



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

**“Ecología de la interacción tritrófica *Datura  
stramonium* – *Trichobaris* sp. - parasitoides”**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

**HERNÁNDEZ CUMPLIDO JOHNATTAN**

Tutor principal: Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli

**MÉXICO, D. F.**

**2009**



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.

## **Agradecimientos**

Este trabajo se llevo a cabo gracias al apoyo de beca de maestría otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al posgrado en Ciencias Biológicas. La investigación fue financiada con fondos del proyecto SEP-CONACYT 81490, el cual lleva como titulo “Evolución de la defensa en plantas en contra de sus enemigos naturales“

Al doctor y gran amigo Juan Fornoni por llevarme por este camino de la ciencia y por darme las armas necesarias para lograr los objetivos de la maestría y de la vida.

Gracias a los miembros del comité tutorial Dr. Juan Núñez-Farfán, Dr. Ignacio Castellanos Sturemark, Dr. Pedro Luis Valverde y Dra. Karina Boege Paré por todos sus aportes y comentarios a esta investigación.

A Ana Banana por compartir estos dos años con todo su cariño y comprensión, solo que a veces las rutas cambian y los caminos se separan.

A mis amigos y compañeros del cubículo de LIPA: Etzel, Diego, Lupita, Luz, Carlitos e Ixchel y a todos los que ayudaron en mis colectas: Emilia, Cube y Carlos David.

A los miembros de los laboratorios LIPA y LGEyE: Mariana Abarca, Angie, Betsa, Fersita, Jessicota, Pau, Memo, Laura Lorena, Mariana, Pili, Lilo, Rosalinda, Rubén, Iván y a todos los que en alguna forma ayudaron en mi vagar por el Instituto de Ecología.

A la Familia Hernández de Jesús con sus múltiples integrantes (con todo y muñecos) pero con mención especial a mi Tía (mamá) María, que aunque yo caiga ella siempre esta para ayudarme.

A la Familia Cumplido con una mención a parte a la Tía Lulú y a las enseñanzas del abuelo Rafa.

A mi carnal Omar por contarme tantos cuentos y hacer que mi vida sea más fácil con las enseñanzas que aprendimos desde pequeños y a mis abuelos Félix y Marciana por todo lo que hicieron por mí y aunque ya no estén conmigo siempre los recuerdo.

Finalmente y sin olvidar, a dos personas especiales, sin las cuales no estaría aquí: a María Elena alias “la mamá” por ser un soporte en este camino, por sus consejos, sus regaños, comidas, sus apapachos, por tolerarme y quererme. Y por otro lado a Pedro, mi padre por darme un gran ejemplo de lo que no se debe hacer en la vida y por enseñarme a ser humilde cuando me equivoco.

La libertad es el derecho que tienen las personas de actuar libremente, pensar  
y hablar sin hipocresía.

(José Martí)

"Pero para esta época, 1836 a 1839, yo había comenzado a ver, gradualmente,  
que el Viejo Testamento, desde su manifiesta falsa historia del mundo, con su  
Torre de Babel, el arco iris de señal, etc., etc., y desde atribuirle a Dios los  
sentimientos de un tirano vengativo, no era más de confiar que los libros  
sagrados de los hindúes o las creencias de cualquier bárbaro".

(Charles Darwin)

## Indice

Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción.....	4
Material y Métodos	
Sistema de estudio .....	9
Protocolo de campo.....	10
Toma de datos.....	10
Análisis de datos.....	11
Resultados.....	14
Patrones geográficos.....	15
Discusión.....	26
Referencias bibliograficas.....	33

## Resumen

Hochberg & van Baalen (1998) propusieron que la intensidad de la coevolución antagonista a nivel poblacional está directamente relacionada con la productividad de la especie víctima, se predice que las poblaciones de la especie víctima que muestren un alto potencial para crecimiento poblacional, el efecto de la depredación sobre su dinámica poblacional y su evolución será más intenso. Esto generaría “hot” y “cold spots” coevolutivos determinados por la variación en la productividad de las víctimas. Además, se esperaría que la resistencia de la víctima estuviese correlacionada con la variación en la intensidad de presión de selección del consumidor. Sin embargo, si el crecimiento de los depredadores es condicionado por sus enemigos naturales, el efecto negativo del depredador sobre la víctima no debería estar determinado solo por la productividad de esta. Por lo tanto el primer nivel podría determinar lo que ocurre en los niveles tróficos adyacentes, es decir, áreas con altos niveles de productividad para el primer nivel trófico podrían constituir “hot spots” multiespecíficos.

El objetivo de este estudio fue aportar evidencia para explicar las causas y consecuencias de la variación geográfica en la presencia de “cold” y “hot spots” en un sistema tritrófico, primero, describiendo la variación espacio-temporal de las interacciones, buscar las relaciones entre los caracteres que median la interacción y finalmente ver si existen correlaciones entre estos caracteres y el ambiente físico.

Se encontró evidencia de variación en la productividad de *D. stramonium*, en la probabilidad de infección por *Trichobaris* sp. y en la resistencia de la planta a su consumidor. Las productividades presentaron correlaciones significativas a dos niveles (planta-*Trichobaris* sp. y *Trichobaris* sp.-parasitoide). Se analizaron dos colectas hechas en diferentes años y se encontró que las plantas del 2007 presentaron mayor resistencia a comparación de las de 1997, sin embargo esta diferencia no fue significativa. Las variables abióticas tuvieron altas correlaciones solo con la probabilidad de infección por *Trichobaris* sp. Estos resultados sugieren que las productividades están unidas por las cadenas tróficas al menos a tres niveles tróficos, por esta razón esta aproximación podría ser usada para predecir “hot” y “cold spots” en las interacciones a nivel de escalas geográficas y temporales.

## Abstract

Hochberg and van Baleen (1998) suggested that the intensity of antagonistic coevolution at the population level is directly related to the productivity of the victim specie, their model predicts that in those populations of the victim species which show a greater potential for population growth, the effect of predation on their population dynamics and their evolution will be more intense. This would generate the presence of coevolutionary "hot" and "cold spots" determined by geographical variation in the productivity of the species. Furthermore, we would expect that the resistance of the victim were positively correlated with variation in the intensity of selection pressure from the consumer. However, if the population's predator growth is conditioned by their natural enemies, the negative effect of the predator on the victim couldn't be determined solely by the victim's productivity. The productivity of the first level may determine the results in the trophic levels above; we would expect an effect of trophic cascade on the intensity of the interactions in multitrophic systems. In this regard, the areas of higher productivity for lower trophic levels could constitute multispecific "hot spots". The aim of our study was to find evidence to explain causes and consequences of the geographic variation in the presence of "cold" and "hot spots" in the antagonist interaction in a tritrophic system, first describing the geographic and temporal variation of the interactions, second, find the relationships between the traits under interaction and finally want if exist correlations between the traits under interaction and environmental variables.

We found geographic variation in the productivity of the plants, in the probability of infection and in the resistance of the host (plant) against the seed predator, but not in the fruit production along 32 populations in Central Mexico. The productivity was highly correlated at two levels (1<sup>st</sup>-2<sup>nd</sup> and 2<sup>nd</sup>-3<sup>rd</sup>), however the parasitism had differences between environments and the resistance of the plant against the seed predator was correlated with the consumption of seeds. We compared two years of plant resistance and we found significant differences, the resistance was stronger in 2007 than 1997. The abiotic variables have higher correlations only with the probability of infection. This result suggest that the productivities could be linked for the

trophic chains, at least at three trophic levels, for these reason this approach could be used to predict “cold” and “hot spots” in the interactions along geographic and temporary scales.



## Introducción

La historia de la evolución y biodiversidad es fundamentalmente la historia evolutiva de las interacciones (Thompson 1999). La variación geográfica en la dinámica ecológica de las interacciones a nivel poblacional ha constituido la materia prima para el desarrollo de la teoría del mosaico geográfico coevolutivo (TMGC) (Thompson 1994, 1997, 1999, 2005). Esta teoría propone que la dinámica coevolutiva de las interacciones bióticas está determinada por tres procesos a) variación geográfica en la presencia de “hot” y “cold spots” (los cuales se dan cuando los caracteres que están involucrados en la interacción entre dos especies y por lo tanto la coevolución es más intensa en algunas comunidades (hot spot) y menos intensa o ausente en otras (cold spots)), b) presencia de un mosaico de selección en las interacciones (es decir, que las poblaciones difieren en el valor selectivo de los caracteres involucrados en la interacción) y c) mezcla de caracteres, es decir, que la estructura metapoblacional de las especies que interactúan condiciona la evolución de los caracteres involucrados en la interacción (Thompson 1994, 1997, 2005). La TMGC predice que estos tres procesos en conjunto explican la ocurrencia de tres patrones ecológicos: (1) variación entre poblaciones en los caracteres que median las interacciones, (2) variación entre poblaciones en los niveles de adaptación local recíproca entre especies, y (3) que sólo algunos de los caracteres involucrados en la interacción serían favorecidos a nivel de especie (Thompson 2005). Dado que estos patrones también pueden ser originados por otros factores, además de los propuestos por la TMGC, para poner a prueba la

teoría es necesario examinar los procesos involucrados en la generación de los patrones predichos por la misma (Gomulkiewicz *et al.* 2007).

