. $\mu\text{g/g}$ de hoja seca. | óxido de cariofileno | 0.44 \pm 0.44 | 1.23 \pm 0.74 | 6.76 \pm 3.9 | 17.43 \pm 12.33 | 1.33 ^{NS} | 2.94* |
| | D-limoneno | 8.16 \pm 3.74 | 2.55 \pm 1.49 | 0.2 \pm 0.15 | 0.6 \pm 0.34 | 4.02* | 1.66 ^{NS} |
| Fin de lluvias, en tamaño: Wilks' Lamda: 0.177; $F_{(28,88)} = 4.319$ $p < 0.001$; y en forma: Wilks' Lamda: 0.212; $F_{(20,96)} = 5.623$ $p < 0.001$. $\mu\text{g/g}$ de hoja seca. | <i>p</i> -cimeno | 18.96 \pm 9.47 | 1.45 \pm 0.59 | 0.44 \pm 0.16 | N.D. | 14.49** * | 14.69*** |
| | L- β -pineno | 16 \pm 10.95 | 3.53 \pm 0.54 | 2.76 \pm 0.28 | N.D. | 7.74** | 6.68** |
| | (+)-cicloisosaiveno | 2.55 \pm 2.55 | 0.00 \pm 0.00 | 0.27 \pm 0.14 | N.D. | 7.76** | 6.28** |
| | δ -cadineno | 14.55 \pm 14 | 0.00 \pm 0.00 | 0.00 \pm 0.00 | N.D. | N.I.M | 6.26** |
| | 1S- α -pineno | 0.00 \pm 0.00 | 0.17 \pm 0.12 | 0.00 \pm 0.00 | N.D. | 3.89* | 1.23 ^{NS} |
| | camfeno | 0.00 \pm 0.00 | 0.00 \pm 0.00 | 0.08 \pm 0.08 | N.D. | 3.81* | 1.92 ^{NS} |

NS = no significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. N.I.M. = no incluido en el modelo. N.D.= no detectado.

Tabla 6. Resultado del análisis de discriminantes del estrato superior de la copa del árbol, que se realizó en cada uno de los grupos de las tres diferentes épocas (en el final de las lluvias no hay hojas maduras), de la concentración absoluta (tamaño) y relativa (forma). Solamente se registraron los compuestos que diferenciaron a cada grupo en el modelo.

| Secas, en tamaño: Wilks' Lamda: 0.332; $F_{(39,184)} = 2.13$ $p < 0.001$; y en forma: Wilks' Lamda: 0.374; $F_{(36,186)} = 2.047$ $p < 0.01$. $\mu\text{g/g}$ de hoja seca. | Compuestos | Recién emergidas Media \pm Error Std. | Jóvenes Media \pm Error Std. | Semimaduras Media \pm Error Std. | Maduras Media \pm Error Std. | (Forma) F | (Tamaño) F |
|---|-----------------------|--|-----------------------------------|---------------------------------------|-----------------------------------|--------------------|--------------------|
| | 7-hexadecino | 1628.77 \pm 1445.88 | 183.35 \pm 106.56 | 36.95 \pm 8.46 | 34.7 \pm 8.69 | 2.83* | 3.18* |
| | cariofileno | 118.62 \pm 39.18 | 3934.85 \pm 3871.86 | 20.35 \pm 6.04 | 14 \pm 2.94 | 3.20* | 2.83* |
| | D-limoneno | 39.02 \pm 15.6 | 17.61 \pm 6.09 | 15.07 \pm 5.54 | 7.66 \pm 1.67 | 2.8* | 4.24** |
| | L- β -pineno | 47.64 \pm 26.44 | 23.2 \pm 9 | 17.17 \pm 4.42 | 12.16 \pm 3.15 | 2.44 ^{NS} | 2.99* |
| Inicio de lluvias, en tamaño: Wilks' Lamda: 0.17; $F_{(48,173)} = 2.936$ $p < 0.001$; y en forma: Wilks' Lamda: 0.223; $F_{(36,183)} = 3.377$ $p < 0.001$. $\mu\text{g/g}$ de hoja seca. | cariofileno | 6.58 \pm 3.58 | 11.76 \pm 3.44 | 2.46 \pm 1.47 | 0.64 \pm 0.36 | 23.37** | 15.86** |
| | (-)-E-pinano | 5.81 \pm 2.83 | 11.53 \pm 4.55 | 16.46 \pm 5.4 | 16.29 \pm 4.92 | 4.78** | 3.66* |
| | germacreno B | 7.05 \pm 4.96 | 4.65 \pm 1.71 | 5.54 \pm 1.87 | 13.77 \pm 5.53 | 7.34** | 7.77*** |
| | α -cariofileno | 6.58 \pm 3.58 | 11.76 \pm 3.44 | 2.46 \pm 1.47 | 0.64 \pm 0.34 | 4.47** | 1.18 ^{NS} |
| | p -cimeno | 0.00 \pm 0.00 | 2.21 \pm 1.18 | 0.53 \pm 0.46 | 0.00 \pm 0.00 | N.I.M | 2.84* |
| | cadaleno | 0.56 \pm 0.56 | 5.36 \pm 3.44 | 4.09 \pm 2.08 | 3.76 \pm 1.54 | 2.89* | 4.16** |
| | camfeno | 16.3 \pm 11.28 | 0.68 \pm 0.51 | 16.86 \pm 13.49 | 2.64 \pm 1.82 | 4.94** | 2.84* |
| | germacreno D | 49.05 \pm 24.26 | 32.08 \pm 16.19 | 9.62 \pm 3.4 | 2.33 \pm 1 | 3.27* | 2.27 ^{NS} |
| Fin de lluvias, en tamaño: Wilks' Lamda: 0.286; $F_{(20,92)} = 4.0$ $p < 0.001$; y en forma: Wilks' Lamda: 0.299; $F_{(18,94)} = 4.322$ $p < 0.001$. $\mu\text{g/g}$ de hoja seca. | α -pineno | 3.86 \pm 1.89 | 3.68 \pm 0.64 | 3.54 \pm 0.49 | N.D. | 5.72** | 5.88** |
| | cariofileno | 112.69 \pm 60.86 | 19.07 \pm 2.52 | 13.89 \pm 2.19 | N.D. | 8.86** | 7.18** |
| | 7-hexadecino | 61.8 \pm 36.25 | 11.87 \pm 4.75 | 11.64 \pm 2.99 | N.D. | 3.61* | 3.93* |
| | γ -sitosterol | 29.17 \pm 10.8 | 9.25 \pm 1.21 | 7.91 \pm 4.83 | N.D. | 377* | 3.79* |

NS = no significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. N.I.M. = no incluido en el modelo. N.D. = no detectado.

Tabla 7. Resultados del análisis de función discriminante (AFD) de la concentración absoluta (CA) (tamaño) y relativa (CR) (forma) de los compuestos en el aguacate Hass, en el estrato inferior de la copa del árbol. Comparamos 4 grupos en las dos primeras épocas y 3 grupos en la tercera.

| Análisis de la función discriminante del estrato inferior de la copa del árbol | | | | | | | |
|--|-------------|--------------|-------|-------|---------------------|-------|-------|
| | | Eigenvalores | | | Variación acumulada | | |
| Época | VARIABLES | FD1 | FD2 | FD3 | FD1 | FD2 | FD3 |
| Secas | CA (tamaño) | 42.48 | 20.74 | 7.2 | 60.3% | 89.8% | 100% |
| | CR (forma) | 40.25 | 10.86 | 4.27 | 72.7% | 92.3% | 100% |
| Inicio de las lluvias | CA (tamaño) | 34.43 | 16.73 | 4.72 | 61.6% | 91.5% | 100% |
| | CR (forma) | 61.63 | 37.66 | 11.41 | 55.7% | 89.7% | 100% |
| Final de las lluvias | CA (tamaño) | 304.93 | 39.19 | ----- | 88.6% | 100% | ----- |
| | CR (forma) | 241.44 | 38.28 | ----- | 86.3% | 100% | ----- |

Tabla 8. Resultados del análisis de función discriminante (AFD) de la concentración absoluta (CA) (tamaño) y relativa (CR) (forma) de los compuestos en el aguacate Hass, en el estrato superior de la copa del árbol. Comparamos 4 grupos en las dos primeras épocas y 3 grupos en la tercera.

| Análisis de function discriminante | | | | | | | |
|------------------------------------|-------------|--------------|-------|-------|---------------------|-------|-------|
| | | Eigenvalores | | | Variación acumulada | | |
| Época | VARIABLES | FD1 | FD2 | FD3 | FD1 | FD2 | FD3 |
| Secas | CA (tamaño) | 70.06 | 46.72 | 20.78 | 50.9% | 84.9% | 100% |
| | CR (forma) | 58.44 | 43.29 | 17.63 | 49% | 85.2% | 100% |
| Inicio de las lluvias | CA (tamaño) | 207.32 | 65.24 | 15.59 | 71.9% | 94.6% | 100% |
| | CR (forma) | 161.67 | 44.53 | 18.42 | 72% | 91.8% | 100% |
| Final de las lluvias | CA (tamaño) | 150.1 | 39.84 | ----- | 79% | 100% | ----- |
| | CR (forma) | 153.57 | 31.72 | ----- | 82.9% | 100% | ----- |

El tercer eje explica aproximadamente el 8.5% de la variación y está correlacionado con el aumento del (-)-E-pinano, y la disminución de óxido de cariofileno y separa el grupo de las hojas M del resto. La mayoría de la variación de la CA de los compuestos de toda la muestra (91.5%; DF1 + DF2), fue considerada por la variación entre los grupos de las hojas RE y las SM. (Fig. 12c, Tabla 7). En el inicio de lluvias en el estrato superior de la copa del árbol (Tabla 6), el cariofileno, germacreno B ($P < 0.001$), cadaleno ($P < 0.01$), (-)-E-pinano, *p*-cimeno, canfeno ($P < 0.05$) separan a los grupos.

