

Las Plantas Tóxicas como Respuesta Evolutiva a la Herbivoría: Una Visión Ecológica y Veterinaria

Toxic Plants as an Evolutionary Response to Herbivory: an Ecological and Veterinary Perspective

Juan F. Micheloud 

Consejo Nacional de investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET). Facultad de Ciencias Agrarias y Veterinarias, Universidad Católica de Salta. Área de Salud Animal “Dr. Bernardo J. Carrillo” IIACS -CIAP -Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), RN 68 Km 172 (A4403), Cerrillos, Salta, Argentina. micheloud.juan@inta.gob.ar

RESUMEN

Las intoxicaciones por plantas constituyen una causa importante de pérdidas productivas en los sistemas ganaderos de todo el mundo. Tradicionalmente, estas enfermedades han sido estudiadas desde una perspectiva toxicológica, centrada en la identificación de principios tóxicos, mecanismos de acción y lesiones asociadas. Sin embargo, la producción de compuestos tóxicos por parte de las plantas puede interpretarse como el resultado de una prolongada historia evolutiva de interacción con los herbívoros. Debido a su naturaleza sésil, las plantas no pueden escapar físicamente del consumo y han desarrollado numerosas estrategias destinadas a disminuir el daño ocasionado por animales fitófagos. Estas estrategias incluyen mecanismos de resistencia mecánica, defensas químicas, asociaciones simbióticas con microorganismos y mecanismos de escape espacial y temporal. En este contexto, las toxinas vegetales representan una de las herramientas defensivas más sofisticadas desarrolladas por las plantas durante la evolución. El presente trabajo revisa las principales estrategias adaptativas de las plantas frente a la herbivoría, analizando el papel de la toxicidad vegetal como una respuesta evolutiva y discutiendo sus implicancias en la salud animal y la producción ganadera en Sudamérica.

Palabras clave: Herbivoría; Ganadería; Intoxicaciones; Metabolitos secundarios; Plantas tóxicas.

ABSTRACT

The issue of plant poisoning is a major cause of economic loss for the global livestock industry, with significant economic implications. Conventionally, these diseases have been the focus of research from a toxicological perspective, with the identification of toxic compounds, mechanisms of action, and associated lesions being the primary areas of investigation. However, the synthesis of toxic compounds by plants can be interpreted as the result of a prolonged evolutionary history of interaction with herbivores. Due to their sessile nature, plants are unable to physically escape being consumed and have developed numerous strategies aimed at minimizing the damage caused by herbivorous animals. These strategies encompass mechanical resistance mechanisms, chemical defences, symbiotic associations with microorganisms, and mechanisms of spatial and temporal escape. In this context, it is evident that plant toxins represent a highly sophisticated defensive mechanism that has been developed by plants throughout the course of evolution. The present study reviews the main adaptive strategies of plants against herbivory, analysing the role of plant toxicity as an evolutionary response and discussing its implications for animal health and livestock production in South America.

Keywords: Herbivory; Intoxication; Livestock Farming; Poisonous Plants; Secondary Metabolites.

Micheloud, J. (2026). Las Plantas Tóxicas como Respuesta Evolutiva a la Herbivoría: Una Visión Ecológica y Veterinaria. Revista Ciencias Naturales 4(1), 58-65.

Recibido: 10/3/2026

Aceptado: 29/6/2026

Publicado: 1/8/2026

Editor: Ricardo Alonso



INTRODUCCIÓN

La herbivoría constituye una de las interacciones ecológicas más importantes de los ecosistemas terrestres. Desde la aparición de los primeros vertebrados herbívoros, las plantas han estado sometidas a una intensa presión selectiva derivada del consumo de sus tejidos vegetativos y reproductivos. Debido a que las plantas carecen de capacidad de desplazamiento, la selección natural favoreció la aparición de mecanismos capaces de reducir el impacto del consumo por parte de los herbívoros (Coley *et al.*, 1985; Strauss & Agrawal, 1999).

Actualmente se reconoce que las respuestas adaptativas de las plantas frente a la herbivoría pueden agruparse en dos grandes estrategias: resistencia y tolerancia. La resistencia incluye mecanismos destinados a reducir el daño causado por los herbívoros, mientras que la tolerancia comprende aquellas estrategias que permiten a la planta sobrevivir y reproducirse a pesar del daño que ocasiona su consumo (Rosenthal & Kotanen, 1994; Strauss & Agrawal, 1999; Stowe *et al.*, 2000).