En los últimos años se ha acumulado un número importante de estudios que han determinado la presencia de mosaicos de selección (Nuismer *et al.* 1999, Gomulkiewicz *et al.* 2000, Hochberg *et al.* 2000, Nuismer *et al.* 2000, Toju & Sota 2006 Brodie *et al.* 2007), y caracterizado la estructura metapoblacional de las interacciones a nivel geográfico. Estos se han llevado a cabo en una amplia gama de interacciones, incluyendo parásitos y hospederos (Lively 1999, Lively & Dybdahl 2000), parasitoides y hospederos (Kraaijeveld & Godfray 1999), patógenos y plantas (Burdon & Thrall 1999), competidores (Radtkey *et al.* 1997), depredadores de semillas y plantas (Benkman *et al.* 2001) y polinizadores o parásitos de flores y plantas (Thompson & Cunningham 2001).

Sin embargo, las causas relacionadas con la presencia / ausencia de “hot” y “cold spots” están menos entendidas y cuentan con menor evidencia empírica (Gomulkiewicz *et al.* 2007). En principio, para identificar estos puntos es necesario estimar la intensidad de la selección recíproca entre las poblaciones de las especies que interactúan (Brodie *et al.* 2002, Zangerl & Berenbaum 2003, Laine 2006). La variación en la intensidad de las interacciones puede depender de: a) que las especies no compartan todo el rango de distribución (Benkman *et al.* 2001, Nuismer *et al.* 2003.), b) que el contexto comunitario varíe (Benkman *et al.* 2001), o c) las variaciones del ambiente abiótico afecten la dinámica del proceso coevolutivo (Hochberg & van Baalen 1998). A diferencia de las dos primeras posibles causas, existe poca evidencia

empírica sobre los efectos del ambiente físico en la intensidad de las interacciones (Gomulkiewicz *et al.* 2007).

Hochberg y van Baalen (1998) propusieron mediante un modelo teórico que la intensidad de la coevolución antagonista a nivel poblacional está relacionada directamente con la productividad de la especie víctima (abundancia de individuos de la especie víctima (Oates *et al.* 1983, Kraaijeveld & Goodfray 1997). En particular, en el modelo se predice que en aquellas poblaciones de la especie víctima que presenten un mayor potencial de crecimiento poblacional (ambientes con menor limitación de recursos para la víctima (Polis & Strong 1996)), el efecto de la depredación sobre su dinámica poblacional y evolución será más intenso (Rudgers & Whitney 2006). Es decir, la presión de selección ejercida por el consumidor sobre la víctima será más fuerte en zonas con mayor abundancia de ésta última. Esto a su vez generaría la presencia de “hot” y “cold spots” coevolutivos determinados por la variación geográfica en la productividad de la especie víctima. Por otro lado, se esperaría que la resistencia de la víctima estuviera positivamente correlacionada con la intensidad de la presión de selección del consumidor. Esta predicción asume que los niveles de consumo del depredador sobre la víctima podrían ser predecibles en el tiempo para generar un patrón resultante de la respuesta evolutiva de la víctima.

Por otro lado, si el crecimiento de la población de la especie depredadora está fuertemente condicionada por sus enemigos naturales (patógenos, parásitos, parasitoides), el efecto negativo del depredador no estaría determinado exclusivamente por la productividad de la víctima. El modelo de Hochberg y van Baalen (1998) no considera explícitamente que la abundancia de la especie

explotadora puede estar condicionada por sus enemigos naturales (e.g. depredadores, parasitoides, parásitos, etc.). Además, la evidencia empírica que los autores del modelo utilizan para apoyar sus predicciones, no considera el efecto de los niveles tróficos adyacentes (depredadores en este caso), debido a que su impacto sobre los depredadores fue no aparente (Burdon *et al.* 1983, Burdon *et al.* 1989, Kraijveed & Godfray 1997). Dado que la productividad del primer nivel trófico puede determinar tanto la productividad del segundo nivel como del tercer nivel trófico (Polis & Strong 1996, Chase 2003), se esperaría un efecto de cascada trófica sobre la intensidad de las interacciones de los sistemas multitróficos (Polis 1992, Polis & Strong 1996, Chase 2000, Oksanen & Oksanen 2000) debido a que la productividad de los niveles tróficos basales pueden condicionar la abundancia y distribución de los niveles tróficos superiores (Power 1992, Shurin & Seabloom 2005, Borer *et al.* 2006, ). En este sentido, las zonas de mayor productividad para los niveles tróficos inferiores podrían constituir “hot spots” multiespecíficos debido a que la biomasa de las plantas podría incrementarse en presencia de los depredadores de sus herbívoros, lo cual a su vez promovería que los herbívoros estuvieran sujetos a una mayor presión de selección de ambos lados, por un lado las plantas (bottom-up) y por otro sus depredadores o enemigos naturales (top-down) (Borer *et al.* 2006, Polis *et al.* 2000).

Actualmente el modelo ha sido validado parcialmente, ya que solo existe evidencia de que en gradientes latitudinales (Burdon *et al.* 1983, Burdon *et al.* 1989, Kraijveed & Godfray 1997) los niveles de resistencia de la especie víctima frente a sus enemigos naturales incrementan a medida que el ambiente es más benigno para la víctima (lo que se refleja en tamaños poblacionales mayores). Sin embargo, existe

relativamente poca evidencia sobre la relación entre la abundancia (productividad) de la especie víctima en la cadena trófica y el consumo (infección) de los niveles tróficos adyacentes (Oksanen *et al.* 1981, Borer *et al.* 2006) que sea útil para poner a prueba explícitamente el modelo.

El propósito de este estudio es aportar evidencia de campo que ayude a entender las causas y consecuencias de la variación geográfica en la presencia de “hot” y “cold spots” en interacciones antagonistas dentro de un sistema multitrófico. El estudio se llevó a cabo utilizando un sistema tritrófico planta -depredador de semillas – parasitoide, con el que se plantearon los siguientes objetivos particulares: 1) Describir la variación geográfica espacial en la producción de frutos de la planta, la probabilidad de infestación por el depredador de semillas pre-dispersión, la probabilidad de parasitoidismo, y los niveles de resistencia de la planta frente al depredador de semillas, 2) Describir la variación temporal en los niveles de consumo del depredador de semillas pre-dispersión sobre su planta hospedero, 3) Determinar la relación entre los niveles de consumo del nivel trófico superior (parasitoides) y el tamaño poblacional del nivel trófico inferior (plantas), 4) Examinar si la variación geográfica en la intensidad del consumo se relaciona positivamente con la resistencia de la víctima, y 5) Evaluar el posible efecto de las variables del ambiente físico (altitud, precipitación y temperatura, las cuales se ha demostrado que pueden tener un efecto sobre la productividad (Gahal *et al.* 2007)) sobre los patrones de variación en los atributos involucrados en las interacciones (planta-herbívoro y herbívoro parasitoides).

## Material y Métodos

### *Sistema de estudio*

*Datura stramonium* L. (Solanaceae), es una herbácea anual que se distribuye en zonas templadas y subtropicales de Norteamérica (Avery *et al.* 1959, Weaver & Warwick 1984) en sitios perturbados y/o donde la vegetación ha sido removida. Es consumida por al menos tres especies de insectos que la utilizan como parte básica de su dieta. Dos folívoros: *Lema trilineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) (Kogan & Goeden 1970, Peterson & Dively 1981, Núñez-Farfán 1995) y *Epitrix* sp. (Coleoptera: Chrysomelidae) (Núñez-Farfán & Dirzo 1994) y un depredador de semillas pre-dispersión *Trichobaris* sp. (Coleoptera: Curculionidae). Peterson & Dively (1981), encontraron que *L. trilineata* reduce la biomasa de *D. stramonium*, así como el número de semillas hasta un 44%. *Epitrix* sp. puede ocasionar daño foliar del 25% y también reduce la producción de semillas (Fornoni *et al.* 2003). Las larvas de *Trichobaris* sp. se encuentran dentro de los frutos, se alimentan de semillas en desarrollo y pueden llegar a consumir el 100% de las semillas de los frutos (obs. pers.). Los huevos son depositados en las corolas y ovarios fertilizados de *D. stramonium* (Cuda & Burke 1985). Las larvas se desarrollan dentro del fruto consumiendo semillas y los adultos empiezan a emerger cuando la planta comienza a madurar sus frutos. Todos los estadios larvales de *Trichobaris* sp. se completan dentro de los frutos y coinciden con el tiempo generacional de la planta (Cabrales 1991). Estudios de invernadero y observaciones en campo han detectado que las larvas de *Trichobaris* sp. sirven como hospedero para avispas endoparasitoides, las cuales fueron identificadas como una especie nueva del género *Nealiolus* (Calchicidae: Hymenoptera). Esta avispa oviposita las larvas de *Trichobaris* sp. cuando

se están desarrollando dentro de los frutos de *D. stramonium*.

