



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**CAMBIOS ONTOGENÉTICOS EN LA INDUCCIÓN DE
RESPUESTAS INDUCIDAS ANTE LA COMPETENCIA Y LA
HERBIVORÍA EN *TITHONIA TUBAEFORMIS***

T E S I S

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

**P R E S E N T A
ANGÉLICA HERNÁNDEZ GUERRERO**

DIRECTORA DE TESIS: DRA. KARINA BOEGE PARÈ

MÉXICO, D.F.

FEBRERO 2010



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

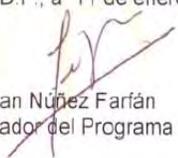
Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de octubre de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **HERNÁNDEZ GUERRERO ANGÉLICA** con número de cuenta **97343125** con la tesis titulada "**CAMBIOS ONTOGENÉTICOS EN LA INDUCCIÓN DE RESPUESTAS A LA COMPETENCIA Y HERBIVORÍA: RESTRICCIONES ECOLÓGICAS EN *Tithonia tubaeformis* (ASTERACEAE)**", realizada bajo la dirección de la **DRA. KARINA BOEGE PARÉ**:

Presidente: DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI
Vocal: DR. ZENON CANO SANTANA
Secretario: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Suplente: DRA. PATRICIA GUEVARA FEFER
Suplente: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES

De acuerdo con lo anterior, la alumna se acogió a la nueva normatividad, con base en el Artículo QUINTO TRANSITORIO en apego a lo establecido en el Artículo 25 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (29 de septiembre de 2006).

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 11 de enero de 2010


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

Agradecimientos institucionales

Este trabajo fue posible gracias a la colaboración y apoyo de varias personas. Particularmente, agradezco a Dra. Karina Boege Paré por su valioso asesoramiento.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) por el otorgamiento de la beca para la realización de estudios de maestría.

A los miembros del comité tutorial: Dra. Karina Boege Paré, Dra. Ek del Val de Gortari y Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli por sus aportaciones durante el desarrollo de este trabajo.

A los revisores y miembros del jurado Dra. Ek del Val de Gortari, Dra. Patricia Guevara Fefer, Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli, Dr. Homero Julio Eudes Campo Alves y Dr. Zenón Cano Santana por su tiempo para revisar el manuscrito y mejorarlo con sus acertados comentarios.

A Dr. Homero Julio Eudes Campo Alves y M. en C. Enrique Solis Villalpando por la realización del análisis de los bioelementos en las hojas de la planta.

A Rubén Pérez Ishiwara por su apoyo en la logística en campo y al personal del Instituto de Ecología por favorecer los espacios y el material requerido.

Agradecimientos personales

A Dra. Patricia Guevara Fefer por su asesoría y amistad.

A Daniela C. Barcena Flores, Laura M. Aguilera Gómez y Carlos Peralta Olmedo por su ayuda en el arduo y caluroso trabajo en la Reserva y en el invernadero.

A Rubén Pérez Ishiwara por su camaradería en el laboratorio.

A mis compañeros de laboratorio (en estricto orden alfabético): Betsa, Carlos, Diego, Etsel, Fer, Jessie, Jonathan, Lislíe, Lupita, Luz-Pale, Luz del Carmen, Mariana, Oscar, Poli, Santi, Toño, Vero y Violeta con quienes conviví y de quienes aprendí mucho diariamente.

A mis papás, mis hermanos y a mis amigos de ahora y siempre que estuvieron muy cerca apoyándome con su amistad y cariño: Anita, Elisa, Jennie, José, Oscar, Uriel y Vero.

A los pequeños Angie y Santi

Índice

Resumen	7
Introducción	
Expresión de respuestas inducidas en las plantas	9
Costos y límites de la expresión de conductas durante el desarrollo de las plantas	12
Materiales y métodos	
Sitio de estudio	18
Sistema de estudio	19
Experimento en la Reserva del Pedregal de San Ángel	20
Experimento en invernadero	25
Análisis estadísticos	30
Resultados	
Experimento en la Reserva del Pedregal de San Ángel	33
Experimento en invernadero	39
Discusión	
Efectos de la competencia y la herbivoría en la inducción de diferentes respuestas en las plantas de <i>T. tubaeformis</i>	55
Efectos de la competencia y la herbivoría en el crecimiento de las plantas de <i>T.</i> <i>tubaeformis</i>	59
Costos y efectos sinérgicos de la competencia y la herbivoría en el crecimiento de las plantas de <i>T. tubaeformis</i>	62
Efectos de la competencia y la herbivoría en la adecuación de <i>T. tubaeformis</i>	62
Conclusión	68
Literatura consultada	69