Dentro de las estrategias de resistencia pueden reconocerse tres grandes grupos:

defensas mecánicas, defensas químicas y defensas mediadas por asociaciones simbióticas. Por otra parte, algunas especies vegetales han desarrollado mecanismos de escape evolutivo espacial y temporal que disminuyen la probabilidad de interacción con los consumidores (Rosenthal & Kotanen, 1994; Karban & Baldwin, 1997)

Desde una perspectiva evolutiva, las intoxicaciones observadas en animales domésticos representan una consecuencia accidental de mecanismos defensivos que surgieron millones de años antes de la domesticación de bovinos, ovinos, caprinos y equinos. Muchos de los compuestos responsables de las intoxicaciones actuales evolucionaron originalmente como mecanismos de defensa contra herbívoros e insectos, actuando mediante la reducción de la palatabilidad, la digestibilidad o la aptitud biológica de los consumidores (Fraenkel, 1959; Rosenthal & Janzen, 1979; Bernays & Chapman, 1994). Comprender las plantas tóxicas dentro de este contexto permite integrar conceptos de ecología evolutiva, fisiología vegetal y medicina veterinaria. Todos los mecanismos antes citados son expuestos en Fig. 1.

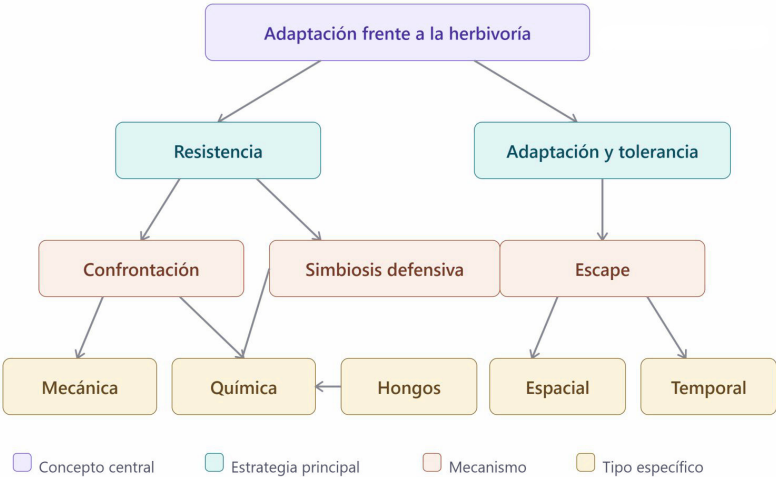


Figura 1. Representación esquemática de las principales estrategias evolutivas desarrolladas por las plantas frente a la herbivoría. Las respuestas incluyen mecanismos de resistencia (defensas mecánicas, químicas y simbiosis defensivas con hongos endófitos) y mecanismos de adaptación y tolerancia basados en el escape espacial y temporal. La producción de metabolitos tóxicos constituye una de las estrategias defensivas más importantes dentro de las defensas químicas. (adaptado de Azorin & Gómez, 2008).

Escape evolutivo

Una alternativa evolutiva para reducir los efectos de la herbivoría no consiste en resistir ni tolerar el daño ocasionado por los consumidores, sino simplemente evitar su ocurrencia. Esta estrategia, denominada escape, comprende un conjunto de mecanismos mediante los cuales las plantas disminuyen la probabilidad de exposición a los herbívoros, reduciendo así la necesidad de invertir recursos en defensas mecánicas, químicas o fisiológicas. Las plantas no enfrentan directamente a los consumidores, sino que minimizan las oportunidades de contacto con ellos mediante modificaciones espaciales, temporales o ecológicas de su historia de vida. Diversos autores consideran al escape como una de las estrategias fundamentales dentro del espectro de respuestas evolutivas frente a la herbivoría (Strauss & Agrawal, 1999).