### *Protocolo de campo*

Se colectaron todos los frutos de 879 plantas agrupadas en 32 poblaciones, de cada localidad se seleccionaron al azar 30 individuos reproductivos. Cuando la población presentaba menos de treinta individuos reproductivos se colectaron todos los que estuvieran disponibles. El promedio de plantas colectadas por población fue de 27.46 con un rango de variación que va de 17 a 30 plantas. Las poblaciones se distribuyen en el centro de México y fueron colectadas durante septiembre y octubre del año 2007. Las colectas se realizaron en todo el rango de hábitats y condiciones ambientales bajo las cuales esta especie se distribuye, procurando que las plantas hubieran terminado el periodo de floración para asegurar que la estimación de la producción de frutos estuviera lo menos sesgada posible por diferencia en los patrones fenológicos entre poblaciones (Avery *et al.* 1959, Weaver & Warwick 1984, Núñez-Farfán 1991) (Tabla 1). Las poblaciones muestreadas fueron colectadas en sitios perturbados aledaños a tres tipos de vegetación: matorral xerófilo, bosque de pino-encino y selva baja caducifolia (Rzedowsky 1991).

### *Toma de datos*

En cada población se tomaron los siguientes datos para cada planta: (1) altura hasta la última bifurcación, (2) número de ramificaciones y (3) el número total de frutos. A todos los frutos se les midió el largo y el ancho con un vernier Mitutoyo 0.1 mm precisión. Posteriormente se abrieron y se les contabilizó: (1) el número de semillas, (2) el número

de individuos del depredador de semillas pre-dispersión *Trichobaris* sp. y (3) el número de individuos del endoparásitoide *Nealiolus* sp. Los frutos colectados fueron guardados durante dos meses y puestos en bolsas de papel de manera individual para asegurar que los depredadores de semillas y los endoparásitoides terminaran su desarrollo y así poder cuantificar la abundancia de cada uno. Estudios previos determinaron que los parásitoides solo infectan a una larva del depredador de semillas pre-dispersión.

### *Análisis de datos*

El número total de frutos de las plantas colectadas de cada población se utilizó como un estimador de la productividad de *D. stramonium* considerando que la cantidad de recursos disponibles para las poblaciones de la especie consumidora depende esencialmente del número de frutos totales producidos por la población del hospedero. La abundancia de *Trichobaris* sp. por población se utilizó como un estimador de su productividad. La magnitud del consumo del depredador de semillas a nivel individual y poblacional se estimó mediante la proporción de frutos infestados por el depredador de semillas a nivel individual y por población. Para cuatro de las poblaciones muestreadas en el año 2007 se complementó la base de datos con estimaciones del año 1997 de los niveles de consumo de *Trichobaris* sp. obtenidas de la misma manera que en el presente estudio (Valverde, datos no publicados). Estos datos fueron utilizados para examinar la variación temporal en los niveles de consumo (resistencia) del depredador de semillas. La productividad del depredador de semillas pre-dispersión se estimó mediante su abundancia y los niveles de consumo sobre éste se estimaron por población como la probabilidad de ser parasitado por su



endoparasitoide (modelo logístico).

El número total de frutos por planta, la proporción de frutos con *Trichobaris* sp., la proporción de *Trichobaris* sp. parasitados por planta, y la resistencia de la planta a *Trichobaris* sp. se analizó por tipo de vegetación (matorral xerófilo, selva baja caducifolia y bosque de pino-encino).

Debido a que el volumen del fruto no es alterado por la presencia de *Trichobaris* sp. y que éste guarda una relación lineal con el número de semillas (semillas/fruto =  $0.026 (\text{Largo} \times \text{ancho}^2)$ ;  $r^2 = 0.98$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 35$ ; Fornoni *et al.* 2003), se calculó el número de semillas esperadas por fruto de acuerdo con su volumen. El número de semillas observadas y esperadas para todos los frutos de cada planta y población fue utilizada para estimar la resistencia al depredador de semillas a ambos niveles por planta y por población. El cociente del número de semillas observadas entre el número de semillas esperadas se utilizó como un estimador de la resistencia de *D. stramonium* contra el depredador de semillas ( $1 - (\text{número de semillas observadas} / \text{número de semillas esperadas})$ ).

Dado que la interacción tritrófica se observó en tres diferentes comunidades vegetales (bosque de pino-encino, matorral xerófilo y selva baja caducifolia), el efecto del ambiente fue incluido en los análisis para determinar las relaciones entre la abundancia de la víctima y la intensidad del consumo del depredador para ambos niveles tróficos. Para todas las variables de las interacciones se realizaron análisis de covarianza (ANCOVAs) en los cuales el ambiente fue incluido al analizar la relación entre la intensidad del consumo del depredador de semillas y la resistencia de su planta hospedero. El mismo análisis se utilizó para explorar la posible relación entre la

resistencia de *D. stramonium* en contra de su depredador de semillas. La variación temporal en los niveles de consumo del depredador de semillas se analizaron mediante un análisis de varianza de dos vías, cuyos efectos fueron el año (1997 vs. 2007), la población (Teotihuacan, Patria Nueva, Ticumán y Zirahuén), y la interacción entre ambos. A la variable de respuesta (proporción de frutos infestados por planta) se le aplicó la transformación arcoseno  $\sqrt{x}$  para mejorar su normalidad.

Para cada población se obtuvieron los valores de precipitación anual, temperatura media anual y altitud (García 1988). El cociente entre la temperatura y la precipitación media anual conocido como índice de LANG (Burman & Pochop 1994) se utilizó como un indicador del potencial de evapotranspiración de cada población. Dada la ausencia de un efecto fuerte de la comunidad vegetal sobre las variables de respuesta (ver Resultados) se examinó la posible relación entre las variables del ambiente físico. Para estos análisis se hicieron regresiones lineales entre las variables ambientales: índice de LANG, para la precipitación media anual y para la altitud (msnm) y las variables involucradas en la interacción. Todos los análisis estadísticos fueron hechos con el programa estadístico JMP v. 7.0 (SAS 2008).

## Resultados

La producción total de frutos por población no difirió significativamente entre los tres tipos de vegetación muestreados ( $F_{2,30} = 0.36$ ,  $P = 0.695$ ). En cuatro poblaciones no se observó la presencia de *Trichobaris* sp. (Tabla 1). La abundancia del depredador de semillas fue significativamente más alta en el matorral xerófilo seguido por el bosque de pino-encino y la selva baja caducifolia respectivamente ( $F_{2,26} = 3.40$ ,  $P = 0.048$ ). El mismo patrón se detectó para la proporción de frutos infestados por *Trichobaris* sp. (Matorral xerófilo  $\bar{x} = 0.8144$ , bosque de pino encino  $\bar{x} = 0.5038$  y selva baja caducifolia  $\bar{x} = 0.3525$ ) (Tabla 2, Fig. 1A) y la proporción de parasitoidismo (Tabla 2, Fig. 1B). La proporción de frutos infestados por *Trichobaris* sp. más baja se registró en la población de Iguala (0.066) y la más alta en Teotihuacan (1.00) (Tabla 1). Sin embargo, la proporción más baja de parasitoidismo se registró en Tzin Tzun Tzan (0.033) y la más alta en Teotihuacan (0.9). Estos análisis indicaron que las poblaciones de matorral xerófilo parecen estar expuestas a una mayor presión por el consumo de semillas por el depredador de semillas. La resistencia al depredador de semillas fue similar entre los tipos de vegetación (Tabla 2). El valor más bajo se observó en Zirahuén (0.85) y el más alto en Valsequillo (0.99).

Los resultados del análisis de varianza para el consumo del depredador de semillas entre años, población y su interacción indicaron un efecto significativo solo para las poblaciones y la interacción (Tabla 3). En particular, las plantas en el 2007 indicaron una reducción promedio del 9 % en el nivel de consumo respecto al promedio registrado para 1997 aunque la diferencia no resultó estadísticamente

significativa. El efecto significativo de la población indicó diferencias en los niveles promedio de consumo. La interacción año por población indicó que la magnitud con la que se expresa el consumo entre poblaciones puede diferir entre años (Tabla 3). En particular, la población de Teotihuacan presentó niveles de consumo significativamente mayores en el 2007 respecto a los de 1997, mientras que la población de Zirahuén presentó un patrón inverso (Fig. 2).

### *Patrones geográficos*

Los análisis de variación geográfica utilizando los valores poblacionales indicaron la presencia de una relación lineal positiva significativa entre el estimador de la abundancia de recursos del hospedero (número de frutos totales por población de *D. stramonium*) y la proporción de frutos infestados por el depredador de semillas *Trichobaris* sp. ( $r= 0.26$ ,  $P=0.0476$ ) (Fig. 3., Tabla 2). También se detectó una relación positiva entre la abundancia del segundo nivel trófico (número de *Trichobaris* sp. por población) y la proporción de individuos parasitados por el tercer nivel trófico ( $r =0.68$ ,  $P<0.0001$ ) (Fig. 3B, Tabla 2). No se detectó una asociación entre la producción de frutos de la planta y la proporción de parasitoidismo por el tercer nivel trófico ( $r =0.17$ ,  $P=0.2861$ ). La resistencia de *D. stramonium* al depredador de semillas pre-dispersión *Trichobaris* sp. se relacionó significativamente con la proporción de frutos infestados (Tabla 2,  $r =0.92$ ,  $P<0.0001$ ) (Fig. 4), indicando que las poblaciones con mayores niveles de consumo de semillas expresaron los niveles más altos de resistencia.