Tabla 9. Coeficientes de correlación (*r*) entre concentraciones transformadas \log_e+1 , absoluta y relativa de los compuestos en el aguacate Hass y los tres ejes canónicos de su respectivo análisis de función discriminante en la época de secas en el estrato superior e inferior de la copa del árbol.

| Secas inferior | Absoluta | | | Relativa | | |
|-----------------------|-----------------|---------------|---------------|-----------------|---------------|---------------|
| Compuestos | FD1 | FD2 | FD3 | FD1 | FD2 | FD3 |
| óxido de cariofileno | -0.835 | -0.088 | -0.02 | 0.74 | 0.191 | -0.138 |
| cariofileno | 0.119 | 0.601 | 0.09 | -0.254 | -0.598 | 0.235 |
| α -pineno | -0.545 | 0.292 | 0.459 | 0.49 | -0.691 | -0.154 |
| (+)-cicloisositiveno | 0.568 | 0.011 | -0.165 | -0.592 | 0.257 | -0.04 |
| ácido palmítico | 0.511 | -0.945 | 0.300 | N.I.M | N.I.M | N.I.M |
| germacreno D | -0.326 | 0.088 | -0.847 | 0.219 | 0.193 | 0.909 |
| 7-hexadecino | 0.481 | 0.29 | -0.139 | -0.551 | -0.18 | 0.105 |
| 1S- α -pineno | 0.365 | -0.305 | -0.609 | -0.368 | 0.619 | 0.189 |
| (-)-E-pinano | -0.247 | 0.628 | 0.221 | N.I.M | N.I.M | N.I.M |
| Secas superior | | | | | | |
| germacreno B | -0.024 | -0.612 | -0.022 | 0.306 | 0.462 | -0.006 |
| eugenol metil éter | -0.4 | 0.484 | 0.285 | -0.355 | -0.463 | 0.267 |
| 7-hexadecino | 0.301 | 0.635 | -0.361 | 0.011 | -0.681 | -0.284 |
| ácido palmítico | -0.508 | -0.06 | 0.534 | N.I.M | N.I.M | N.I.M |
| cariofileno | 0.603 | -0.23 | -0.1 | 0.678 | -0.04 | -0.055 |
| 1S- α -pineno | -0.198 | -0.156 | 0.298 | 0.093 | 0.0141 | 0.321 |
| (+)-cicloisositiveno | -0.145 | 0.045 | -0.75 | -0.111 | -0.074 | -0.717 |
| D-limoneno | -1.487 | 0.287 | 0.047 | -1.307 | 0.031 | 0.179 |
| L- β -pineno | 0.865 | -0.39 | -0.567 | 0.835 | 0.174 | -0.676 |
| estragol | 0.896 | 0.127 | -0.422 | 0.618 | -0.28 | -0.412 |
| cadaleno | -0.482 | 0.126 | 0.25 | -0.599 | 0.077 | 0.5 |
| (-)-E-pinano | -0.438 | -0.15 | -0.554 | -0.609 | 0.391 | -0.232 |
| óxido de cariofileno | 0.209 | -0.298 | 0.575 | 0.393 | 0.187 | 0.439 |

La variación encontrada en el análisis discriminante produce 3 funciones, los tres ejes consideraron el 100% de la variación entre los grupos (Tabla 8). El primer eje explica aproximadamente el 71.9% de la variación y está representada por la disminución en la concentración del cariofileno y el aumento en la concentración del germacreno B (Tabla 10). El primer eje discriminante, basado en las variables de tamaño, separa al grupo de las hojas re del resto (Fig. 12c). El segundo eje considera aproximadamente el 22.7% de la variación y esta correlacionado con la disminución del óxido de cariofileno y el aumento del germacreno D (Tabla 10). El segundo eje separa al grupo de las hojas J de las SM y M (Fig. 12c). El tercer eje explica aproximadamente el 5.4% de la variación y está correlacionado con el aumento del germacreno D y la disminución del eugenol metil éter, separa el grupo de las hojas SM del resto. La mayoría de la variación de la CA de los

compuestos de toda la muestra (94.6%; DF1 + DF2), fue considerada por la variación entre los grupos de las hojas RE y las SM (Fig. 12c, Tabla 8).

Tabla 10. Coeficientes de correlación (r) entre concentraciones transformadas \log_e+1 , absoluta y relativa, de los compuestos en el aguacate Hass y los tres ejes canónicos de su respectivo análisis de función discriminante en el inicio de las lluvias en el estrato superior e inferior de la copa del árbol.

| Inicio de las lluvias inferior | Absoluta | | | Relativa | | |
|---------------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | FD1 | FD2 | FD3 | FD1 | FD2 | FD3 |
| Compuestos | FD1 | FD2 | FD3 | FD1 | FD2 | FD3 |
| estragol | -0.45 | -0.529 | -0.081 | -0.573 | 0.137 | 0.237 |
| óxido de cariofileno | 0.847 | -0.302 | -0.109 | 0.157 | 0.58 | -0.094 |
| ácido palmítico | 0.222 | -0.611 | 0.43 | -0.135 | 0.575 | 0.361 |
| α -cariofileno | -0.427 | 0.465 | 0.57 | N.I.M | N.I.M | N.I.M |
| (-)-E-pinano | -0.622 | 0.091 | 0.479 | -0.023 | -0.633 | 0.177 |
| D-limoneno | -0.486 | 0.453 | 0.028 | 0.291 | -0.967 | 0.258 |
| 1S- α -pineno | 0.221 | 0.487 | 0.465 | 0.361 | 0.134 | 0.275 |
| camfeno | N.I.M | N.I.M | N.I.M | 0.372 | -0.34 | 0.4 |
| L- β -pineno | N.I.M | N.I.M | N.I.M | 0.01 | 0.646 | 0.282 |
| cadaleno | N.I.M | N.I.M | N.I.M | 0.377 | 0.141 | 0.051 |
| eugenol metil éter | N.I.M | N.I.M | N.I.M | 0.468 | -0.149 | 0.06 |
| germacreno B | N.I.M | N.I.M | N.I.M | 0.393 | -0.706 | -0.485 |
| δ -cadineno | N.I.M | N.I.M | N.I.M | 0.462 | -0.449 | -0.6 |
| 7-hexadecino | N.I.M | N.I.M | N.I.M | -0.323 | -0.175 | 0.291 |
| Inicio de las lluvias superior | | | | | | |
| cariofileno | -1,268 | -0,301 | -0,447 | -1,412 | 0,409 | -0,378 |
| (-)-E-pinano | 0,633 | 0,109 | 0,036 | 0,696 | -0,128 | -0,008 |
| germacreno B | 0,775 | 0,381 | -0,348 | 0,697 | 0,545 | -0,279 |
| L- β -pineno | 0,330 | -0,273 | 0,07 | N.I.M | N.I.M | N.I.M |
| <i>p</i> -cimeno | 0,423 | -0,388 | 0,123 | N.I.M | N.I.M | N.I.M |
| germacreno D | 0,355 | 0,433 | 0,499 | 0,556 | 0,08 | 0,549 |
| 1S- α -pineno | -0,110 | -0,487 | -0,343 | -0,349 | -0,055 | -0,5 |
| óxido de cariofileno | 0,111 | -0,738 | 0,376 | -0,155 | -0,662 | 0,107 |
| Eugenol metil éter | 0,218 | -0,237 | -0,56 | 0,108 | -0,009 | -0,596 |
| estragol | -0,415 | 0,346 | 0,026 | N.I.M | N.I.M | N.I.M |
| cadaleno | 0,709 | 0,082 | -0,364 | 0,545 | 0,25 | -0,364 |
| camfeno | -0,527 | 0,389 | 0,215 | -0,519 | 0,758 | 0,371 |
| 7-hexadecino | -0,22 | -0,259 | 0,34 | -0,202 | -0,326 | 0,263 |
| ácido palmítico | 0,412 | -0,251 | 0,118 | N.I.M | N.I.M | N.I.M |
| δ -cadineno | -0,368 | 0,226 | -0,434 | -0,325 | 0,601 | -0,298 |
| α -cariofileno | 0,151 | -0,46 | 0,142 | 0,264 | -0,876 | -0,068 |