Resumen

Durante el desarrollo de las plantas, la expresión de diversas características plásticas o conductas puede estar condicionada por la asignación de recursos a distintas funciones, lo que puede afectar su capacidad de respuesta ante diversas interacciones. El objetivo de este trabajo consistió en determinar la expresión de diferentes conductas, como respuestas inducidas ante la competencia y la herbivoría en dos estadios de desarrollo de *Tithonia tubaeformis* (Asteraceae) para evaluar los cambios ontogenéticos y saber si existen costos por su expresión simultánea. Se realizó un experimento en condiciones seminaturales y de invernadero en el que las plantas estuvieron expuestas a competidores, a herbívoros, o a ambas interacciones simultáneamente en dos estadios ontogenéticos (juvenil y adulto). Se cuantificaron las respuestas inducidas de las plantas ante la competencia como la elongación y el diámetro del tallo, el número de hojas nuevas, el área foliar, el contenido de agua en hojas y la biomasa aérea. Además para estimar los cambios que ocurren en la calidad de las plantas ante el consumo por herbívoros se realizaron pruebas de resistencia con larvas de lepidópteros y coleópteros, y se evaluó la calidad de las hojas en términos de la pubescencia y la concentración de nitrógeno y fósforo. Finalmente, para evaluar el efecto de los tratamientos se contó el número de cabezuelas producidas como un componente de la adecuación. Se detectaron respuestas inducidas en la pubescencia, en la concentración de P y en la resistencia en las plantas adultas de *T. tubaeformis* en competencia, la cual tuvo un efecto negativo en la adecuación de la planta. La herbivoría no indujo respuestas en las plantas de *T. tubaeformis*. No se detectaron costos fisiológicos en las plantas pero cuando la herbivoría ocurrió simultáneamente con la competencia se presentaron efectos negativos en la concentración de N en plantas juveniles, en el área foliar en plantas juveniles y reproductivas y en el número de hojas nuevas y el P en plantas adultas. Los efectos difirieron dependiendo de las condiciones ambientales y de la etapa ontogenética. Los resultados sugieren que el contexto ecológico en el cual crecen las plantas tiene un efecto potencial en la inducción de respuestas de *T. tubaeformis* y que éstas cambian durante la ontogenia.

Abstract

The expression of plastic responses (also considered behavior) throughout plant development may be conditioned by resource allocation to different functions, which in turn can affect their ability to respond to certain interactions. The aim of this study was to assess the expression of induced responses to competition and herbivory in two developmental stages of *Tithonia tubaeformis* (Asteraceae) in order to evaluate their ontogenetic changes and determine if they have a fitness cost when expressed simultaneously. An experiment was conducted in both semi-natural and greenhouse conditions in which plants were exposed either to competitors, herbivores or both simultaneously, in two ontogenetic stages (juvenile and adult). Induced responses to competition were quantified as stem diameter and elongation, leaves number, above ground biomass, leaf area and water content. To evaluate the effect of herbivores on plant quality, resistance tests were performed with Lepidoptera and Coleoptera larvae. Leaf quality was determined in terms of pubescence levels and nutrient concentration (N and P). Finally, in order to evaluate the effect of treatments in plant fitness, inflorescence production was assessed. Adult plants from the competence treatment showed induced responses in pubescence levels, P concentration and resistance. These responses had a negative effect on plant fitness. Herbivory did not induce responses in plants of *T. tubaeformis*. Physiological costs of defense induction were not detected in plants, but when herbivory and competition occurred simultaneously, there was a negative effect on N concentration and leaf area at the juvenile stage; and in leaf area, number of leaves and P concentration in the adult stage. Results suggest that the ecological context in which plants grow has a potential effect on the induction of responses of *T. tubaeformis* during its ontogeny.

INTRODUCCION

Expresión de respuestas inducidas en las plantas

La *plasticidad fenotípica* es la capacidad de un organismo de expresar diferentes atributos dependiendo del ambiente en el que se encuentre durante su ciclo de vida. Las características fenotípicas expresadas están acotadas dentro de cierto rango de respuestas conocido como *norma de reacción*, el cual se refiere a la variedad de posibles fenotipos que un genotipo puede producir en respuesta a diferentes condiciones ambientales (Schmitt *et al.* 1992). Los estudios que se han hecho al respecto han demostrado que la plasticidad fenotípica es común en plantas y animales y que la expresión de ésta puede darse a nivel fisiológico, morfológico o incluso a nivel conductual (Mooney y Agrawal 2007). En particular y, a pesar de tratarse de organismos sésiles, las plantas tienen una gran capacidad para comportarse activamente mediante una enorme gama de respuestas. Silvertown y Gordon (1989) y Trewavas (2009) han propuesto que aunque las plantas no tienen una conducta en el sentido estricto usado por los etólogos o psicólogos, muchas de las respuestas que expresan pueden abordarse mediante los conceptos desarrollados en estudios conductuales en animales. Por ejemplo, las plantas pueden expresar una *conducta de forrajeo*, que involucra la elongación o dirección de diversas partes de la planta como raíces y hojas para acceder a la fuente en donde se encuentran los recursos (Slade y Hutchings 1987). De este modo, el concepto de plasticidad fenotípica se ha equiparado con el de *conducta en plantas*, pues esencialmente, ambos se refieren a las respuestas mediante las cuales las plantas ajustan su forma y fisiología para enfrentar las condiciones ambientales adversas (Karban 2008, Trewavas 2009). Por esta razón, en este trabajo me referiré indistintamente a los cambios fenotípicos que las plantas expresan después

de experimentar condiciones de competencia o de daño por herbívoros como respuestas plásticas o conducta en plantas.