Para todas las variables involucradas en la interacción, los análisis para evaluar la relación con el ambiente físico detectaron una relación lineal positiva significativa solo con la intensidad de evapotranspiración (índice de LANG) y la altitud con la proporción de plantas infestadas por el depredador de semillas pre-dispersión *Trichobaris* sp. (LANG:  $r=-0.83$ ,  $P<0.0001$  (Fig. 5A), Altitud  $r=0.80$ ,  $P<0.0001$  (Fig. 5B) No así para la precipitación media anual por sitio. Este resultado indica que la intensidad de la depredación de semillas esta correlacionada con las condiciones del ambiente físico (temperatura, precipitación y altitud). Para las otras variables de la interacción, no se detectó ningún efecto significativo de las variables del ambiente físico.

**Tabla. 1:** Sitios de estudio con sus respectivos tamaños poblacionales (en paréntesis), componentes ambientales, tipos de vegetación (BPE: Bosque de Pino Encino, MX, Matorral Xerófilo y SBC: Selva Baja Caducifolia), porcentaje de herbivoría, de *Trichobaris* sp (proporción de frutos infestados por planta), % de infestación por los parasitoides *Nealiolus* sp, y la mosca endoparasitoide.

	Poblaciones	N (tamaño poblacional)	Tipo de vegetación	Latitud (W)	Longitud (N)	LANG (°C/mm)	Altitud (msnm)	(%) Herbivoría	<i>Trichobaris</i> (%) PFIP	<i>Nealiolus</i> (% parasitoidismo)	Producción de frutos
1	Morelia	30 (66)	BPE	-101.19	19.7	44.33	1951	30.44	76.66	7.07	144
2	Cd. Hidalgo	30 (70)	BPE	-100.55	19.7	49.82	2000	4.05	56.66	22.58	138
3	Moroleón	30 (69)	SBC	-101.31	20.03	38.92	1808	18.90	56.66	0.37	182
4	Janitzio	30 (36)	BPE	101.6	19.51	61.10	2140	13.20	40.00	0.00	85
5	Zirahuén	30 (70)	BPE	-101.91	19.43	75.28	2174	25.34	6.66	75.00	90
6	Tzin Tzun	30 (48)	BPE	-101.58	19.63	61.10	2050	51.80	26.66	7.57	68
7	Omitlan	30 (29)	BPE	-98.64	20.16	67.85	1900	14.82	90.00	6.05	140
8	Tlaxiaca	21 (21)	MX	-98.86	20.08	44.66	2340	13.06	95.23	13.34	95
9	P. Nueva	24 (24)	MX	-98.96	20.38	34.37	2040	20.43	63.33	25.55	83
10	Ixmiquilpan	23 (23)	MX	-99.21	20.48	19.66	1700	11.47	65.21	16.03	77
11	Tula	30 (55)	MX	-99.35	20.05	39.71	2020	37.24	86.66	16.03	81
12	Ajacuba	29 (43)	MX	-99.11	20.08	28.85	2180	48.69	73.33	13.85	94
13	Actopan	30 (35)	MX	-98.94	20.29	48.97	2520	27.24	83.33	0.00	86
14	Zacatlan	30 (61)	MX	-97.85	19.83	73.43	2059	11.75	16.66	23.07	214
15	Acatzingo	30 (50)	MX	-97.78	19.32	40.48	2160	24.42	76.66	9.90	163
16	Atlixco	29 (29)	MX	-98.42	18.98	48.97	1840	34.15	82.75	19.53	130
17	Esperanza	30 (48)	MX	-97.37	18.85	59.77	2278	37.51	83.33	6.52	117
18	Valsequillo	27 (27)	MX	-98.11	18.91	49.75	2209	41.52	66.66	13.31	180
19	Teotihuacan	30 (100)	MX	-98.86	19.68	37.80	2294	51.59	100.00	12.50	207
20	Polotitlan	7 (7)	MX	-99.64	20.11	46.42	2350	19.99	85.71	31.00	32
21	Pedregal	30(80)	MX	-99.19	19.32	55.17	2200	30.64	41.37	0.00	110
22	Yautepec	11(11)	SBC	-90.06	18.88	41.66	1750	27.46	0.00	0.00	30
23	Ticumán	29(29)	SBC	-99.20	18.86	35.74	1210	31.47	37.93	76.92	103
24	Xochipala	28(28)	SBC	-99.24	17.18	75.01	945	54.37	39.28	29.31	104
25	Taxco	30(30)	SBC	-99.66	18.5	66.37	1582	30.26	56.66	20.00	206
26	Tixtla	29(29)	SBC	-99	17.5	32.90	1735	10.01	89.65	13.39	179
27	Coatepec	19(19)	BPE	-96.96	19.45	101.36	2000	9.96	0.00	0.00	42
28	Jalapa	30(30)	BPE	-96.91	19.53	83.83	1200	13.84	0.00	0.00	78
29	Perote	29(29)	BPE	-97.25	19.56	41.38	1460	19.72	72.41	0.58	75
30	Jalancingo	30(30)	MX	-97.3	19.80	146.00	2400	21.08	3.33	60.99	116
31	Guitzuco	30(57)	SBC	-99.08	18.49	69.47	1944	12.35	0.00	0.00	58
32	Tequexquitla	23(30)	SBC	-97.65	19.31	37.43	1320	29.67	95.65	13.31	106
33	Iguala	30(30)	SBC	-99.48	18.21	36.66	731	31.72	6.66	0.00	113

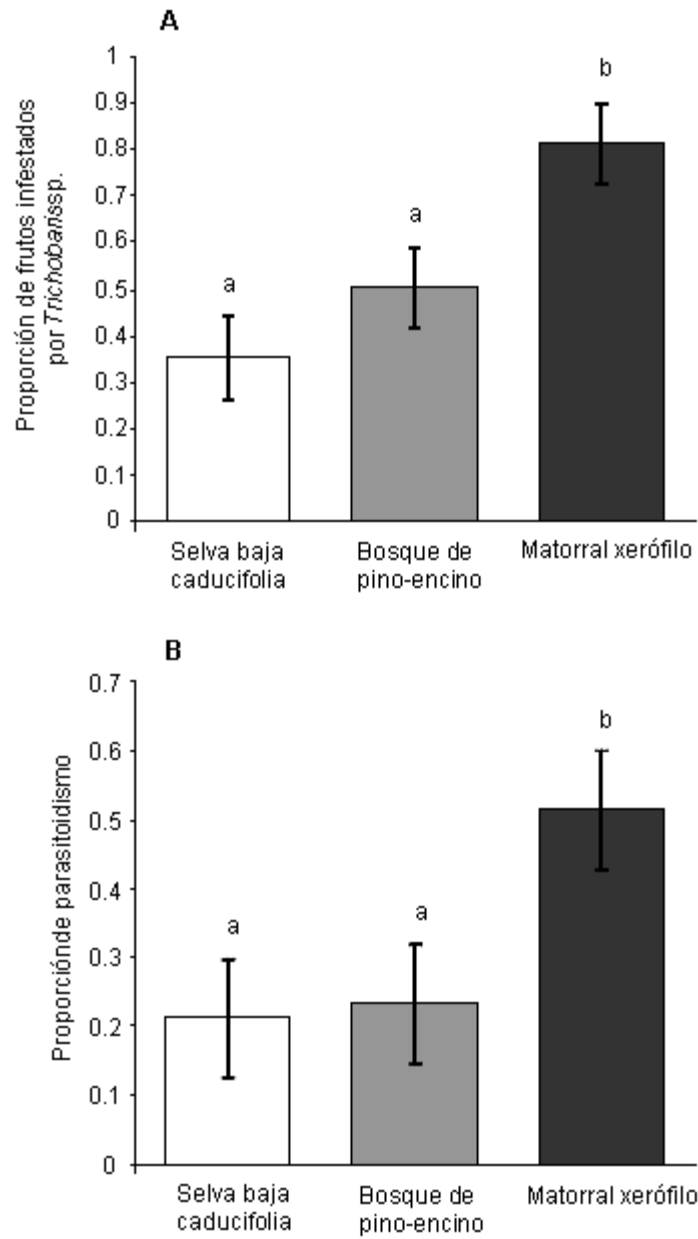
**Tabla 2.** Resultados de los análisis de covarianza para las variables involucradas en las interacciones en el sistema tritrófico (estimadas a nivel poblacional) *Datura stramonium*-*Trichobaris* sp.-*Nealiolus* sp. NFT: número de frutos totales por población. Las probabilidades menores a 0.05 están indicadas en negritas. g.l.: grados de libertad del numerador y denominador respectivamente.