El escape espacial ocurre cuando las plantas ocupan ambientes donde la presión de consumo resulta naturalmente reducida debido a limitaciones físicas que dificultan el acceso de los herbívoros. Estas especies suelen desarrollarse en afloramientos rocosos, acantilados, paredes verticales, grietas profundas o ambientes extremos donde la presencia de consumidores es escasa. En estos casos, la localización espacial funciona como una barrera defensiva efectiva, disminuyendo significativamente la frecuencia de daño. Desde una perspectiva evolutiva, este mecanismo permite que ciertas especies mantengan niveles relativamente bajos de inversión en defensas estructurales o químicas, ya que el propio hábitat reduce el riesgo de consumo (Hay, 1984). Un ejemplo ilustrativo corresponde a diversas especies rupícolas que crecen en fisuras de paredes rocosas casi verticales, donde la presión de herbivoría resulta extremadamente baja. En estas situaciones, la localización espacial puede funcionar como una defensa tan efectiva como las espinas o los metabolitos tóxicos.

Por otra parte, el escape temporal consiste en modificar la fenología de la planta para reducir la superposición con los períodos de

máxima actividad de los herbívoros. Mediante esta estrategia, las especies ajustan el momento de germinación, crecimiento vegetativo, floración, fructificación o dispersión de semillas de manera que las etapas más vulnerables de su ciclo biológico ocurran cuando la presión de consumo es menor. Muchas plantas anuales completan rápidamente su desarrollo durante breves períodos favorables, mientras que otras permanecen en estado de latencia durante las estaciones en las que la actividad de los consumidores alcanza sus niveles más elevados. Esta separación temporal entre planta y herbívoro disminuye significativamente la probabilidad de daño y constituye una estrategia particularmente eficiente en ecosistemas con marcada estacionalidad climática (Strauss & Agrawal, 1999).

Diversos estudios han demostrado que los cambios fenológicos pueden evolucionar como respuesta directa a la presión de herbivoría. En algunas especies, la floración temprana permite escapar al daño ocasionado por herbívoros florales, incrementando el éxito reproductivo de aquellos individuos que completan su reproducción antes del período de máxima actividad de los consumidores (Kawagoe & Kudoh, 2010).

En ecosistemas sometidos a movimientos migratorios de grandes herbívoros, el escape temporal adquiere especial relevancia. En las sabanas africanas, donde las migraciones estacionales de ñúes (*Connochaetes sp.*) generan períodos alternantes de intensa y baja presión de pastoreo, numerosas especies vegetales sincronizan su crecimiento y reproducción con los momentos de ausencia de las grandes manadas. De esta manera, logran completar etapas críticas de su ciclo biológico antes de la llegada de los herbívoros o durante períodos en que la presión de consumo disminuye considerablemente. Este desacople fenológico constituye una de las formas más sofisticadas de adaptación frente a la herbivoría, ya que permite reducir el daño sin necesidad de desarrollar mecanismos defensivos costosos (Sinclair & Norton-Griffiths, 1979; McNaughton, 1985).

Los mecanismos de escape espacial y temporal demuestran que la evolución de las defensas vegetales no depende exclusivamente de la producción de estructuras protectoras o compuestos tóxicos. En numerosos casos, evitar el encuentro con los herbívoros puede resultar tan efectivo como resistirlos, constituyendo una estrategia adaptativa que ha contribuido de manera significativa a la diversificación ecológica y evolutiva de las plantas terrestres (Stowe *et al.*, 2000).

Confrontación mecánica

Dentro de las estrategias de resistencia, las defensas mecánicas constituyen una de las formas más antiguas y ampliamente distribuidas de protección frente a la herbivoría. Espinas, aguijones, tricomas, hojas coriáceas, tejidos altamente lignificados y cutículas engrosadas actúan como barreras físicas que dificultan el consumo o reducen la palatabilidad de los tejidos vegetales (Hanley & Lamont, 2005). Estas estructuras pueden disminuir la eficiencia de alimentación de los herbívoros, incrementar el tiempo necesario para consumir los tejidos o incluso provocar lesiones directas en los consumidores que en ocasiones pueden derivar en problemas sanitarios (Riet Correa *et al.*, 2024). Aunque el desarrollo de estas estructuras implica una inversión energética considerable durante su formación, una vez establecidas suelen representar una estrategia relativamente eficiente desde el punto de vista metabólico, especialmente frente a herbívoros de gran tamaño (Hanley *et al.*, 2007).