Tanto los estudios que se han abordado con un enfoque conductual como en aquellos en los que se ha hecho referencia a las respuestas plásticas, han ilustrado extensamente la plasticidad que las plantas expresan ante diversas condiciones abióticas como, por ejemplo, ante el estrés hídrico (Young y Smith 1980, Alfredo *et al.* 2000) o salino (Chartzoulakis y Klapaki 2000), al tipo o intensidad de luz (Weinig *et al.* 2004), o bien, a la disponibilidad de nutrientes (Walker *et al.* 1985). Sin embargo, la expresión de diferentes conductas en las plantas se puede generar también como resultado de interacciones bióticas como la herbivoría, la competencia, así como por la relación con los enemigos naturales de sus herbívoros como depredadores y parasitoides. En particular, se ha reconocido que muchas de las características y procesos que defienden a las plantas de sus herbívoros cambian después del daño que éstos les producen. A estos cambios se les conoce como *respuestas inducidas* (Karban y Baldwin 1997). Este tipo de respuestas se encuentran dentro de las principales conductas que las plantas usan para lidiar con sus herbívoros, por lo que se les ha considerado como características plásticas adaptativas (Karban y Baldwin 1997, Cipollini 1998, Agrawal 1999, Karban 2008). En particular, la *resistencia inducida* se caracteriza por disminuir la calidad de las plantas y por tanto la preferencia de éstas por sus herbívoros. Ejemplos de dichas respuestas son el incremento en el número de tricomas, la dureza de las hojas (Myers y Bazely 1991) o incluso la reducción del área foliar (Spence *et al.* 2007). Por otro lado, después de que el daño ha ocurrido, las plantas pueden expresar también respuestas fisiológicas para compensar y reponer el tejido perdido. Dentro de las conductas fisiológicas (que son potencialmente reversibles; Karban 2008) que las plantas pueden inducir ante el consumo de sus herbívoros se encuentran el incremento en la producción de compuestos secundarios

(Karban y Baldwin 1997) o en las tasas fotosintéticas (Nowak y Caldwell 1984). En lo que se refiere a la competencia, se ha demostrado que las plantas pueden expresar varios fenotipos plásticos adaptativos en respuesta al efecto de las plantas vecinas, como por ejemplo la elongación del tallo (Dudley y Schmit 1996) o el crecimiento de los internodos (Dorn *et al.* 2000). Además, pueden inducirse modificaciones en la producción y expansión de hojas que ayudan a las plantas a evadir la sombra de sus plantas vecinas y a maximizar la fotosíntesis (Ballaré *et al.* 1990). La plasticidad que poseen las plantas para amortiguar el daño por herbivoría (o cualquier otro factor estresante) se puede detectar también cuando, por efectos compensatorios, no existe un efecto de éste en la adecuación de la planta lo que se conoce como *tolerancia* (Belsky 1986, Mauricio *et al.* 1997). Existen varios trabajos que han demostrado la manera en que las plantas toleran el daño (ver revisión en Núñez-Farfán y Fornoni 2007). Por ejemplo, en el girasol silvestre *Helianthus annuus* (Asteraceae) se ha documentado que el daño simulado o causado por el herbívoro *Haplorhynchites aeneus* induce al girasol a expresar una respuesta compensatoria a través de un incremento en el número de cabezuelas, así como con una respuesta fenológica produciendo las cabezuelas con semillas más grandes al final de la temporada en la que fueron menos susceptibles al consumo por el herbívoro (Pilson y Decker 2002). Se sabe que los mecanismos mediante los cuales se compensa el daño van desde procesos fisiológicos como el incremento de las tasas fotosintéticas; la movilización de recursos almacenados en órganos de reserva como raíces y hojas (Chapin y McNaughton 1989; Hochwender *et al.* 2000), hasta los que involucran modificaciones en algún elemento de la arquitectura como la activación de meristemos secundarios o el reemplazo de la biomasa vegetal perdida a causa de la herbivoría (Boege 2005).