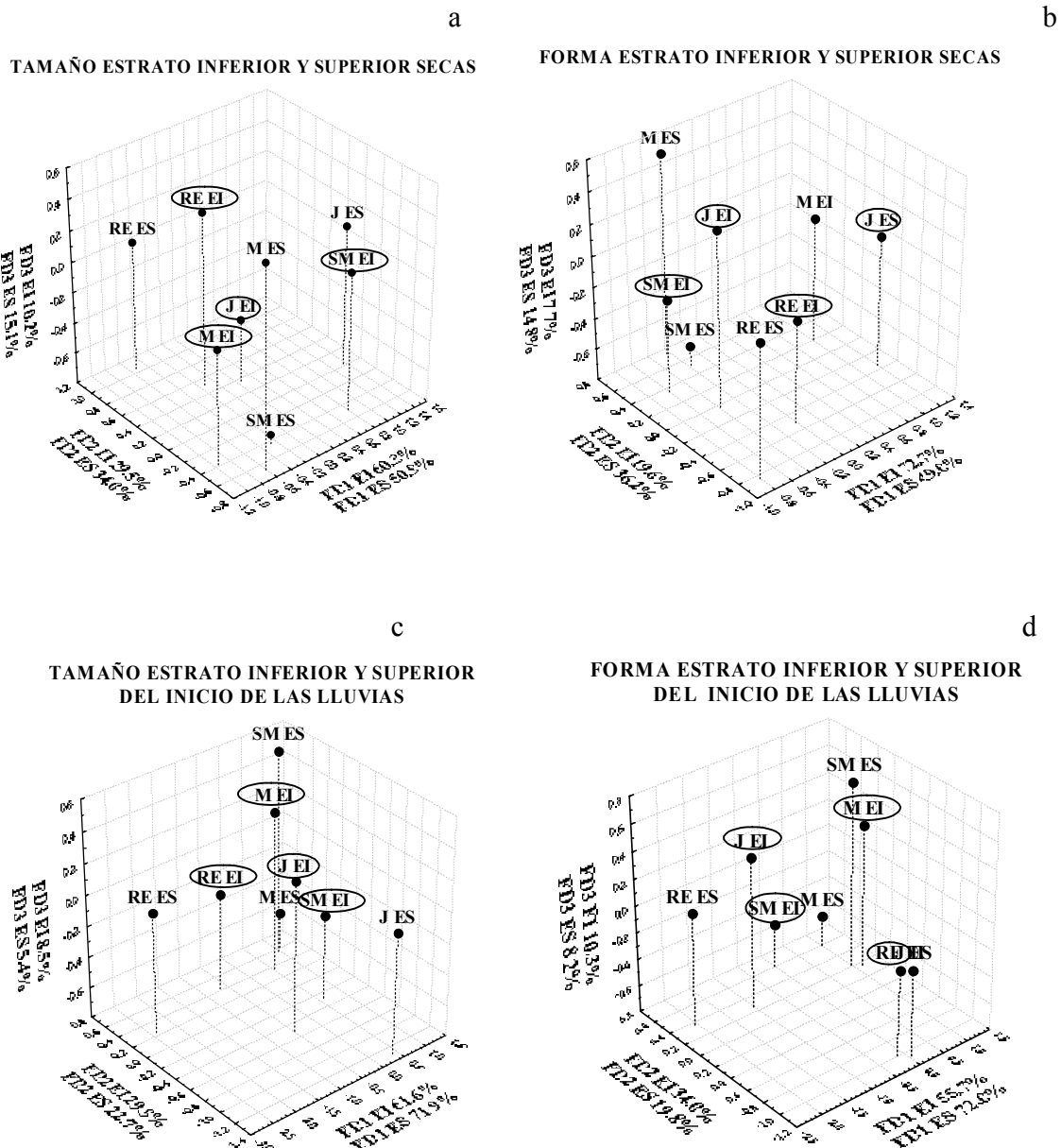


Figura 12. Composición química en espacio discriminante; en el estrato inferior \circ y superior de la copa del árbol, grupos que tienen diferentes edades de hojas. RE = recién emergidas; J = jóvenes; SM = semimaduras; M = maduras. Secas (a) concentración absoluta CA (tamaño); (b) concentración relativa CR (Forma). Inicio de lluvias (c) tamaño; (d) forma, en todos los casos los tres ejes representan el 100% de la variación.

En el fin de las lluvias, en las hojas del estrato inferior de la copa del árbol (Tabla 5), el *p*-cimeno ($P < 0.001$) L- β -pineno, (+)-cicloisovativeno y δ -cadineno ($P < 0.01$) separan a los grupos. En todos los compuestos, la variación encontrada en el análisis

discriminante produce 2 funciones, los dos ejes consideraron el 100% de la variación entre los grupos (Tabla 7). En el final de las lluvias, el primer eje explica aproximadamente el 88.6% de la variación y esta representada por la disminución en la concentración de L- β -pineno y el aumento en la concentración de *p*-cimeno (Tabla 11). El primer eje discriminante, basado en las variables de tamaño, separa al grupo de las hojas RE de las J y las SM (Fig. 13a). El segundo eje considera aproximadamente el 11.4% de la variación, está correlacionado con la disminución del 7-hexadecino y el aumento del eugenol metil éter (Tabla 11). El segundo eje separa al grupo de las hojas J de las SM (Fig. 13a). Toda la variación de la CA de los compuestos de toda la muestra (100%; DF1 + DF2), fue considerada por la variación entre los grupos de las hojas RE y las J. (Fig. 13a, Tabla 11). En el final de las lluvias, en las hojas del estrato superior de la copa del árbol (Tabla 6), el α -pineno, cariofileno ($P < 0.01$), 7-hexadecino, γ -sitosterol ($P < 0.05$) separan a los grupos. En todos los compuestos, la variación encontrada en el análisis discriminante produce 2 funciones, los dos ejes consideraron el 100% de la variación entre los grupos (Tabla 8). En el final de las lluvias, el primer eje explica aproximadamente el 79% de la variación y está representada por la disminución en la concentración del α -pineno, y el aumento en la concentración del cariofileno (Tabla 11). El primer eje discriminante basado en las variables de tamaño, separa al grupo de las hojas recién emergidas de las jóvenes y las semimaduras (Fig. 13a). El segundo eje considera aproximadamente el 11.4% de la variación, esta correlacionado con la disminución γ -sitosterol y el aumento del cariofileno (Tabla 11). El segundo eje separa al grupo de las hojas J de las SM (Fig. 13a). Toda la variación de la CA de los compuestos de toda la muestra (100%; DF1 + DF2), fue considerada por la variación entre los grupos de las hojas RE y las J. (Fig. 13a, Tabla 11).

Tabla 11. Coeficientes de correlación (r) entre concentraciones transformadas \log_e+1 , absoluta y relativa, de los compuestos en el aguacate Hass y los dos ejes canónicos de su respectivo análisis de función discriminante en el final de las lluvias en el estrato superior e inferior de la copa del árbol.

| Final de las lluvias inferior | Absoluta | | Relativa | |
|--------------------------------------|-----------------|---------------|-----------------|---------------|
| Compuestos | FD1 | FD2 | FD1 | FD2 |
| germacreno B | 0.259 | 0.042 | -0.331 | 0.241 |
| α -pineno | -0.291 | 0.277 | 0.358 | -0.438 |
| <i>p</i> -cimeno | 1.385 | 0.490 | -1.331 | -0.154 |
| 1S- α -pineno | -0.043 | 0.579 | 0.393 | -0.47 |
| L- β -pineno | -1.187 | -0.751 | 1.206 | 0.747 |
| (+)-cicloisositiveno | -0.515 | -0.821 | 0.623 | 0.651 |
| 7-hexadecino | 0.119 | -0.835 | 0.107 | 0.697 |
| δ -cadineno | 1.163 | -0.596 | N.I.M | N.I.M |
| germacreno D | -0.653 | -0.093 | N.I.M | N.I.M |
| camfeno | -0.02 | -0.65 | 0.28 | 0.704 |
| eugenol metil éter | -0.278 | 0.58 | -0.098 | -0.436 |
| cariofileno | 0.303 | 0.306 | -0.327 | -0.058 |
| α -cariofileno | -0.414 | 0.228 | N.I.M | N.I.M |
| óxido de cariofileno | -0.426 | -0.132 | N.I.M | N.I.M |
| Final de las lluvias superior | | | | |
| α -pineno | -1.013 | -0.258 | 0.893 | 0.436 |
| cariofileno | 0.824 | -0.094 | -0.812 | 0.148 |
| 7-hexadecino | -0.561 | 0.085 | 0.538 | 0.012 |
| γ -sitosterol | 0.214 | -0.773 | -0.339 | 0.666 |
| eugenol metil éter | -0.124 | -0.652 | -0.023 | 0.684 |
| germacreno D | -0.444 | 0.433 | 0.489 | -0.235 |
| germacreno B | 0.401 | -0.055 | -0.444 | -0.007 |
| L- β -pineno | 0.555 | 0.333 | -0.426 | -0.234 |
| α -cariofileno | -0.218 | -0.433 | N.I.M | N.I.M |
| estragol | -0.195 | -0.464 | N.I.M | N.I.M |
| 1S- α -pineno | N.I.M | N.I.M | -0.172 | -0.327 |