Sin embargo, las defensas mecánicas presentan limitaciones. Muchos herbívoros han desarrollado adaptaciones morfológicas o conductuales que les permiten superar estas barreras, generando una dinámica coevolutiva en la cual las innovaciones defensivas de las plantas son seguidas por respuestas adaptativas de los consumidores (Herms & Mattson, 1992).

Confrontación química

Las defensas químicas representan proba-

blemente la estrategia más diversa y exitosa desarrollada por las plantas para reducir la herbivoría. Actualmente se conocen decenas de miles de metabolitos secundarios distribuidos entre los distintos linajes vegetales, muchos de los cuales poseen propiedades tóxicas, repelentes o antinutricionales para insectos y vertebrados herbívoros (Fraenkel, 1959; Wink, 2003). Estos compuestos incluyen alcaloides, terpenoides, glucósidos, compuestos fenólicos, aminoácidos no proteicos y una amplia variedad de metabolitos de naturaleza diversa. Sin embargo, pese a los importantes avances en fitoquímica, en numerosas especies tóxicas de importancia veterinaria el o los principios tóxicos responsables de la enfermedad aún permanecen sin identificarse.

Los metabolitos secundarios ejercen sus efectos mediante mecanismos fisiopatológicos muy diversos. Algunos interfieren con la neurotransmisión y producen alteraciones neurológicas; otros afectan el metabolismo energético, la digestión, la absorción de nutrientes, la función hepática o la reproducción. Cuando las concentraciones alcanzadas en los tejidos vegetales son suficientemente elevadas, estos compuestos pueden provocar cuadros clínicos graves e incluso la muerte de los animales que los consumen. Esta extraordinaria diversidad estructural y funcional constituye uno de los ejemplos clásicos de la denominada carrera armamentista evolutiva entre plantas y herbívoros, en la cual cada innovación defensiva selecciona adaptaciones compensatorias en los consumidores (Ehrlich & Raven, 1964; Rosenthal & Berenbaum, 1992).

Desde el punto de vista veterinario resulta útil distinguir entre especies intrínsecamente tóxicas, cuyos metabolitos se encuentran presentes de manera relativamente constante, y especies cuya toxicidad es circunstancial o inducida, dependiendo de factores ambientales, fisiológicos o de manejo. Entre las primeras pueden citarse *Cestrum parqui* (Fig. 2A) y *Pascalía glauca*, mientras que otras especies, como *Sorghum* sp. (Fig. 2B), sólo adquieren importancia toxicológica cuando acumulan concentraciones elevadas



Figura 2. Ejemplos de especies vegetales que emplean defensas químicas como estrategia de resistencia frente a la herbivoría. **A.** *Cestrum parqui*, especie que sintetiza compuestos hepatotóxicos responsables de intoxicaciones agudas en animales domésticos. **B.** *Sorghum* sp., gramínea que acumula glucósidos cianogénicos (durrina), los cuales liberan ácido cianhídrico tras el daño tisular y actúan como un mecanismo de defensa frente a los herbívoros.

de glucósidos cianogénicos capaces de liberar ácido cianhídrico, o cuando determinadas condiciones agronómicas favorecen la acumulación de nitratos y nitritos.

Simbiosis defensivas y producción de toxinas

Las plantas no siempre sintetizan directamente todos los compuestos responsables de su defensa química. En numerosos casos, la resistencia frente a la herbivoría depende de asociaciones simbióticas con microorganismos

productores de metabolitos bioactivos, fenómeno conocido como simbiosis defensiva. El ejemplo mejor estudiado corresponde a las gramíneas infectadas por hongos endófitos del género *Epichloë* (anteriormente incluidos en *Neotyphodium*), cuya transmisión ocurre principalmente a través de las semillas. Estos endófitos producen una amplia variedad de alcaloides, entre ellos lolitremos, ergoalcaloides, lolinas y peramina, que incrementan la resistencia de las plantas frente a insectos y mamíferos herbívoros,