Variables y Fuentes de Variación	g.l.	F	P
<b>Infestación por <i>Trichobaris</i> sp.</b>			
Vegetación	2,32	8.83	<b>0.0011</b>
NFT	2,32	5.72	<b>0.0240</b>
NFT × Vegetación	2,32	0.17	0.3152
<b>Parasitoidismo</b>			
Vegetación	2,27	1.51	0.2383
Abundancia de <i>Trichobaris</i>	2,27	16.40	<b>0.0004</b>
Abundancia de <i>Trichobaris</i> × Vegetación	2,27	0.28	0.7517
NFT	2,27	0.17	0.2861
<b>Resistencia de <i>D. stramonium</i></b>			
Vegetación	2,28	1.68	0.2069
Abundancia de <i>Trichobaris</i>	2,28	12.40	<b>0.0018</b>
Abundancia de <i>Trichobaris</i> × Vegetación	2,28	1.53	0.2375

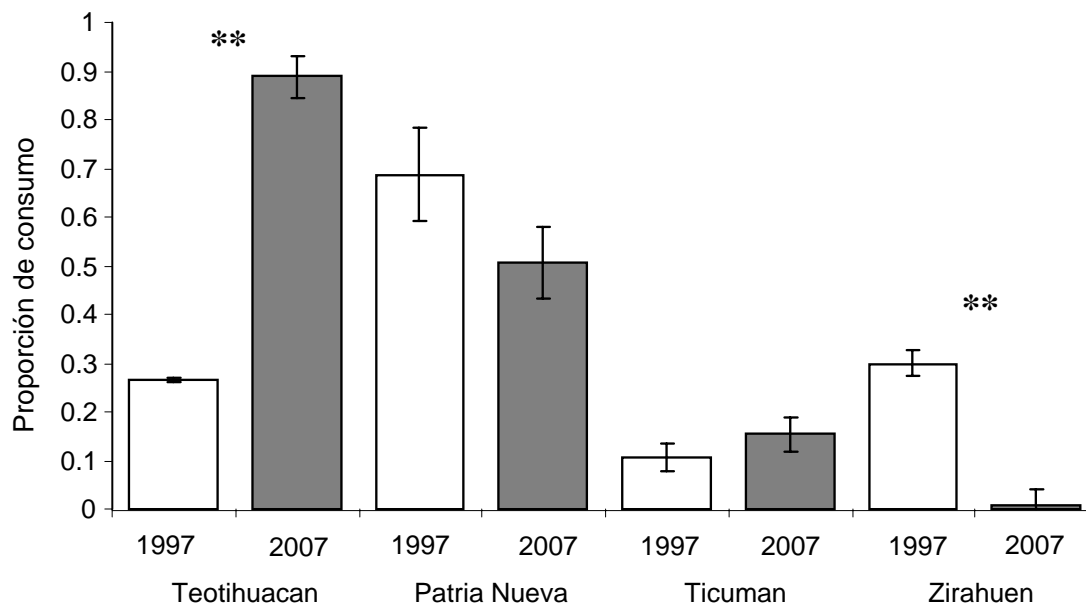
**Tabla 3.** Resultados del análisis de varianza sobre los niveles de consumo del depredador de semillas pre-dispersión sobre su planta hospedero *Datura stramonium* para cuatro poblaciones en dos años de colecta (1997 y 2007).

Fuente de variación	g.l.	SC	<i>F</i>	<i>P</i>
Año	1	0.004	0.03	0.86
Población	3	21.999	53.92	<b>&lt;0.0001</b>
Año × Población	3	15.042	36.87	<b>&lt;0.0001</b>
Error	234	31.820		

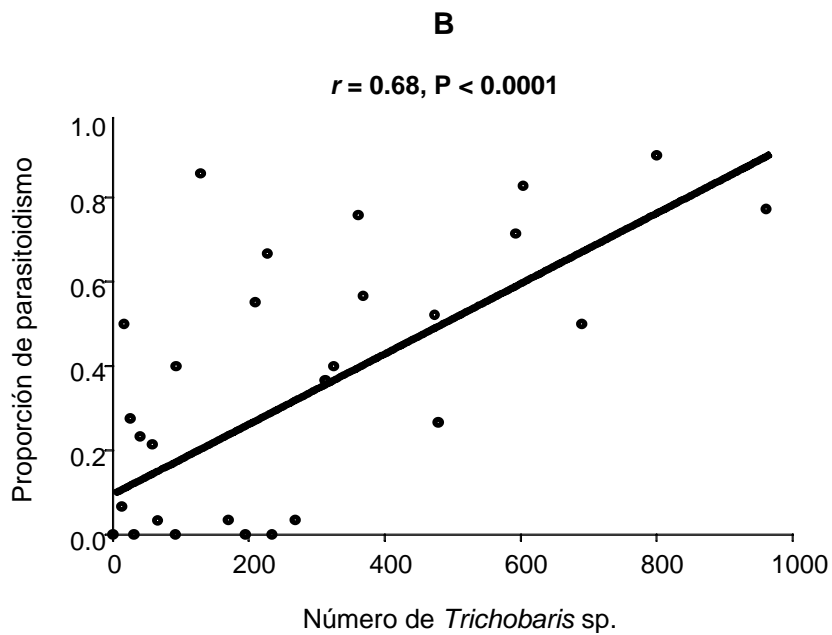
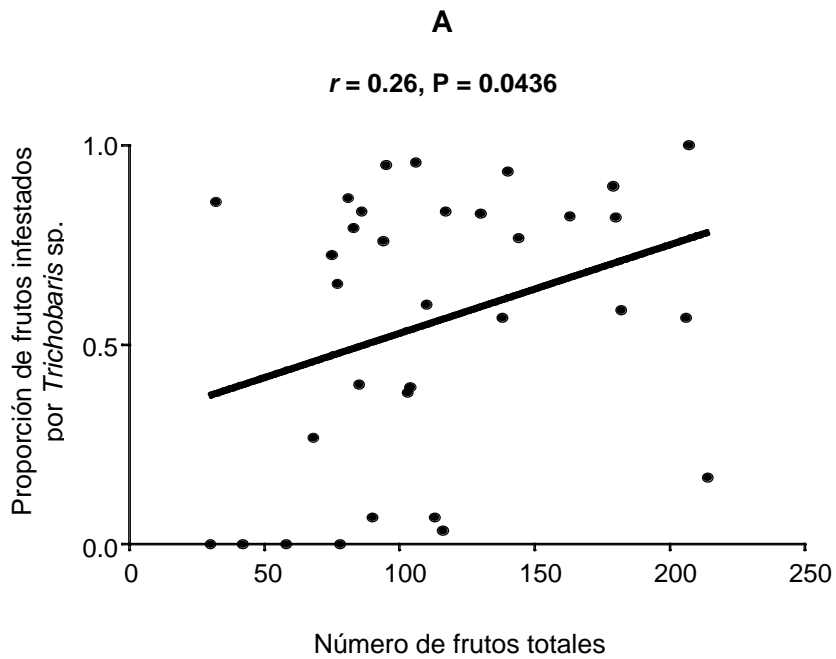




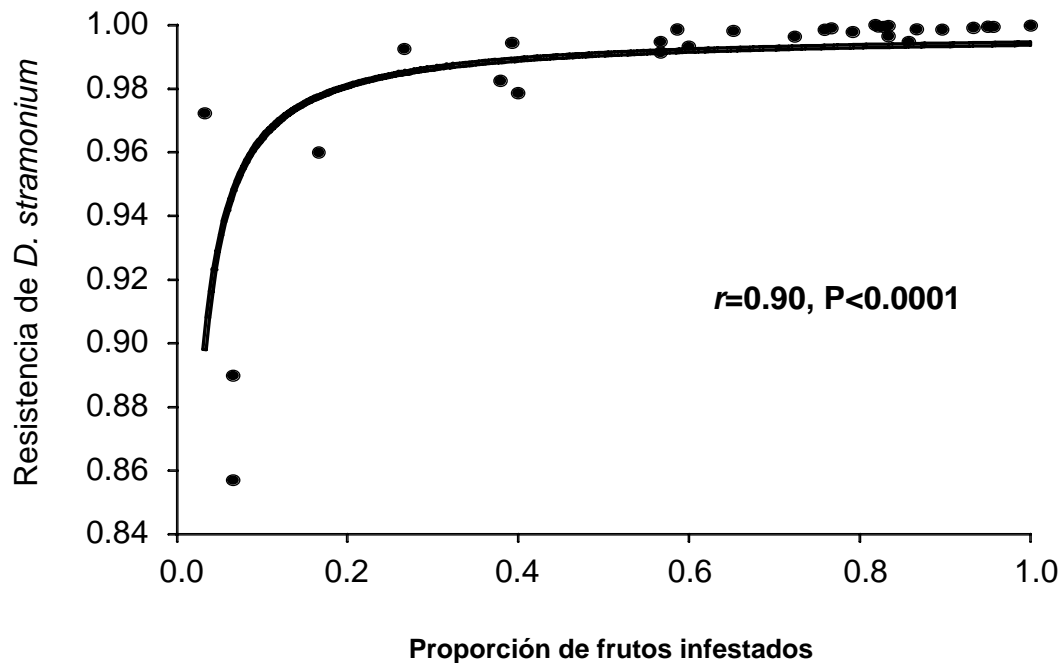
**Figura 1.** Proporción promedio de infestación ( $\pm 1$  error estándar) por **(A)** *Trichobaris* sp. y **(B)** parasitoidismo en los tres tipos de vegetación. Letras diferentes indican diferencia significativas de acuerdo con la prueba de Tukey-Kramer ( $P < 0.05$ ).