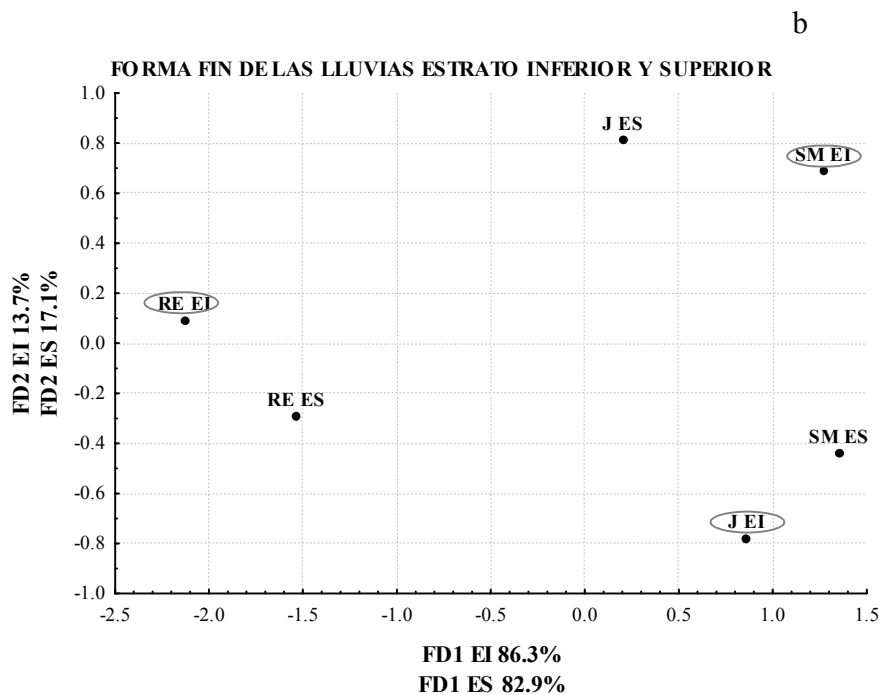
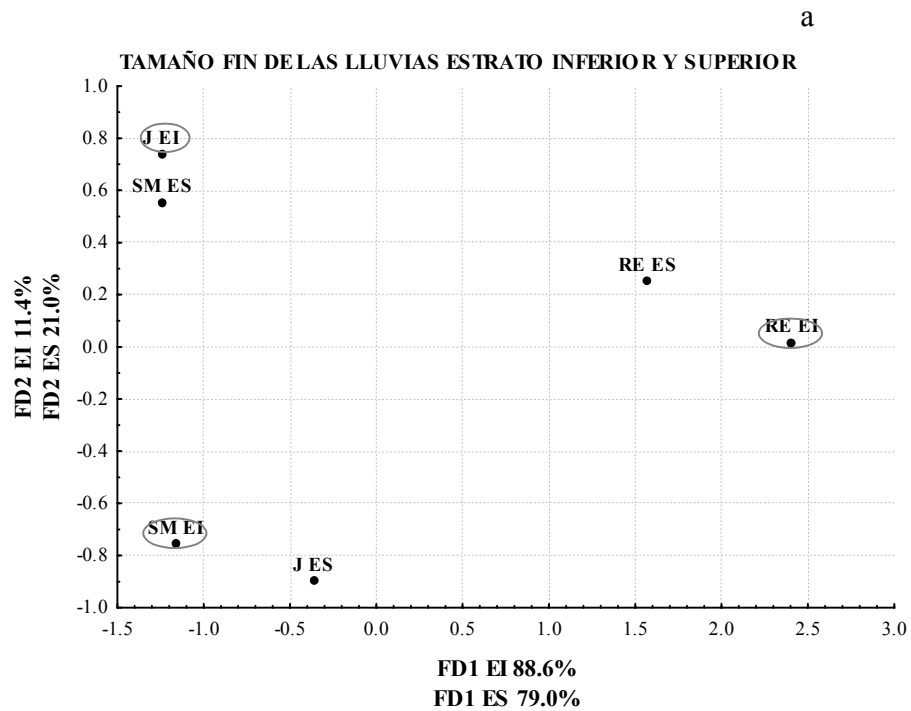


Figura 13. Composición química en espacio discriminante; en el estrato inferior \circ y superior de la copa del árbol, grupos que tienen diferentes edades de hojas. RE = recién emergidas; J = jóvenes; SM = semimaduras. Fin de lluvias (a) concentración absoluta CA (tamaño); (b) concentración relativa CR (Forma). En los dos casos los tres ejes representan el 100% de la variación.

4.3.6.2. Forma de los compuestos químicos foliares de *P. americana* var. Hass entre grupos

En la época de secas en las hojas del estrato inferior de la copa del árbol (Tabla 5) el óxido de cariofileno y el ácido palmítico ($P < 0.05$) separan a los grupos. En todos los compuestos, la variación encontrada en el análisis discriminante produce 3 funciones (Tabla 7). El primer eje explica aproximadamente el 72.7% de la variación y esta representada por la disminución en la concentración del (+)-cicloisositiveno y el aumento en la concentración de óxido de cariofileno (Tabla 9). El primer eje discriminante, basado en las variables de forma, separa al grupo de las hojas M del resto (Fig. 12b). El segundo eje considera aproximadamente el 19.6% de la variación, esta correlacionado con la disminución del α -pineno y el aumento del 1S- α -pineno (Tabla 9). El segundo eje separa al grupo de las hojas RE de las J y SM (Fig. 12b). El tercer eje explica aproximadamente el 7.7% de la variación y está correlacionado con el aumento del germacreno D y la disminución del α -pineno, separa el grupo de las hojas RE y SM de las J y M. La mayoría de la variación de la CR (Concentración Relativa) de los compuestos de toda la muestra (81.2%; DF1 + DF2), fue considerada por la variación entre los grupos de las hojas M y las J. (Fig. 12b, Tabla 7). En la época de secas, en las hojas del estrato superior de la copa del árbol (Tabla 6), el 7-hexadecino, cariofileno y el D-limoneno ($P < 0.05$) separan a los grupos. En todos los compuestos, la variación encontrada en el análisis discriminante produce 3 funciones (Tabla 8). El primer eje explica aproximadamente el 49% de la variación y está representada por la disminución en la concentración del D-limoneno y el aumento en la concentración del L- β -pineno (Tabla 9). El primer eje discriminante basado en las variables de forma, separa al grupo de las hojas J del resto (Fig. 12b). El segundo eje considera aproximadamente el 36.2% de la variación y esta correlacionado con la disminución del 7-hexadecino y el aumento del germacreno B (Tabla 9). El segundo eje separa al grupo de las hojas RE de las SM y M (Fig. 12b). El tercer eje explica aproximadamente el 14.8% de la variación y está correlacionado con el aumento del cadaleno y la disminución del (+)-cicloisositiveno y separa el grupo de las hojas M de las RE y SM. La mayoría de la variación de la CR de los compuestos de toda la muestra (81.2%; DF1 + DF2), fue considerada por la variación entre los grupos de las hojas M y las J (Fig. 12b, Tabla 8).

En el inicio de las lluvias, en las hojas del estrato inferior de la copa del árbol (Tabla 5), el D-limoneno ($P < 0.05$) separa a los grupos. En todos los compuestos, la variación encontrada en el análisis discriminante produce 3 funciones (Tabla 7). El primer eje explica aproximadamente el 55.7% de la variación y esta representada por la disminución en la concentración del estragol y el aumento en la concentración del eugenol metil éter (Tabla 10). El primer eje discriminante basado en las variables de forma, separa al grupo de las hojas M del resto (Fig. 12d). El segundo eje considera aproximadamente el 34% de la variación y esta correlacionado con la disminución del D-limoneno y el aumento del L- β -pineno (Tabla 10). El segundo eje separa al grupo de las hojas RE de las J y SM (Fig. 12d). El tercer eje explica aproximadamente el 10.3% de la variación y está correlacionado con el aumento del camfeno y la disminución del δ -cadineno, separa el grupo de las hojas SM del resto. La mayoría de la variación de la CR de los compuestos de toda la muestra (98.7%; DF1 + DF2), fue considerada por la variación entre los grupos de las hojas RE y las J (Fig. 12d, Tabla 7). En el inicio de las lluvias en las hojas del estrato superior de la copa del árbol (Tabla 6), el cariofileno, germacreno B ($P < 0.001$), (-)-E-pinano, α -cariofileno, camfeno ($P < 0.01$), cadaleno, germacreno D ($P < 0.05$) separan a los grupos. En todos los compuestos, la variación encontrada en el análisis discriminante produce 3 funciones (Tabla 8). El primer eje explica aproximadamente el 72% de la variación y esta representada por la disminución en la concentración del cariofileno y el aumento en la concentración del germacreno B (Tabla 10). El primer eje discriminante, basado en las variables de forma, separa al grupo de las hojas RE del resto (Fig. 12d). El segundo eje considera aproximadamente el 19.8% de la variación y esta correlacionado con la disminución del α -cariofileno y el aumento del camfeno (Tabla 10). El segundo eje separa al grupo de las hojas J de las SM y M (Fig. 12d). El tercer eje explica aproximadamente el 8.2% de la variación y está correlacionado con el aumento del germacreno D y la disminución del eugenol metil éter y separa el grupo de las hojas M del resto. La mayoría de la variación de la CR de los compuestos de toda la muestra (98.7%; DF1 + DF2), fue considerada por la variación entre los grupos de las hojas RE y las J (Fig. 12d, Tabla 8).