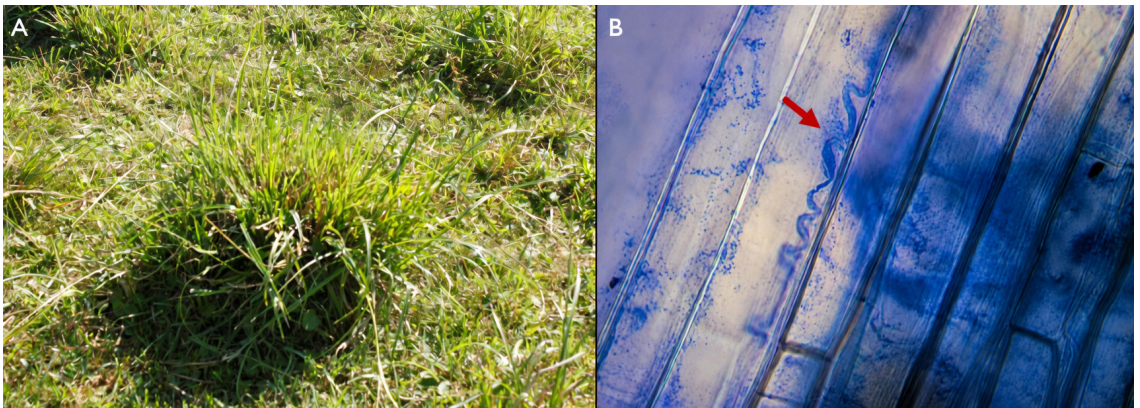


Figura 3. Ejemplo de una estrategia de resistencia mediada por simbiosis defensiva. **A.** *Festuca arundinacea*. **B.** Hifa intercelular de *Epichloë coenophiala* (flecha) observada en tejido foliar. El endófito vive en asociación mutualista con la gramínea y sintetiza alcaloides que incrementan la resistencia de la planta frente a la herbivoría. En sistemas ganaderos, estos mismos compuestos pueden ser responsables de la toxicosis por festuca (*fescue toxicosis*) en los animales que consumen plantas infectadas.

proporcionando ventajas adaptativas tanto para la gramínea hospedadora como para el hongo simbiote (Clay & Schardl, 2002; Schardl *et al.*, 2004). Un ejemplo paradigmático es *Festuca arundinacea* (Fig. 3A) infectada por *Epichloë coenophiala* (Fig. 3B), asociación mutualista en la que el endófito sintetiza principalmente ergocalcoides que producen toxicidad en los herbívoros y aumenta la tolerancia de la planta frente a diversos factores de estrés. Desde el punto de vista veterinario, esta interacción es responsable de la festucosis (*fescue toxicosis*), una de las intoxicaciones asociadas a endófitos más importantes a nivel mundial (Riet-Correa *et al.*, 2023). De manera similar, la asociación entre *Lolium perenne* y *Epichloë festucae* var. *lolii* origina la producción de lolitremo B, responsable del ryegrass staggers, demostrando que en estos sistemas la toxicidad vegetal es consecuencia de una simbiosis evolutiva y no de metabolitos sintetizados por la planta propiamente dicha (Riet-Correa *et al.*, 2023).

Un caso aún más complejo corresponde a la intoxicación por *Lolium rigidum* (Annual Ryegrass Toxicity, ARGT) (Fig. 4). En este sistema intervienen simultáneamente la gramínea hospedadora, un nematodo formador de agallas (*Anguina funesta*), una bacteria (*Rathayibacter toxicus*) que coloniza dicho nematodo y produce las corynetoxinas, responsables finales del cuadro clínico. Este ejemplo constituye uno de los sistemas de toxicidad vegetal más complejos conocidos, al involucrar una interacción entre planta, nematodo y bacteria (Murray *et al.*, 2017).

DISCUSIÓN

La evolución de las defensas vegetales constituye uno de los procesos coevolutivos mejor documentados en biología y proporciona el marco conceptual necesario para comprender la mayoría de las intoxicaciones por plantas observadas en los animales domésticos. Las estrategias de escape, resistencia mecánica,