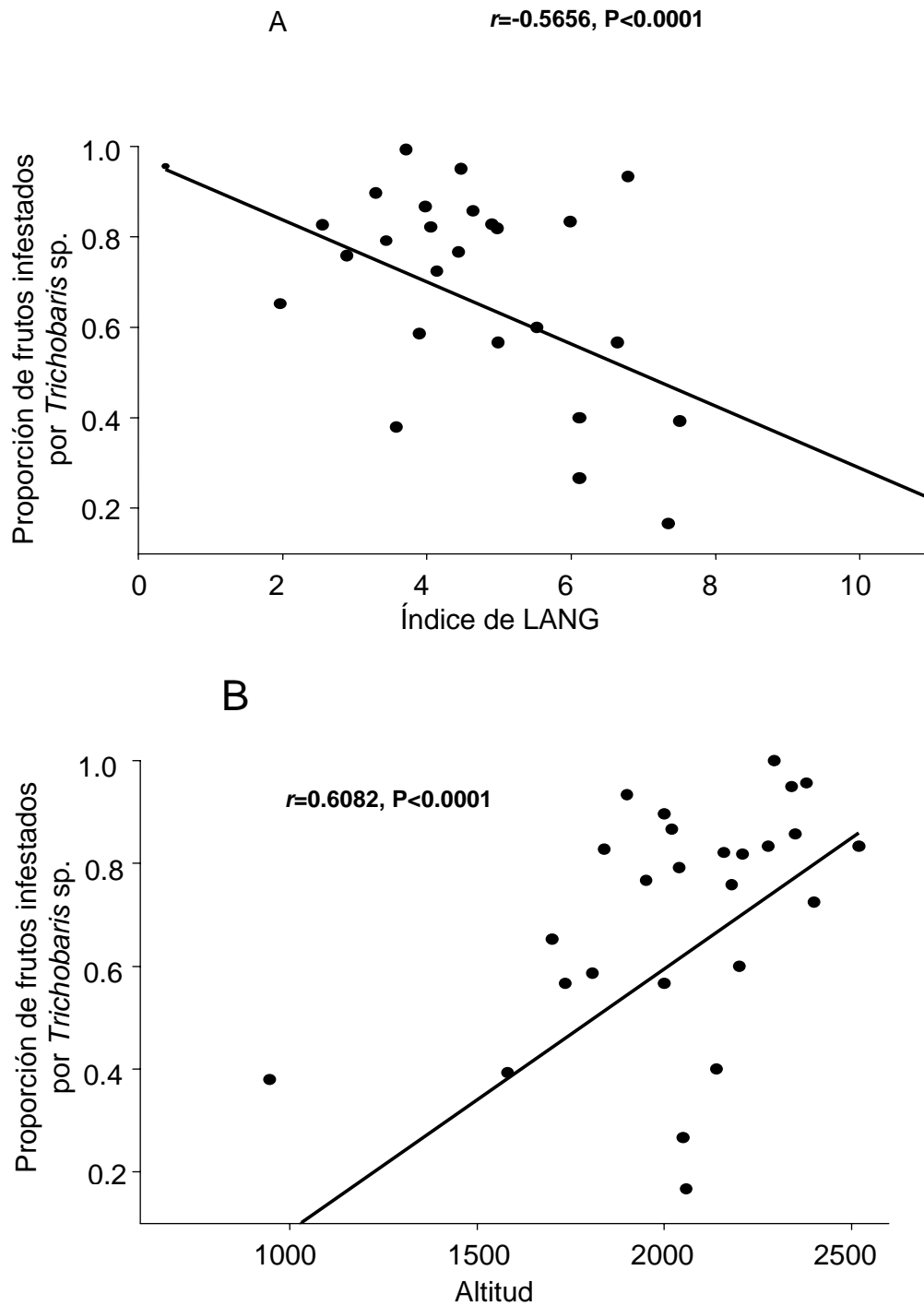
**Figura 2.** Proporción promedio de semillas consumidas por población de *Datura stramonium* por el depredador de semillas *Trichobaris* sp. durante dos años de muestreo (1997 y 2007). El asterisco indica diferencias significativas entre años según la prueba de Tukey-Kramer ( $P < 0.05$ ).



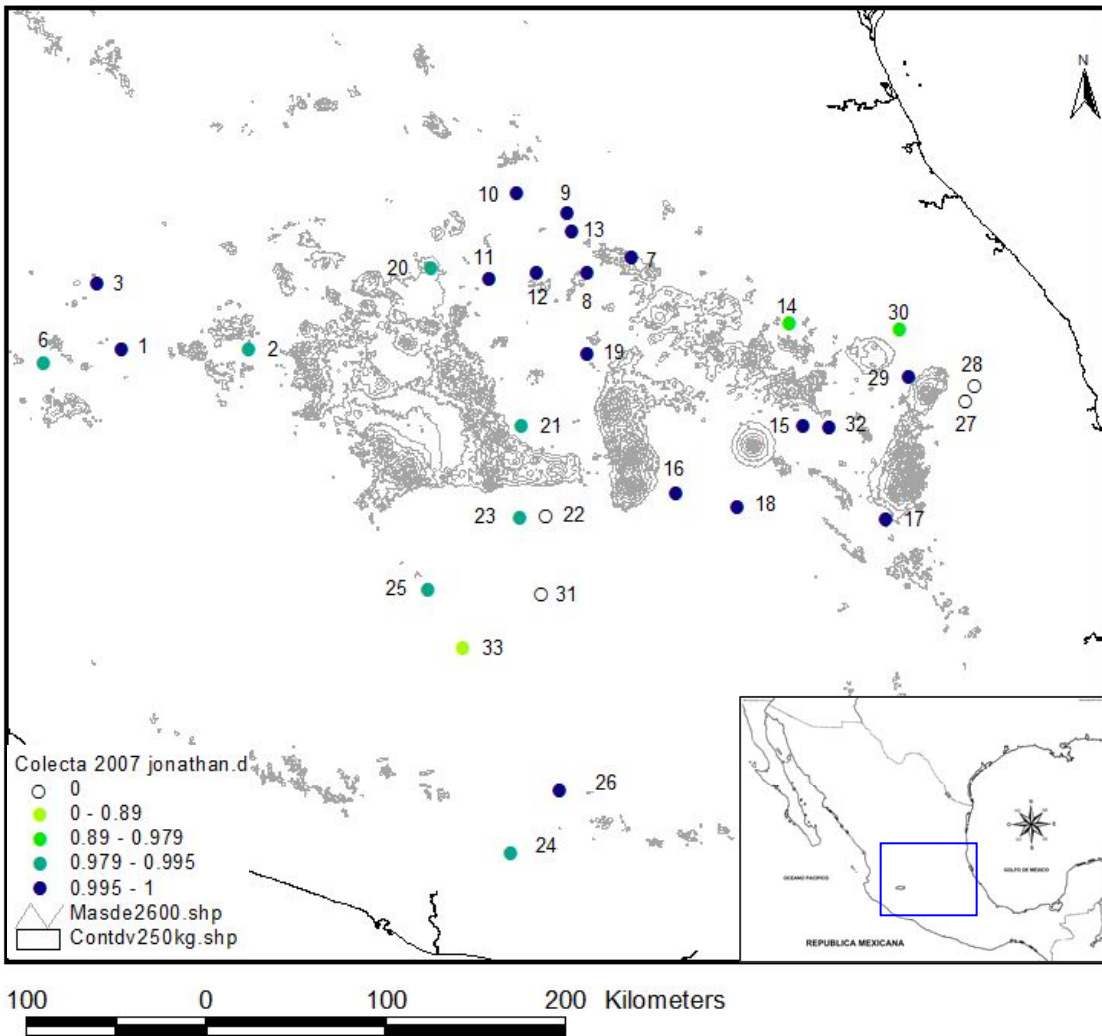
**Figura 3.** Relación entre el número total de frutos por población y la proporción de frutos infestados por *Trichobaris* sp. (A). Relación entre la abundancia de *Trichobaris* sp. y la proporción de parasitoidismo (B).



**Figura 4.** Relación entre la proporción de frutos que fueron infestados por *Trichobaris* sp. por población y la resistencia de *D. stramonium*.



**Fig. 5.-** Relación entre la proporción de frutos que fueron infestados por el depredador de semillas pre-dispersión *Trichobaris* sp. y el índice de LANG (precipitación / temperatura media anual (°C)) (**A**) y la altitud (**B**).



**Figura 6.-** Mapa donde se muestran las poblaciones colectadas de *D. stramonium* en el año 2007, en la parte inferior derecha se muestran los valores de resistencia de la planta en contra de su depredador de semillas *Trichobaris* sp.. En la parte inferior izquierda se muestra su la ubicación de las poblaciones en la Republica Mexicana. Las líneas grises representan altitudes mayores a los 2600 metros sobre el nivel del mar (los números de las poblaciones concuerdan con el número que se le asignó en la Tabla no. 1).

## Discusión:

En este estudio se encontró evidencia de campo consistente con las predicciones del modelo propuesto por Hochberg & van Baalen (1998) para el sistema tritrófico: *Datura stramonium*, *Trichobaris* sp y sus parasitoides *Nealiolus* sp. En particular, las poblaciones de la planta hospedero con mayor producción de frutos presentaron mayores niveles de infestación por el depredador de semillas. De la misma manera se observó una asociación positiva entre la abundancia de *Trichobaris* sp. y los niveles de parasitoidismo. A pesar de las posibles fluctuaciones temporales, los niveles de infestación por el depredador de semillas difirieron entre poblaciones, indicando un componente geográfico significativo en la intensidad de la interacción. De las variables ambientales analizadas, solo se detectó una estrecha relación entre el ambiente físico (dado por LANG y altitud) y los niveles de infestación por el depredador de semillas, explicando los mayores niveles de infestación en el matorral xerófilo. El patrón anterior sugiere que otros componentes del ambiente no analizados posiblemente expliquen la variación geográfica en la productividad de la planta y los niveles de parasitoidismo. En otro sentido, se esperaría que la intensidad de las interacciones antagonistas en ambos niveles tróficos estuvieran relacionadas positivamente sugiriendo la presencia de “hot spots” multitróficos debido a que en lugares donde la especie víctima que presenten un mayor potencial de crecimiento poblacional, el efecto de la depredación sobre su dinámica poblacional y su evolución será más intenso (Hochberg & van Baalen 1998).