En el final de las lluvias, en las hojas del estrato inferior de la copa del árbol (Tabla 5), el L- β -pineno, (+)-cicloisotaviveno ($P < 0.01$), *p*-cimeno, 1S- α -pineno y camfeno ($P < 0.05$) separan a los grupos. En todos los compuestos, la variación encontrada en el análisis

discriminante produce 2 funciones, los dos ejes consideraron el 100% de la variación entre los grupos (Tabla 7). El primer eje explica aproximadamente el 86.3% de la variación y está representada por la disminución en la concentración del *p*-cimeno y el aumento en la concentración del L- β -pineno (Tabla 11). El primer eje discriminante, basado en las variables de forma, separa al grupo de las hojas RE de las J y las SM (Fig. 13a). El segundo eje considera el 13.7% de la variación y está correlacionado con la disminución del 1S- α -pineno y el aumento del L- β -pineno (Tabla 11). El segundo eje separa al grupo de las hojas J de las SM (Fig. 13b). La variación de la CR de los compuestos de toda la muestra (100%; DF1 + DF2), fue considerada por la variación entre los grupos de las hojas RE y las J (Fig. 13a, Tabla 11). En final de las lluvias en las hojas del estrato superior de la copa del árbol (Tabla 6), el cariofileno ($P < 0.001$), α -pineno ($P < 0.01$), 7-hexadecino y γ -sitosterol ($P < 0.05$) separan a los grupos. En todos los compuestos, la variación encontrada en el análisis discriminante produce 2 funciones, los dos ejes consideraron el 100% de la variación entre los grupos (Tabla 8). El primer eje explica aproximadamente el 82.9% de la variación y está representada por la disminución en la concentración del cariofileno y el aumento en la concentración del α -pineno (Tabla 11). El primer eje discriminante basado en las variables de forma, separa al grupo de las hojas RE de las J y las SM (Fig. 13a). El segundo eje considera aproximadamente el 17.1% de la variación y está correlacionado con la disminución del 1S- α -pineno y el aumento del eugenol metil éter (Tabla 11). El segundo eje separa al grupo de las hojas J de las SM (Fig. 13b). La variación de la CR de los compuestos de toda la muestra (100%; DF1 + DF2), fue considerada por la variación entre los grupos de las hojas RE y las J (Fig. 13a, Tabla 11).

El cociente de la suma de los eigenvalores del análisis discriminante en el estrato inferior de la copa del árbol, de la época de secas, sobre las concentraciones absoluta y relativa, indica que aproximadamente $55.38/70.42 = 78.6\%$ del total de la variación de los compuestos entre los grupos fue debida a la CR. De la época del inicio de las lluvias, sobre las mismas relaciones, indica que aproximadamente el $55.88/110.7 = 50.5\%$ del total de la variación de los compuestos entre los grupos fue debida a la CA. En la época del final de las lluvias, sobre las concentraciones relativa y absoluta, indica que aproximadamente $279.72/344.12 = 81.3\%$ del total de la variación de los compuestos entre los grupos fue debida a la CR. En el estrato superior de la copa del árbol, de la época de secas, sobre las

concentraciones absoluta y relativa, indica que aproximadamente $119.36/137.56 = 86.8\%$ del total de la variación de los compuestos entre los grupos fue debida a la CR. De la época del inicio de las lluvias, sobre las mismas relaciones, indica que el $224.62/288.15 = 78\%$ del total de la variación de los compuestos entre los grupos fue debida a la CR. En la época del final de las lluvias, sobre las concentraciones relativa y absoluta, indica que aproximadamente $185.29/189.94 = 97.6\%$ del total de la variación de los compuestos entre los grupos fue debida a la CR.

4.4 DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio no apoyan la predicción de que a mayor diversidad de metabolitos secundarios (MS) mayor protección para la planta. Este resultado es similar a lo encontrado en bosques tropicales en donde la inversión en la defensa y la proporción de daño es mayor en las hojas jóvenes (Coley y Kursar 2001). Sin embargo, en la época de secas en ambos estratos en los grupos de las hojas recién emergidas y jóvenes; y al final de las lluvias de ambos estratos en las hojas recién emergidas se pudo observar mayor diversidad de MS y menor daño (Fig. 1). Este resultado es similar a lo observado en bosques templados en los que la inversión de la defensa en las hojas es mayor donde se presentó menor daño (Coley y Kursar 2001); a pesar de que en algunas hojas recién emergidas y jóvenes si encontramos mayor diversidad y menor daño no pudimos determinar que hubiera una correlación lineal en los estudios realizados (Fig. 1). Además, encontramos que las hojas maduras tenían más daño que las hojas jóvenes; este puede ser el resultado de daño acumulado por la edad de la hoja (Fig. 1). Por el contrario, en la época de lluvias, la tasa de herbivoría es mayor en las hojas jóvenes que en las semimaduras y maduras tanto del sur como del norte, del estrato inferior; sin embargo, en la época de secas no hay diferencias entre las diferentes edades de las hojas (Fig. 4). Similar a nuestro resultado, ocurre en el bosque tropical de Chamela donde la tasa de herbivoría es mayor en la época de secas, (Filip *et al.*, 1995).

Al determinar si había variación del porcentaje de agua foliar en las tres épocas y en las diferentes edades de las hojas, encontramos que éste disminuye notoriamente de la época de secas al final de las lluvias en las hojas recién emergidas, jóvenes y semimaduras (Fig. 5); estos resultados son similares a los encontrados en un estudio en el bosque tropical

caducifolio, donde el contenido de agua foliar decrece de la época de secas al final de la época de lluvias (Filip *et al.*, 1995). Además, el análisis de ANCOVA mostró que el porcentaje de agua foliar estuvo asociado al daño causado por los herbívoros, a la edad de la hoja y al índice de diversidad de los MS al inicio de las lluvias en el estrato inferior de la copa del árbol. Estos resultados muestran que el porcentaje de agua foliar puede estar influyendo de cierta manera, sin embargo, no es un factor determinante que pudiera explicar el daño causado por los herbívoros.

Por lo tanto, investigamos la concentración de los MS en las diferentes épocas y estratos de la copa del árbol, encontramos que las mayores concentraciones se encuentran en las hojas recién emergidas y las jóvenes al inicio de las lluvias y al final de las lluvias (Fig. 9a y 9b). Este resultado concuerda con lo reportado en *Nicotiana* donde las hojas nuevas y jóvenes tienen mayor proporción de nicotina (Ohnmeiss y Baldwin, 2000); en *Grevillea* se liberó mayor cantidad de cianuro de hidrogeno en las hojas jóvenes (Lamont, 1993); en el abedul, los fenoles varían con el desarrollo de la hoja (Riipi *et al.*, 2002); hay altos niveles de alcaloides en las hojas jóvenes de *Cynoglossum* (McKey, 1974; van Dam *et al.*, 1995, 1996); en *Phaseolus*, el alto contenido de cianógenos se encuentra en las hojas jóvenes, (Ballhorn *et al.*, 2008); las hojas jóvenes de especies que emergen lentamente tienen mayor concentración de MS (Kursar y Coley 2003). Contrario a los estudios anteriores en *Umbellularia californica* la concentración de monoterpenos es mayor en las hojas maduras por lo que la intensidad de ramoneo por herbívoro mamífero es mayor en las hojas jóvenes (Goralka y Langenheim 1996); otros estudios reportan que los alcaloides fueron detectados en hojas totalmente maduras (Grijpma, 1976).

Al investigar si hubiera variaciones de los compuestos más abundantes, encontramos variación extensiva en su ontogenia, entre los individuos en la misma época y en las tres épocas; y dentro del mismo individuo en los diferentes estratos (Fig. 6, 7 y 8), esta variación extensiva se ha encontrado en coníferas y en *Populus* (Lindroth y Hwang 1996; 1997; Langenheim 2001; Donaldson *et al.* 2006). Este resultado se pudo corroborar con el análisis de medidas repetidas en las tres épocas en las tres primeras categorías de las hojas, mostrando diferencias en las diferentes épocas, en la concentración total de los compuestos y las diferentes edades de las hojas (Tabla 3). Sin embargo, cuando se tomaron en cuenta solo dos épocas pero las cuatro categorías de edad de las hojas, encontramos que

solo hay diferencias entre las edades y la interacción épocas*edad (Tabla 4); nuestros resultados concuerdan con algunos trabajos en pinos donde hay gran variación en espacio y tiempo entre poblaciones e individuos (Keefover-Ring y Linhart, 2010). En general se ha observado que la variación cuantitativa de MS se refleja por diferencias durante las estaciones en: Los compuestos fenólicos, particularmente los flavonoides en *Isocoma acradenia* (Clark y Clark, 1990), en *Eucaliptus* (Macauley y Fox, 1980) y en arbustos (Rhoades y Cates, 1976). Por otro lado, en el abedul blanco la variación cualitativa parece estar más afectada por la ontogenia (Laitinen *et al.*, 2005).