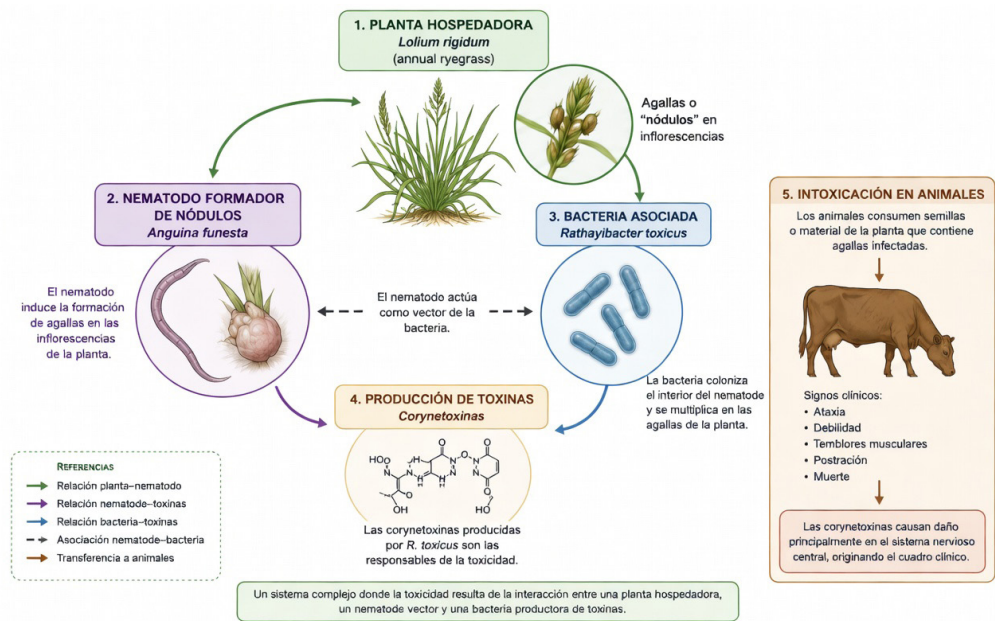


Figura 4. Representación esquemática de la toxicidad de *Ryegrass anual*, es uno de los ejemplos más complejos de toxicidad vegetal descritos en la naturaleza. La interacción involucra una gramínea hospedadora (*Lolium rigidum*), el nematodo formador de nódulos *Anguina funesta* y la bacteria *Rathayibacter toxicus*, que es transportada por el nematodo y coloniza las agallas de la planta. En este microambiente, la bacteria produce corynetoxinas, responsables del cuadro tóxico que desarrollan los animales tras consumir semillas o inflorescencias infectadas. Este sistema constituye un ejemplo de interacción multitrófica, en la que la toxicidad no depende de un metabolito sintetizado por la planta, sino de la asociación entre la planta hospedadora, un nematodo vector y una bacteria toxigénica. Adaptado de Murray *et al.* 2017.

resistencia química y simbiosis defensivas no representan mecanismos independientes, sino respuestas adaptativas que han evolucionado bajo diferentes presiones selectivas y que, en numerosas especies, actúan de manera simultánea (Herms & Mattson, 1992; Strauss & Agrawal, 1999).

Desde una perspectiva evolutiva, la producción de metabolitos secundarios no debe interpretarse como una estrategia dirigida específicamente contra el ganado doméstico. Por el contrario, estos compuestos surgieron millones de años antes de la domesticación de los rumiantes actuales y fueron seleccionados por su capacidad para reducir el daño ocasionado por insectos, mamíferos silvestres y otros consumidores. Las intoxicaciones que actualmente afectan a bovinos, ovinos, caprinos y equinos constituyen, en consecuencia, un efecto colateral de mecanismos defensivos originalmente dirigidos hacia otros herbívoros (Fraenkel, 1959; Ehrlich & Raven, 1964; Rosenthal & Berenbaum, 1992).

Otro aspecto relevante es que la toxicidad vegetal no representa una característica fija e invariable. En numerosas especies, la concentración de metabolitos secundarios se modifica en respuesta a condiciones ambientales, estado fenológico, disponibilidad hídrica, fertilización, temperatura o presión de herbivoría. Del mismo modo, algunas plantas sólo adquieren importancia toxicológica bajo determinadas circunstancias, como ocurre con la acumulación de nitratos durante períodos de sequía seguidos de lluvias, o con el incremento de glucósidos cianogénicos en especies de *Sorghum* bajo condiciones de estrés. Estos ejemplos demuestran que el riesgo toxicológico depende tanto de la biología de la planta como de las condiciones ecológicas en las cuales ocurre el pastoreo (Bryant *et al.*, 1983; Wink, 2003).