En comparación con la evidencia empírica con la que los autores sustentan el modelo (Burdon et al. 1983, Oates, 1983, Kraijveed & van Alphen 1995, 1995), en este sistema en particular, se encontró poca evidencia que explique los patrones observados, debido a que la zonas de mayor resistencia no se encontraron al centro de la distribución de la planta, ni del herbívoro como lo propone el modelo. Se detectaron dos regiones con seis y ocho poblaciones que presentaron altos valores de resistencia en contra del depredador de semillas y de infestación por *Trichobaris* sp. y en los estados de Hidalgo y Puebla. Sin embargo, estas zonas no coinciden con la zona central de la distribución de *D. stramonium*, como en el caso de *Drosophila* y su parasitoide *Asobara* (Kraijveed & van Alphen 1995, 1995), ni con gradientes latitudinales o con zonas en donde las condiciones ambientales sean benignas para el desarrollo de las plantas como en el caso de las plantas de la avena (*Avena*) y su relación con el patógeno *Puccinia coronata* (Burdon et al. 1983). Estas dos zonas áridas podrían representar potenciales “hot spots” en las cuales la intensidad de la interacción entre *Datura stramonium* – *Trichobaris* sp y los parasitoides *Nealiolus* sp. sería más intensa (Fig. 7). Estos resultados apoyan la predicción del modelo propuesto por Hochberg & van Baalen (1998), según el cual, la productividad de la víctima determina los niveles de consumo del nivel trófico superior y por lo tanto la intensidad de la interacción coevolutiva debido a que la productividad sería una función de la tasa de consumo del consumidor. Es decir, que en aquellas poblaciones de la especie víctima que presentan un mayor potencial de crecimiento poblacional (ambientes con menor limitación de recursos para la víctima), el efecto de la depredación sobre su dinámica poblacional es más intenso (Polis & Strong 1996, Chase 2003, Rudgers



& Whitney 2006). Lo cual sugiere que los resultados podrían ser compatibles con las predicciones teóricas y con la evidencia empírica que proponen que los niveles trófico inferiores podrían determinar el comportamiento y abundancia de los niveles tróficos superiores (Abrams 1993, 2000, Polis & Strong 1996).

De acuerdo con el modelo de Hochberg & van Baalen se predice que sería más probable encontrar una mayor productividad (producción de frutos) en ambientes más benignos para el desarrollo de la víctima (en este caso, la planta) (Burdon *et al.* 1983, Burdon *et al.* 1989, Polis & Strong 1996, Kraijveed & Godfray 1997, Hochberg & van Baalen 1998)). Sin embargo, no se detectaron efectos significativos por parte del tipo de vegetación ni de la variación en las variables climáticas. Aun en ausencia de mayor producción de frutos en las zonas de matorral xerófilo, las plantas pudieron haber producido mayor número de semillas, explicando el mayor nivel de infestación en este tipo de ambiente. En términos relativos el ambiente xerófilo podría ser más favorable para *D. stramonium* donde ocurre una menor disponibilidad de agua y una menor competencia interespecífica. Estudios previos han demostrado la elevada vulnerabilidad de *D. stramonium* a la competencia con otras especies (Bazzaz 1979). A pesar de que en el bosque de pino encino y en la selva baja caducifolia existe una mayor disponibilidad de agua y una mayor cobertura vegetal.

Al contrario de lo que ocurre con la producción de frutos, la proporción de frutos infestados por *Trichobaris* sp. si mostró diferencias significativas entre los tipos de vegetación concentrándose una mayor cantidad de depredadores de semillas en el matorral xerófilo, mientras que en el bosque de pino-encino y en la selva baja caducifolia no hubo diferencias significativas entre si. Una posible

explicación para este patrón, es que las poblaciones de matorral xerófilo, se encuentran menos restringidas en su crecimiento debido a que en este tipo de ambiente la competencia entre plantas por el espacio es menos intensa a comparación con los otros dos ambientes. Además la disposición de las plantas de *D. stramonium* en ambientes xerófilos es diferente comparada con los otros dos ambientes, es decir los parches son más dispersos y las plantas están más alejadas entre si, sugiriendo que tanto la distribución de las plantas así como la limitación de recursos (Ley del mínimo de Liebeg, 1849), pueden afectar la distribución de *Trichobaris* sp. (Hernández-Cumplido obs. pers).

Los resultados encontrados del análisis de varianza (ANOVA) para el consumo del depredador de semillas entre años, población y su interacción indicaron un efecto significativo solo para las poblaciones y para su interacción (población x año). En particular, no se encontraron diferencias entre años (1997 y 2007) para los niveles de consumo de semillas. Las diferencias significativas entre poblaciones indican que a pesar de la variación temporal, existe un mosaico a nivel geográfico en la intensidad de la infestación de *Trichobaris* sp., El cual está dado por las relaciones positivas entre el daño y la resistencia de *D. stramonium* en contra de *Trichobaris* sp. lo cual es compatible con los resultados encontrados donde se ha puesto a prueba el mosaico geográfico coevolutivo (Kraaijeveld & van Alphen 1995, Zangerl & Berenbaum 2003, Toju & Soda 2005, López-Pascua & Buckling 2008, Hannifin et al 2008) en especial con sistemas de depredadores de semillas - planta (Thompson 2005, Toju & Sota 2006), sin embargo en este estudio se además de la escala geográfica se midió el efecto a una escala temporal.

En otro sentido, el incremento en los niveles de resistencia podría sugerir

que la respuesta a la interacción entre *D. stramonium* en contra de su depredador de semillas *Trichobaris* sp., esta siendo sujeta a una fuerte interacción recíproca, sin embargo esta respuesta podría ser fluctuante, pero con los datos utilizados en este estudio no se pudo detectar este efecto, aunque la interacción año X población podrían sugerirlo, debido a que las colectas fueron hechas con diez años de diferencia, lo cual podría ser un lapso de tiempo muy corto para detectar cambios significativos en la respuesta evolutiva de ambas especies. Colectas en años futuros ayudarían a estimar el grado en que los niveles de fluctuación de la respuesta de cada carácter involucrado en la interacción cambian. En contra parte, el hecho de que no se hayan encontrado diferencias significativas entre años sugiere, que si la respuesta de la planta ante la presión del depredador de semillas es constante, sería posible predecir lo que ocurriría entre años, ya que su fluctuación no ha tenido una variación significativa detectable al menos entre los últimos diez años. Si la fluctuación es muy baja, entonces, la evidencia encontrada en el presente trabajo podría ayudar a predecir posibles “hot spots” coevolutivos para la interacción de *D. stramonium* y su depredador de semillas pre-dispersión *Trichobaris* sp. para años posteriores a pesar de que a nivel poblacional se detectaron diferencias entre años para dos de las cuatro poblaciones.

Con respecto a la correlación positiva entre los niveles de infestación y la resistencia de la planta en contra de *Trichobaris* sp. se sugiere que si existen bajos niveles de infestación, la presión de selección para incrementar la resistencia tendería a ser baja o muy débil. Estos resultados también apoyan las predicciones hechas en el modelo de Hochberg y van Baalen 1998) y que han sido demostradas por otros autores (Persson *et al.* 1992, Abrams 2000). Sin embargo,

hace falta explorar si la selección impuesta por los depredadores sobre los consumidores es más intensa (efecto top down) que la selección impuesta por la defensa vegetal (efecto bottom up) (Lawton & Mc Neill 1979, Denno *et al.* 2002, Gratton & Denno 2003, Ode 2007) para poder saber que lado es más fuerte selectivamente en la interacción, si los depredadores o las plantas que son el nivel más basal de la cadena.

Cuando se hizo el análisis de correlación entre el primer nivel trófico (número de frutos por población) y el tercer nivel trófico (proporción de parasitoidismo ocasionado por *Nealiolus* sp.), no se encontró relación alguna indicando que la productividad del primer nivel trófico afecta solo la productividad del nivel trófico inmediato hacia arriba, en este caso los depredadores de semillas. Este resultado sugiere un efecto ascendente en la interacción en dos niveles tróficos, debido a que las plantas podrían condicionar de manera directa la abundancia del segundo nivel trófico (Strong 1992, Chase 2003, Knight *et al.* 2005), no así para el tercer nivel trófico.

Se detectó una relación lineal negativa significativa entre la intensidad de evapotranspiración (índice de LANG) y la proporción de frutos infestados por el depredador de semillas *Trichobaris* sp., lo cual sugiere que podría existir un umbral de infestación por parte del depredador de semillas debido a que a niveles extremos de evapotranspiración no se presenta o lo hace en bajas abundancias, sin embargo, si las plantas pudieran mantenerse al margen de este umbral (entre las 20 a 60 unidades del índice de LANG) podrían llegar a tener bajas tasas de consumo de semillas. La otra variable del ambiente que presentó una relación significativa pero de manera positiva sobre alguna variable de la interacción fue la

altitud, para la cual se encontró una relación lineal positiva con la proporción de frutos infestados por el depredador de semillas pre-dispersión *Trichobaris* sp., estos resultados sugieren que para el insecto depredador de semillas, el efecto de bajas altitudes, así como de valores altos de evapotranspiración no favorecen su desarrollo y permanencia (Calyecac-Cortero *et al.* 2004).