Además, pudimos observar en los compuestos más abundantes grandes variaciones entre las diferentes épocas (Fig. 9), estos cambios pudieron deberse a la gran variación entre individuos (Fig. 6, 7 y 8). Este resultado es similar a variaciones encontradas en las concentración de los compuestos en; *Eucalyptus yarraensis* (Goodger *et al.*, 2007), *Ryparosa kurrangii* (Webber y Woodrow 2008) y en otras especies de dicotiledoneas (Elger *et al.*, 2009); también en los trabajos en donde el contenido de fenoles totales es diferencial en hojas jóvenes y maduras (Crankshaw y Langenheim, 1981; van Dam *et al.*, 1996; Read *et al.*, 2003). Por lo que, no hubo patrones de cambio en la diversidad química, o en los perfiles químicos a lo largo de las etapas de maduración de las hojas que se repitieran entre los individuos. Esto contrasta con nuestras expectativas y con otros estudios donde se observan patrones de cambio direccionales en la concentración de los compuestos que son constantes entre los individuos de: menta (Burbott y Loomis, 1969; Rhoades *et al.*, 1976; Firmage e Irving, 1979), abeto (Von Rudloff, 1975), frijol de soya (Rostás y Eggert, 2008), maíz (Gouinguéné y Turlings, 2002) y algodón (Loughrin *et al.*, 1994). Hasta el momento es la primera investigación que relaciona la diversidad fitoquímica con la ontogenia foliar. La relación esperada entre la variación química foliar y el daño por herbivoría no se encontró consistentemente con la diversidad fitoquímica ni con los perfiles químicos asociados a las etapas de desarrollo de las hojas; sin embargo, hay otros estudios que han reportado los cambios de la química de la hoja con cambios con la edad (Crankshaw y Langenheim, 1981; Hall y Langenheim, 1986; van Dam *et al.*, 1995, 1996).

El aguacate Hass es un híbrido cultivado extensivamente; es muy posible que esta característica no lo haga comparable con especies que han evolucionado bajo selección

natural; la variación química foliar extensiva que encontramos en este estudio impidió el daño letal y generalizado, una manera de explicar este resultado es la hipótesis de la variación extensiva; es similar a lo encontrado en coníferas (Langenheim, 2001).

La segunda pregunta sobre si existían combinaciones específicas de metabolitos secundarios en las diferentes edades de las hojas, que afectara el ataque de herbívoros y patógenos se pudo corroborar por medio de análisis de tamaño, forma y discriminantes. Encontramos diferentes grupos de compuestos en cada una de las edades de las hojas, en los dos estratos y en las diferentes épocas. Los resultados sugieren que la mayoría de los compuestos de la mezcla tienen una relación no-lineal, o bien que la relación es neutra (Fig. 9, 10 y 11), por lo tanto, los fenotipos químicos promedio de los grupos de las diferentes edades de las hojas, deberían diferir en tamaño y forma. Esto se observó claramente en los resultados del análisis de discriminantes de las diferentes edades y las diferentes épocas (Fig. 12a, 12b, 12c, 12d, 13a y 13b). Todos los grupos se separan claramente en la gráfica de las funciones discriminantes pero no siguen un patrón. Esto sugiere que hay interacciones no lineales entre los compuestos de la mezcla, y que dependiendo de la concentración e identidad de los compuestos se obtienen diferentes efectos. Puede ser que estos grupos de compuestos estén actuando como defensa en alguna edad, o como atrayente en otra a los ataques de sus diferentes enemigos naturales; este resultado concuerda con lo reportado en especies del género *Inga* donde las defensas químicas de las hojas jóvenes son muy diversas, sugiriendo que poseen mezclas de compuestos químicos que incrementan su adecuación (Kursar *et al.*, 2009; McCall y Fordyce, 2010). Por otro lado, pequeños cambios en la concentración y la interacción de la combinación de compuestos, podría ser importante en la defensa, pues posiblemente alcanzarían niveles disuasivos (Langenheim, 1994).

Sin embargo, en plantas tolerantes a la sombra las altas concentraciones en las defensas químicas dependerán de la rapidez con la que las hojas jóvenes se expandan (Kursar y Coley 2003); esto es muy importante para la planta, pues el daño a las hojas jóvenes puede causar considerable disminución en la función de la fotosíntesis que el daño a las hojas maduras (McKey, 1974; Harper, 1989).

La función de la diversidad fitoquímica es más compleja que la riqueza de compuestos de la mezcla. Aparentemente, cada interacción entre una planta y un

consumidor estará determinada tanto por combinaciones específicas de compuestos como por sus diferentes concentraciones.

Los recursos y la defensa pueden ser claramente muy dinámicos dentro del desarrollo de las hojas, la asignación de la defensa puede variar tanto en cantidad como en el tipo, incluyendo un cambio de defensa de dominio químico a dominio mecánico, como se muestra en el presente estudio y en otros (Feeny, 1970; Lowman y Box, 1983; Coley, 1983; Hall y Langenheim, 1986; Langenheim *et al.*, 1986; van Dam *et al.*, 1995; Gleadow y Woodrow, 2000; Riipi *et al.*, 2002; Brunt *et al.*, 2006).

Estos cambios en la química como en la dureza de la hoja son a menudo igualados por cambios en los patrones de alimentación de los herbívoros (Coley, 1983; Aide, 1993; Choong, 1996). Esto no quiere decir que las defensas químicas no son efectivas, las hojas podrían ser más comidas si las defensas estuvieran ausentes; un ejemplo es *Novocastria nothofagi* (Coleoptera), que se alimenta solo de hojas jóvenes aunque en esta edad contiene mayor concentración de defensas químicas (Selman y Lowman, 1983; Brunt *et al.*, 2006).

4.5 CONCLUSIONES

- No hay correlación entre la diversidad química y el daño por herbivoría.
- Hay variación química tanto entre en los individuos de la misma época como en un mismo individuo entre las diferentes edades y épocas.
- En la concentración total de compuestos químicos hay diferencias entre edades y entre épocas. En el porcentaje de daño solo hay diferencias entre épocas.
- Las diferentes edades de las hojas del aguacate Hass son muy variables químicamente en las diferentes épocas.
- Las variaciones entre las diferentes edades de las hojas y estratos en la copa del árbol se deben principalmente a la concentración relativa (CR).
- Hay grupos de compuestos químicos que están asociados a las diferentes edades de las hojas para cada una de las épocas.

LITERATURA CITADA

- Aide T. M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology*, **74**: 455-466.
- Ballhorn D. J., Schiwy S., Jensen M. y Heil M. 2008. Quantitative variability of direct chemical defense in primary and secondary leaves of lima bean (*Phaseolus lunatus*) and consequences for a natural herbivore. *Journal of Chemical Ecology*, **34**: 1298-1301.
- Bergh B. O., Scora R. W. y Storey W. B. 1973. A comparison of leaf terpenes in *Persea* Subgenus *Persea*. *Botanical Gazette*, **134**: 130-134.
- Boecklen W. J., Mopper S. y Price P. W. 1991. Size and shape analysis of mineral resources in arroyo willow and their relation to sawfly densities. *Ecological Research*, **6**: 317-331.
- Boecklen W. J. y Price P. W. 1989. Size and shape of sawfly assemblages on arroyo willow. *Ecology*, **70**: 1463-1471.
- Brogdon J. E. 1955. Insects and mites of mangos and avocados. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*, **68**: 278-282.
- Brunt C., Read J. y Sanson G. D. 2006. Changes in resource concentration and defence during leaf development in a tough-leaved (*Nothofagus moorei*) and soft-leaved (*Toona ciliata*) species. *Oecologia*, **148**: 583-592.
- Burbott A. J. y Loomis W. D. 1969. Evidence for metabolic turnover of Monoterpenes in Peppermint. *Plant Physiology*, **44**: 173-179.
- Choong M. F. 1996. What makes a leaf tough and how this affects the pattern of *Castanopsis fissa* leaf consumption by caterpillars. *Functional Ecology*, **10**: 668-674.
- Clark L. E. y Clark W. D. 1990. Seasonal variation in leaf exudate flavonoids of *Isocoma acradenia* (Asteraceae). *Biochemical Systematics and Ecology*, **18**: 145-148.
- Coley P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, **53**: 209-233.
- Coley P. D. y Kursar T. A. 2001. Herbivoría, defensas vegetales y enemigos naturales en bosques tropicales. In A. L. Anaya, F. J. Espinosa-García, y R. Cruz-Ortega (Eds.), *Relaciones químicas entre organismos: Aspectos básicos y perspectivas de su aplicación*: 401-424. México, D.F.: Plaza y Valdés.
- Coley P. D. y Kursar T. A. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological trade-offs. In S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, y A. P. Smith (eds.), *Tropical forest plant ecophysiology*: 305-336. New York, USA: Chapman & Hall.
- Crankshaw D. R. y Langenheim J. H. 1981. Variation in terpenes and phenolics through leaf development in *Hymenaea* and its possible significance to herbivory. *Biochemical Systematics and Ecology*, **9**: 115-124.
- Donaldson J. R., Stevens M. T., Barnhill H. R. y Lindroth R. L. 2006. Age-related shifts in leaf chemistry of clonal aspen (*Populus tremuloides*). *Journal of Chemical Ecology*, **32**: 1415-1429.
- Edwards P. B., Wanjura W. J. y Brown W. V. 1993. Selective herbivory by Christmas beetles in response to intraspecific variation in Eucalyptus terpenoids. *Oecologia*, **95**: 551-557.
- Elger A., Lemoine D. G., Fenner M. y Hanley M. E. 2009. Plant ontogeny and chemical defence: older seedlings are better defended. *Oikos*, **118**: 767-773.