Durante las últimas décadas también se ha modificado profundamente el concepto clásico de planta tóxica. Actualmente se reconoce que numerosas intoxicaciones dependen de asociaciones simbióticas con microorganismos productores de metabolitos bioactivos. Los

sistemas formados por gramíneas y hongos endófitos del género *Epichloë*, así como la producción de swainsonina por hongos endofíticos asociados a especies de *Ipomoea* y otros géneros, demuestran que la toxicidad puede emerger de interacciones biológicas complejas más que del metabolismo vegetal exclusivamente (Clay & Schardl, 2002; Schardl *et al.*, 2004; Cook *et al.*, 2014). De manera aún más notable, la intoxicación por *Lolium rigidum* involucra simultáneamente una planta hospedadora, un nematodo y una bacteria productora de corynetoxinas, constituyendo uno de los ejemplos más sofisticados de interacción multitrófica conocidos en toxicología veterinaria.

Desde el punto de vista aplicado, interpretar las plantas tóxicas como el resultado de procesos evolutivos permite comprender por qué las intoxicaciones presentan una marcada variabilidad geográfica, estacional e incluso interanual. Asimismo, explica la existencia de importantes diferencias de susceptibilidad entre especies animales, razas e individuos, consecuencia tanto de adaptaciones fisiológicas de los herbívoros como de variaciones en la composición química de las plantas. Este enfoque integrador adquiere particular importancia en Sudamérica, donde la elevada diversidad florística y la coexistencia de múltiples ecosistemas generan una extraordinaria variedad de plantas tóxicas, muchas de las cuales aún poseen mecanismos de acción o principios tóxicos insuficientemente conocidos (Riet-Correa *et al.*, 2024).

Finalmente, la integración entre ecología evolutiva, fisiología vegetal, microbiología y medicina veterinaria ofrece nuevas oportunidades para comprender la patogenia de numerosas intoxicaciones, mejorar las estrategias preventivas e identificar factores de riesgo que no pueden explicarse únicamente desde la presencia o ausencia de una determinada especie vegetal. En este contexto, el estudio de las defensas vegetales deja de ser un aspecto exclusivamente botánico para convertirse en un componente central de la toxicología veterinaria moderna.

CONCLUSIONES

Las plantas han desarrollado una extraordinaria diversidad de estrategias destinadas a reducir la herbivoría, incluyendo mecanismos de escape, defensas mecánicas, metabolitos secundarios y asociaciones simbióticas con microorganismos productores de toxinas. Estas estrategias representan el resultado de millones de años de coevolución entre plantas y herbívoros y constituyen la base biológica de la mayoría de las intoxicaciones vegetales que afectan actualmente a los animales domésticos.

El conocimiento de estos procesos permite interpretar las enfermedades producidas por plantas tóxicas dentro de un contexto ecológico y evolutivo más amplio, facilitando la comprensión de la variabilidad observada en la presentación clínica, la distribución geográfica y los factores predisponentes de las intoxicaciones. Asimismo, el reconocimiento de que numerosos principios tóxicos son sintetizados por microorganismos simbióticos ha modificado profundamente la visión tradicional de las plantas tóxicas y abre nuevas líneas de investigación sobre la interacción entre plantas, microorganismos y herbívoros.

En medicina veterinaria, integrar estos conceptos resulta esencial para mejorar el diagnóstico, desarrollar estrategias preventivas más eficaces y comprender la dinámica de las intoxicaciones en los sistemas pastoriles. El estudio de las defensas vegetales constituye, por lo tanto, un puente entre la ecología evolutiva y la patología veterinaria, proporcionando un marco conceptual sólido para interpretar las enfermedades tóxicas de los animales de producción.