En este estudio se demostró, primero que a partir de los estimadores indirectos de la productividad de las especies que están involucradas en una interacción antagonista podrían ayudar a predecir “hot” y “cold” spots coevolutivos (matorral xerófilo) a dos niveles: planta-depredador de semillas y depredador de semillas- parasitoides. Segundo que a partir de las correlaciones entre las productividades de los niveles tróficos de las especies víctima pueden ser determinado el comportamiento y abundancia de los niveles trófico superiores y finalmente que esta información puede ayudar a entender y/o predecir la variación geográfica en la intensidad de las interacciones antagonistas y la geografía del proceso coevolutivo.

## Referencias bibliográficas:

Avery, A., Satina, S., Rietsma, J., 1959. Blakeslee: The genus *Datura*, **Chronica Botánica**, Vol. 20. Ronald Press Co., New York, 289 p.

Bazzaz, F. A. 1979. Physiological ecology of plant succession. **Annual Review of Ecology and Systematics** 10:351–371.

Brodie E. D., Ridenhour B. J., & Brodie III E. D. 2002. The evolutionary response of predators to dangerous prey: hotspots and cold spots in the geographic mosaic of coevolution between newts and snakes. **Evolution** 56: 2067-2082.

Benkman C. W., Holimon W. C. & Smith J. W. 2001. The influence of a competitor on the geographic mosaic of coevolution between crossbills and lodgepole pine. **Evolution** 55:282-294.

Burdon, J.J. and Thrall, P.H. (1999). Spatial and temporal patterns in coevolving plant and pathogen associations. **American Naturalist**, 153, S15-S33.

Burdon, J. J., J. D. Oates, and D. R. Marshall. 1983. Interactions between *Avena* and *Puccinia* species. I. The wild hosts: *Avena barbata* Pott ex link, *A. fatua* L., *A. Ludoviciana* Durieu. **Journal of Applied Ecology** 20: 571-584.

Burman R., Pochop L.O., 1994. **Evaporation, evapotranspiration and climatic**

**data.** Elsevier. Ámsterdam.

Calyecac-Cortero H. G., Cibrián-Tovar J., Bautista-Martínez N. & López-Collado. 2004. Comportamiento de alimentación, cortejo, cópula y oviposición de *Trichobaris championi* Barber (Coleoptera: Curculionidae). **Agrociencia** 365-373.

Cabrales R. 1991. Demografía e historia natural de *Datura stramonium* L. en el Pedregal de San Ángel con algunas implicaciones evolutivas. **Tesis de licenciatura.** Facultad de Ciencias. UNAM. México.

Cuda J. P. & Burke H. R. 1991. Biology of *Trichobaris Bridwelli* (Coleoptera: Curculionidae) a possible agent for the biological control of *Datura stramonium* (Solanacea) **Environmental Entomology** 20: 899-908.

Chase, J. M. 2000. Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs? **Trends in Ecology and Evolution** 15: 408-412.

Chase J. M. 2003. Strong and weak trophic cascades along a productivity gradient. **Oikos** 101: 187-195.

Denno R., Gratton C., Peterson M., Langelloto G., Finke D. & Hubery A. 2002. Bottom up forces mediate natural enemy impact in a phytophagous insect community. **Ecology** 83(5): 1443-1458.

Fornoni, J., P. L. Valverde and J. Núñez-Farfán. 2003. Quantitative genetics of plant tolerance and resistance against natural enemies in two natural populations of *Datura stramonium*. **Evolutionary Ecology Research** 5: 1049 - 1065.

Gratton C. Denno R. 2003. Interyear. 2003. Carryover effects of a nutrient pulse of *Spartina* plants, herbivores and natural enemies. **Ecology** 84: 2692-2707.

García E. 1988. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen**. Indianapolis 30. México D.F. 207 pps.

Gomulkiewicz R., Drown D. M., Dybdahl M. F., Godsoe W., Nuismer S. L., Pepin K. M., Ridenhour B. J., Smith C. I. & Yoder J. B. 2007. Dos and Don'ts of testing the geographic mosaic theory of coevolution. **Heredity** 98: 249-258.

Hernández-Cumplido J. 2006. Historia natural de la interacción tritrófica entre la planta *Datura stramonium*, dos insectos herbívoros, un depredador de semillas pre-dispersión y los parasitoides asociados. **Tesis de licenciatura**.

Hochberg M.E. & van Baalen M. 1998. Antagonistic coevolution along environmental gradients. **American Naturalist** 152:620-634

Hochberg M.E., Gomulkiewicz R., Holt R.D. & Thompson J.N. 2000. Weak sinks could cradle mutualisms -strong sources should harbor pathogens. **Journal of Evolutionary Biology** 13: 213-222.



Kogan M. & Goeden R. 1970. The systematic status de *Lema trilineata*, New name with notes on the morphology of chemoreceptor's of adults (Coleoptera: Chrisomelidae). **Annals of the Entomological Society of America** 63, no. 4

Kraaijeveld, A. R., and J. J. M. van Alphen. 1994. Geographical variation in resistance of the parasitoid *Asobara tabida* against encapsulation by *Drosophila melanogaster* larvae: the mechanism explored. **Physiological Entomology**. 19:9-14.

Kraaijeveld, A. R. 1995. Geographical variation in encapsulation ability of *Drosophila melanogaster* larvae and evidence for parasitoid-specific components. **Evolutionary Ecology** 9:10-17.

Kraaijeveld, A. R., and H. C. J. Godfray. 1997. Trade-off between parasitoid resistance and larval competitive ability in *Drosophila melanogaster*. **Nature** (London) 389:278-280.

Kraaijeveld AR & Godfray HCJ , 1999. Geographic patterns in the evolution of resistance and virulence in *Drosophila* and its parasitoids. **American Naturalist**. 153: S61-S74.

Laine A. L. (2006). Evolution of host resistance: looking for coevolutionary hotspots at small spatial scales. **Proceedings of the Royal Society B-Biol Sci** 273: 267–

273.

Lively, C.M. 1999. Developmental strategies in spatially variable environments: barnacle shell dimorphism and strategic models of selection. Pages 245-258 in R. Tollrian and C.D. Harvell (eds.), **The Ecology and Evolution of Inducible Defenses**. Princeton University Press, Princeton.

Lively, C.M. and M.F. Dybdahl. 2000. **In Search of the Red Queen: A response. Parasitology Today** 16:508.

Nuismer, S. L., J. N. Thompson, & R. Gomulkiewicz. 2000. Coevolutionary clines across selection mosaics. **Evolution** 54: 1102–1115.

Nuñez Farfan J. & Dirzo R. 1994. Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in Central Mexico: Natural selection for resistance to herbivorous insects. **Evolution** 48: 423-436.

Ode P. J. 2006. Plant chemistry and natural enemy fitness: effects on herbivore and natural enemy interactions. **Annual Review of Entomology** 51: 163-185

Oates, J. D., J. J. Burdon, and J. B. Brouwer. 1983. Interactions between *Avena* and *Puccinia* species. 11. The pathogens: *Puccinia coronata* CDA and *P. graminis* Pers. F. sp, *avenae* Eriks, and Henn. **Journal of Applied Ecology** 20:585-596.

Oksanen, L., and Oksanen, T. 2000. The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. **American Naturalist** 155: 703-723.

Peteron B. L. & Dively G. P. (1981). Effects of feeding by *Lema trivittata* (Coleoptera: Chrysomelidae) on the growth, reproduction and competitive ability of jimsonweed in soybeans. **Proceedings of the Northeast Weed Science** 35 78-83.

Polis, G. A., and R. D. Holt. 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. **Trends in Ecology and Evolution** 7:151–154.

Radtkey RR, Fallon SM, Case TJ (1997) Character displacement in some *Cnemidophorous* lizards revisited: a phylogenetic analysis. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA** 94, 9740–9745.

Rudgers J. A. & Whitney K. 2006. Interactions between insect herbivores and a plant architectural dimorphism. **Journal of Ecology** 94, 1249–1260

Strong D. R. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor control in speciose systems. **Ecology** 73: 747-754.

Thompson, J. N. 1994. **The coevolutionary process**. University of Chicago Press, Chicago.

Thompson J. N. 1997. Evaluating the dynamics of coevolution among geographically

structured populations. **Ecology** 78:1619-1623.

Thompson, J.N. 1999. Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. **American Naturalist** 153: S1-S14.

Thompson, J.N. and B.M. Cunningham 2002. Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. **Nature** 417: 735 - 738.

Thompson, J. N. 2005. **The geographic mosaic of coevolution**. University of Chicago Press, Chicago.

Weaver, S.E., Warwick S.I., 1984. The biology of Canadian weeds. 64. *Datura stramonium* L. **Canadian Journal of Plant Science**. Vol. 64, no. 4, pp. 979-991.

Zangeri A. R. & Berenbaum M. R. 2003. Phenotype matching in wild parsnip and parsnip webworms: Causes and consequences. **Evolution** 57: 806-815.