- Espinosa-García F. J. 2001. La diversidad de los metabolitos secundarios y la teoría de la defensa vegetal. In A. L. Anaya, F. J. Espinosa-García, y R. Cruz-Ortega (eds.), *Relaciones Químicas entre Organismos. Aspectos Básicos y Perspectivas de su Aplicación*: 231-249. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México y Plaza y Valdés.
- Feeny P. P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, **51**: 565-581.
- Filip V., Dirzo R., Maass J. M. y Sarukhán J. K. 1995. Within- and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. *Biotropica*, **27**: 78-86.
- Firmage D. H. y Irving R. 1979. Effect of development on monoterpenoid composition of *Hedeoma drummondii*. *Phytochemistry*, **18**: 1827-1829.
- Firn R. D. y Jones C. G. 2003. Natural products - A simple model to explain chemical diversity. *Natural Product Reports*, **20**: 382-391.
- Gleadow R. M. y Woodrow I. E. 2000. Temporal and spatial variation in cyanogenic glycosides in *Eucalyptus cladocalyx*. *Tree Physiology*, **20**: 591-598.
- Goodger J. Q. D., Choo T. Y. S. y Woodrow I. E. 2007. Ontogenetic and temporal trajectories of chemical defence in a cyanogenic eucalypt. *Oecologia*, **153**: 799-808.
- Goralka R. J. L. y Langenheim J. H. 1996. Implications of foliar monoterpenoid variation among ontogenetic stages of the California bay tree (*Umbellularia californica*) for deer herbivory. *Biochemical Systematics and Ecology*, **24**: 13-23.
- Gouinguéné S. P. y Turlings T. C. J. 2002. The effects of abiotic factors on induced volatile emissions in corn plants. *Plant Physiology*, **129**: 1296-1307.
- Grijpma P. 1976. Resistance of Meliaceae against the shoot borer *Hypsipyla* with particular reference to *Toona ciliata* M. J. Roem var. *australis* (F. v. Muell.) CDC. In J. Burley y B. T. Styles (eds.), *Tropical Trees: Variation, Breeding and Conservation*: 69-78. London: Linnaean Society.
- Hall G. D. y Langenheim J. H. 1986. Temporal changes in the leaf monoterpenes of *Sequoia sempervirens*. *Biochemical Systematics and Ecology*, **14**: 61-69.
- Harper J. L. 1989. The value of a leaf. *Oecologia*, **80**: 53-58.
- Haukioja E., Ossipov V., Koricheva J., Honkanen T., Larsson S. y Lempa K. 1998. Biosynthetic origin of carbon-based secondary compounds: cause of variable responses of woody plants to fertilization? *Chemoecology*, **8**: 133-139.
- Jones C. G. y Firn R. D. 1991. On the evolution of plant secondary chemical diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B.*, **333**: 273-280.
- Jones C. G. y Lawton J. H. 1991. Plant chemistry and insect species richness of British Umbellifers. *Journal of Animal Ecology*, **60**: 767-777.
- Jurik T. W. y Chabot B. F. 1986. Leaf dynamics and profitability in wild strawberries. *Oecologia*, **69**: 296-304.
- Keefover-Ring K. y Linhart Y. B. 2010. Variable chemistry and herbivory of ponderosa pine cones. *International Journal of Plant Sciences*, **171**: 293-302.
- Kursar T. A. y Coley P. D. 2003. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology*, **31**: 929-949.
- Kursar T. A., Dexter K. G., Lokvam J., Pennington R. T., Richardson J. E., Weber M. G., Murakami E. T., Drake C., McGregor R. y Coley P. D. 2009. The evolution of antiherbivore defenses and their contribution to species coexistence in the tropical tree genus *Inga*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**: 18062-18066.

- Laitinen J., Julkunen-Tiitto R., Rousi M., Heinonen J. y Tahvanainen J. 2005. Ontogeny and environment as determinants of the secondary chemistry of three species of white birch. *Journal of Chemical Ecology*, **31**: 2243-2262.
- Lambdon P. W., Hassall M., Boar R. R. y Mithen R. 2003. Asynchrony in the nitrogen and glucosinolate leaf-age profiles of *Brassica*: is this a defensive strategy against generalist herbivores? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **97**: 205-214.
- Lamont B. B. 1993. Injury-induced cyanogenesis in vegetative and reproductive parts of two *Grevillea* species and their F1 hibrid. *Annals of Botany*, **71**: 537-542.
- Langenheim J. H. 2003. Ecological roles of resins. *Plant Resins: chemistry, evolution, ecology, and ethnobotany*: 196-253. Portland, Oregon USA: Timber Press Science.
- Langenheim J. H. 2001. Contribuciones de los estudios a largo plazo a la Teoría de la Defensa Química: perspectivas con árboles resinosos de zonas templadas y tropicales. In A. L. Anaya, F. J. Espinosa-García, & R. Cruz-Ortega (Eds.), *Relaciones Químicas entre Organismos: Aspectos Básicos y Perspectivas de su Aplicación*: 251-304. México, D.F.: Plaza y Valdés, S.A. de C.V.
- Langenheim J. H. 1994. Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 1223-1280.
- Langenheim J. H. 1984. The roles of plant secondary chemicals in wet tropical ecosystems. In E. Medina, H. A. Mooney, y C. Vázquez-Yañez (eds.), *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*: 189-208. The Hague: Dr. W. Junk The Hague.
- Langenheim J. H., Macedo C. A., Ross M. K. y Stubblebine W. H. 1986. Leaf development in the tropical leguminous tree *Copaifera* in relation to microlepidopteran herbivory. *Biochemical Systematics and Ecology*, **14**: 51-59.
- Lavi U., Lahav E., Degani C. y Gazit S. 1993a. Genetics of skin color, flowering group and anise scent in avocado. *Journal of Heredity*, **84**: 82-84.
- Lavi U., Lahav E., Degani C., Gazit S. y Hillel J. 1993b. Genetic variance components and heritabilities of several avocado traits. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **118**: 400-404.
- Lindroth R. L. y Hwang S.-Y. 1997. Clonal variation in foliar chemistry of aspen: effects on gypsy moths and forest tent caterpillars. *Oecologia*, **111**: 99-108.
- Lindroth R. L. y Hwang S.-Y. 1996. Clonal variation in foliar chemistry of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.). *Biochemical Systematics and Ecology*, **24**: 357-364.
- Loughrin J. H., Manukian A., Heath R. R., Turlings T. C. J. y Tumlinson J. H. 1994. Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids by herbivore-injured cotton plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **91**: 11836-11840.
- Lowman M. D. y Box J. D. 1983. Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest trees. *Austral Ecology*, **8**: 17-25.
- Macauley B. J. y Fox L. R. 1980. Variation in total phenols and condensed tannins in *Eucalyptus*: leaf phenology and insect grazing. *Australian Journal of Ecology*, **5**: 31-35.
- McKey D. D. 1974. Adaptive patterns in alkaloid physiology. *The American Naturalist*, **108**: 305-320.
- Mhameed S., Hillel J., Lahav E., Sharon D. y Lavi U. 1995. Genetic association between DNA fingerprint fragments and loci controlling agriculturally important traits in avocado (*Persea americana* Mill.). *Euphytica*, **84**: 81-87.
- Mihaliak C. A. y Lincoln D. E. 1989. Changes in leaf mono- and sesquiterpene metabolism with nitrate availability and leaf age in *Heterotheca subaxillaris*. *Journal of Chemical Ecology*, **15**: 1579-1588.