REFERENCIAS

- Ali, J. G., & Agrawal, A. A. (2012). Predator-prey interactions: a plant's perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(9), 503-512.
- Azorín A., J. y D. Gómez G. 2008. Estrategias de las plantas frente al consumo de los herbívoros. pp. 189-203. In: F. Fillat, R. García-González, D. Gómez & R. Reiné (eds.). *Pastos del Pirineo*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid, España.
- Bernays, E. A., & Chapman, R. F. (1994). *Host-Plant Selection by Phytophagous Insects*. New York: Chapman & Hall. <https://doi.org/10.1007/b102508>
- Bryant, J. P., Chapin, F. S. III, & Klein, D. R. (1983). Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 40(3), 357-368. <https://doi.org/10.2307/3544308>
- Carmona, D., Lortie, C. J., & Aubin, I. (2011). The role of plant physical defenses in herbivory. *Plant Ecology*, 212(1), 37-48.
- Clay, K., & Schardl, C. L. (2002). Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. *The American Naturalist*, 160(Suppl. 4), S99-S127. <https://doi.org/10.1086/342161>
- Coley, P. D., Bryant, J. P., & Chapin, F. S. III. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230(4728), 895-899.
- Cook, D., Gardner, D. R., & Pfister, J. A. (2014). Swainsonine-containing plants and their relationship to endophytic fungi. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 62(30), 7326-7334. <https://doi.org/10.1021/jf5016734>
- Ehrlich, P. R., & Raven, P. H. (1964). Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution*, 18(4), 586-608. <https://doi.org/10.2307/2406212>
- Fraenkel, G. S. (1959). The raison d'être of secondary plant substances. *Science*, 129, 1466-1470. <https://doi.org/10.1126/science.129.3361.1466>
- Hanley, M. E., & Lamont, B. B. (2005). The role of plant mechanical defenses in herbivory. *Oecologia*, 144(4), 479-491. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0247-1>
- Hanley, M. E., & Lamont, B. B. (2005). The role of plant mechanical defenses in herbivory. *Oecologia*, 144(4), 479-491.
- Hay, M. E. (1984). Predictable spatial escapes from herbivory: How do these affect the evolution of herbivore resistance in tropical marine communities? *Oecologia*, 64, 396-407. <https://doi.org/10.1007/BF00379138>
- Harms, D. A., & Mattson, W. J. (1992). The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, 67(3), 283-335. <https://doi.org/10.1086/417659>
- Karban, R., & Baldwin, I. T. (1997). *Induced Responses to Herbivory*. Chicago: University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780> <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1709-y226424972.001.0001>

- Kawagoe, T., & Kudoh, H. (2010). Escape from floral herbivory by early flowering in *Arabidopsis halleri* subsp. *gemmifera*. *Oecologia*, 164, 713-720. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1709-y>
- McNaughton, S. J. (1985). Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs*, 55, 259-294. <https://doi.org/10.2307/1942578>
- Murray, T. D., Schroeder, B. K., Schneider, W. L., Luster, D. G., Sechler, A., Rogers, E. E., & Subbotin, S. A. (2017). *Rathayibacter toxicus*, other *Rathayibacter* species inducing bacterial head blight of grasses, and the potential for livestock poisonings. *Phytopathology*, 107(7), 804-815.
- Núñez-Farfán, J., Fornoni, J., & Valverde, P. L. (2007). The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 541-566. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095822>
- Rosenthal, G. A., & Berenbaum, M. R. (Eds.). (1992). *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites* (2nd ed.). Academic Press. San Diego.
- Rosenthal, G. A., & Janzen, D. H. (Eds.). (1979). *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. New York: Academic Press.
- Rosenthal, J. P., & Kotanen, P. M. (1994). Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(4), 145-148. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90180-5](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90180-5)
- Saikkonen, K., Young, C. A., Helander, M., & Schardl, C. L. (2016). Endophytic *Epichloë* species and their grass hosts: From evolution to applications. *Plant Molecular Biology*, 90, 665-675. <https://doi.org/10.1007/s11103-015-0399-6>
- Schardl, C. L., Leuchtman, A., & Spiering, M. J. (2004). Symbioses of grasses with seedborne fungal endophytes. *Annual Review of Plant Biology*, 55, 315-340. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141735>
- Sinclair, A. R. E., & Norton-Griffiths, M. (1979). *Serengeti: Dynamics of an Ecosystem*. University of Chicago Press.
- Stowe, K. A., Marquis, R. J., Hochwender, C. G., & Simms, E. L. (2000). The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 565-595. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.565>
- Strauss, S. Y., & Agrawal, A. A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(5), 179-185. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01576-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01576-6)
- Wink M (2003). Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective. *Phytochemistry*. 64(1):3-19. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(03\)00300-5](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(03)00300-5)