- Mosimann J. E. 1970. Size Allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *Journal of the American Statistical Association*, **65**: 930-945.
- Mosimann J. E. y James F. C. 1979. New statistical methods for allometry with application to Florida red-winged blackbirds. *Evolution*, **33**: 444-459.
- Muzika R. M. 1993. Terpenes and phenolics in response to nitrogen fertilization: a test of the carbon/nutrient balance hypothesis. *Chemoecology*, **4**: 3-7.
- Muzika R. M. y Pregitzer K. S. 1992. Effect of nitrogen fertilization on leaf phenolic production of grand fir seedlings. *Trees*, **6**: 241-244.
- Ohnmeiss T. E. y Baldwin I. T. 2000. Optimal defense theory predicts the ontogeny of an induced nicotine defense. *Ecology*, **8**: 1765-1783.
- Read J., Gras E., Sanson G. D., Clissold F. y Brunt C. 2003. Does chemical defence decline more in developing leaves that become strong and tough at maturity? *Australian Journal of Botany*, **51**: 489-496.
- Rhoades D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In G. A. Rosenthal y D. H. Janzen (eds.), *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites*: 1-55. Boston: Academic Press.
- Rhoades D. F. y Cates R. G. 1976. In J. W. Wallace y R. L. Mansell (eds.), *Biochemical interactions between plants and insects*: 168. New York: Plenum Press.
- Rhoades D. G., Lincoln D. E. y Langenheim J. H. 1976. Preliminary studies of monoterpenoid variability in *Satureja douglasii*. *Biochemical Systematics and Ecology*, **4**: 5-12.
- Riipi M., Ossipov V., Lempa K., Haukioja E., Koricheva J., Ossipova S. y Pihlaja K. 2002. Seasonal changes in birch leaf chemistry: are there trade-offs between leaf growth and accumulation of phenolics? *Oecologia*, **130**: 380-390.
- Rincón-Hernández, C., Sánchez Pérez, J. L. y Espinosa-García, F. J. Caracterización química de los árboles de *Persea americana* Mill. var. *drymifolia* (Schltdl. & Cham.) S.F. Blake de los bancos de germoplasma INIFAP (Michoacán). Memorias del II Congreso Mexicano y Latinoamericano del Aguacate En CD, 1-7. 2005. Uruapan, Mich., México. de 17 al 21 de octubre.
- Rincón-Hernández C. A. y Espinosa-García F. J. 2008. Relationship between the phytochemical diversity in creole avocado (*Persea americana* var. *drymifolia*) leaves and the incidence of foliar gall psyllid (*Trioza anceps*). *Allelopathy Journal*, **21**: 175-182.
- Rostás M. y Eggert K. 2008. Ontogenetic and spatio-temporal patterns of induced volatiles in *Glycine max* in the light of the optimal defence hypothesis. *Chemoecology*, **18**: 29-38.
- Selman B. J. y Lowman M. D. 1983. The biology and herbivory rates of *Novacastria nothofagi* Selman (Coleoptera: Chrysomelidae), a new genus and species on *Nothofagus moorei* in Australian temperate rain forests. *Australian Journal of Zoology*, **31**: 179-191.
- Torres-Gurrola G., Montes-Henández S. y Espinosa-García F. J. 2009. Patrones de variación y distribución geográfica en fenotipos químicos foliares de *Persea americana* var. *drymifolia*. *Revista Fitotecnia Mexicana*, **32**: 19-30.
- Turner I. M. 1995. Foliar defences and habitat adversity of three woody plant communities in Singapore. *Functional Ecology*, **9**: 279-284.
- van Dam N. M., de Jong T. J., Iwasa Y. y Kubo T. 1996. Optimal distribution of defences: are plants smart investors? *Functional Ecology*, **10**: 128-136.

- van Dam N. M., Witte L., Theuring C. y Hartmann T. 1995. Distribution, biosynthesis and turnover of pyrrolizidine alkaloids in *Cynoglossum officinale*. *Phytochemistry*, **39**: 287-292.
- Von Rudloff E. 1975. Seasonal variation in the terpenes of the foliage of black spruce. *Phytochemistry*, **14**: 1695-1699.
- Webber B. L. y Woodrow I. E. 2008. Intra-plant variation in cyanogenesis and the continuum of foliar plant defense traits in the rainforest tree *Ryparosa kurrangii* (Achariaceae). *Tree Physiology*, **28**: 977-984.
- White E. E. y Nilsson J. E. 1984. Foliar terpene heritability in *Pinus contorta*. *Silvae Genetica*, **33**: 16-22.
- Yarnes C. T., Boecklen W. J. y Salminen J.-P. 2008. No simple sum: seasonal variation in tannin phenotypes and leaf-miners in hybrid oaks. *Chemoecology*, **18**: 39-51.
- Yarnes C. T., Boecklen W. J., Tuominen K. y Salminen J.-P. 2006. Defining phytochemical phenotypes: size and shape analysis of phenolic compounds in oaks (Fagaceae, *Quercus*) of the Chihuahua desert. *Canadian Journal of Botany*, **84**: 1233-1248.

4.7. AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM (POFJEG) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Proyecto 34895-V por el apoyo económico otorgado al Dr. Francisco J. Espinosa-García). Al geógrafo Jesús Fuentes Junco, por la elaboración de los mapas. A la Biól. Yolanda García, R., Biól. Ángel Bravo M. y por su ayuda técnica al M. en C. Heberto Ferreira Medina y Alberto Valencia García. Al CONACyT por la beca que otorgó a la primera autora durante sus estudios de doctorado en Ciencias Biomédicas de la UNAM.

DISCUSIÓN GENERAL

El curso de esta investigación nos permitió estudiar la diversidad fitoquímica de *Persea americana* a varios niveles, desde niveles geográficos de distribución de individuos en un banco de germoplasma, hasta niveles individuales. Gracias a ello, pudimos observar variaciones químicas entre las poblaciones y dentro de las poblaciones; además, estas variaciones también existen entre los individuos de una misma huerta; asimismo, observamos que las concentraciones de los metabolitos secundarios (MS) pueden estar distribuidas de manera diferente dependiendo de la ubicación y la orientación de las hojas en un mismo individuo.

Los capítulos que integran este trabajo aportan de diferente manera información para tratar de entender como funciona la diversidad fitoquímica en la defensa de la planta.

En el primer capítulo se incluyó información sobre todos los MS encontrados en el género *Persea*; describimos con detalle los compuestos encontrados en cada especie y la parte de la planta donde se aisló, su estructura química y la actividad biológica reportada en cada uno de ellos; con esta información nos damos cuenta que: las hojas son la parte de la planta que más se ha estudiado, y que hay compuestos secundarios que tienen diferentes actividades; encontramos que generalmente todos los compuestos volátiles tienen efectos antialimentarios, antifúngicos, antibacteriales, disuasivos de la oviposición, disuasivos de la masticación, atrayentes de los polinizadores, herbívoros y patógenos; los que atraen a los parasitoides son monoterpenos y sesquiterpenos; la actividad principal de los diterpenos encontrados es la antialimentaria; los fenoles actúan como atrayentes de los enemigos naturales de la planta.

En el segundo capítulo reportamos que en cada población existen diferentes fenotipos químicos y que el fenotipo químico promedio de cada población probablemente está determinado por su ambiente biótico particular y refleja un perfil químico adaptado a este ambiente. Los resultados muestran mosaicos geográficos de interacciones bióticas, las que a su vez pueden estar determinadas por MS (Thompson, 2005), lo que explicaría la variación en los fenotipos químicos promedio de las localidades. A escala individual, el fenotipo químico determina, en muchas ocasiones, la susceptibilidad del individuo a herbívoros y patógenos (Edwards *et al.*, 1993; Espinosa-García *et al.*, 2001; Langenheim,

2003). En la interacción aguacate criollo-*Trioza*, los árboles con más concentración de estragol tienen menos agallas foliares (Rincón-Hernández y Espinosa-García, 2008).

En el tercer capítulo, al estudiar la función de la diversidad fitoquímica en la defensa de la planta, observamos que esta diversidad es más compleja que la riqueza de compuestos de la mezcla. Aparentemente, cada interacción entre una planta y un consumidor estará determinada tanto por combinaciones específicas de compuestos como por sus diferentes concentraciones. Futuros estudios con otras especies consumidoras de *P. Americana* var. *drymifolia* ayudarán a determinar si los grupos químicos encontrados en este estudio explican también la susceptibilidad o resistencia del hospedero. Nuestro estudio sugiere que el estudio de la química foliar es importante para entender la relación ecológica entre *T. anceps* y *P. americana* var. *drymifolia*; estudios similares al nuestro se han realizado en *T. apicalis*, y determinaron que la química de la planta está relacionada con la elección del hospedero en la oviposición (Nehlin *et al.*, 1996; Valterová *et al.*, 1997).

El cuarto capítulo donde estudiamos la diversidad fitoquímica foliar en la ontogenia de la hoja, relacionada con la herbivoría, encontramos que no hay una relación lineal de la herbivoría con la diversidad fitoquímica en las diferentes edades de las hojas; por otro lado, asociamos la herbivoría con grupos de compuestos y éstos, a su vez, están relacionados con cambios en las diferentes épocas del año.

LITERATURA CITADA

- Edwards P. B., Wanjura W. J. y Brown W. V. 1993. Selective herbivory by Christmas beetles in response to intraspecific variation in Eucalyptus terpenoids. *Oecologia*, **95**: 551-557.
- Espinosa-García F.J., García-Rodríguez Y., Chávez-Zavala F., Chávez-Zavala A., Delgado G. 2001. Implicaciones de la variación en los fenotipos químicos de las poblaciones de plantas en su susceptibilidad a plagas y patógenos: el caso de *Persea americana* var. Hass. *Ier. Congreso Mexicano y Latinoamericano del Aguacate*, 46-57. Uruapan, Mich., México.
- Langenheim J. H. 1994. Higher plant terpenoids: A phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 1223-1280.
- Langenheim J. H. 2003. Ecological roles of resins, *Plant Resins: chemistry, evolution, ecology, and ethnobotany*: Portland, Oregon USA, Timber Press Science, 196-253.
- Nehlin G., Valterová I. y Borg-Karlson A.-K. 1996. Monoterpenes released from Apiaceae and the egg-laying preferences of the carrot psyllid, *Trioza apicalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **80**: 83-86.

- Rincón-Hernández C. A., y Espinosa-García F. J. 2008. Relationship between the phytochemical diversity in creole avocado (*Persea americana* var. *drymifolia*) leaves and the incidence of foliar gall psyllid (*Trioza anceps*). *Allelopathy Journal*. **21**: 175-182.
- Thompson J. N. 2005. Local Adaptation I. Geographic Selection Mosaics, *The Geographic Mosaic of Coevolution: USA*, The University of Chicago, 50-71.
- Valterová I., Nehlin G. y Borg-Karlson A.-K. 1997. Host plant chemistry and preferences in egg-laying *Trioza apicalis* (Homoptera, Psylloidea). *Biochemical Systematics and Ecology*, **25**: 477-491.