Costos y límites de la expresión de conductas durante el desarrollo de las plantas

Silvertown y Gordon (1989) han argumentado que el crecimiento modular de las plantas (patrón de crecimiento iterativo originado en los meristemas) es lo que restringe el tipo de conductas que éstas expresan durante su ciclo de vida. Marquis (1996) por su parte, propuso que la sectorialidad en la arquitectura de las plantas puede influenciar la habilidad de las plantas para tolerar la pérdida de tejidos. Sin embargo, concluyó que tanto la sección de la planta en que fue dañada como el tiempo e intensidad del daño pueden mitigar la restricción impuesta por la sectorialidad. Si bien el crecimiento modular determina el número, tamaño, morfología, tipo y ubicación de los nuevos órganos conforme las plantas los van produciendo, los límites de la expresión de plasticidad no solamente se deben a la arquitectura de las plantas sino que factores ecológicos pueden, en mayor medida, limitar la expresión de conductas plásticas y disminuir su valor adaptativo (Valladares *et al.* 2007). Además, la expresión de diferentes conductas plásticas en plantas depende también de otros factores como la estación en que estas crecen o la etapa de desarrollo en que se encuentren (Boege 2005; Du *et al.* 2008). Es importante considerar que durante la ontogenia las plantas se enfrentan a diferentes presiones tanto de tipo biótico como abiótico que pueden limitar las respuestas plásticas. Por ejemplo, las plantas que son atacadas por herbívoros experimentan variación temporal tanto en la diversidad de los herbívoros que las consumen como en la cantidad de daño que éstos causan (Boege *et al.* 2007). Dicha variación coincide con cambios morfológicos y fisiológicos que ocurren normalmente durante el ciclo de vida de las plantas. Por ejemplo, el incremento en el tamaño de las plantas asociado con su desarrollo tiene como consecuencia la adquisición de órganos captadores de luz (i.e., hojas) y de recursos del suelo (i.e., raíces); estructuras que modifican la capacidad para acceder a recursos antes limitantes para la planta (Boege y

Marquis 2005). Los cambios en la asignación de recursos durante el desarrollo pueden a su vez influenciar la expresión de caracteres involucrados en interacciones de las plantas con otras especies como la competencia y la herbivoría (Meiners y Handel 2000). Por ejemplo, se ha demostrado que cuando las plantas crecen en ambientes competitivos muestran una capacidad reducida para inducir conductas de resistencia (Karban *et al.* 1989) y son menos capaces de tolerar la herbivoría (Tiffin 2002, del Val y Crawley 2004) que aquellas que crecen en ausencia de competidores. Asimismo, cuando las plantas crecen en presencia de herbívoros, su capacidad para competir con plantas vecinas se ve comprometida (Hendrix 1988). Esto se debe a que los herbívoros no sólo pueden reducir el área foliar disponible para la fotosíntesis sino también las funciones de crecimiento de las plantas (Haag *et al.* 2004). Adicionalmente, se sabe que la ocurrencia simultánea de la competencia y la herbivoría tiene efectos no aditivos en el crecimiento (Lee y Bazzaz 1980), en la asignación a biomasa, en la mortalidad de las plántulas (Meiners y Handel 2000) y en la reproducción (Lee y Bazzaz 1980).

Aunque la definición de conducta que Silvertown y Gordon (1989) ofrecen tiene un enfoque próximo y no hace referencia a supuestos evolutivos acerca de los factores que las originaron y las han mantenido, una posible explicación a este respecto es que la expresión de las respuestas inducidas es costosa para la planta (Karban y Baldwin 1997). Las plantas que expresan resistencia inducida pueden tener menor desempeño que aquellas que no la expresan en ausencia de herbívoros. Esta situación contraintuitiva puede surgir si la inducción de resistencia resulta más costosa que el riesgo de un futuro daño, o bien, si la capacidad de las plantas para responder a los efectos de una interacción se ve condicionada por el efecto de otra (Karban y Baldwin 1997). Partiendo del supuesto de que las plantas tienen cantidades limitadas de recursos, como propone la teoría de defensa óptima (Rhoades 1979), los recursos asignados a una

función o estructura no pueden ser usados en otra conducta como la resistencia. Por ejemplo, la asignación de recursos a la producción de compuestos secundarios y defensas estructurales puede disminuir el crecimiento debido a la desviación de recursos destinados al incremento del área foliar y otras estructuras vegetativas (Lee y Bazzaz 1980). Así, la expresión de conductas puede verse involucrada en disyuntivas fisiológicas que comprometen el desempeño de las plantas en determinados ambientes, como en el escenario de plantas creciendo bajo competencia y con herbivoría. Los costos fisiológicos de la resistencia a herbívoros podrían surgir en plantas debido a que los recursos asignados a la producción de defensas químicas no estarían disponibles para funciones como crecimiento y reproducción, o incluso, debido a que su producción influya en mecanismos de autotoxicidad por los químicos defensivos (Heil 2001). Esos costos fisiológicos de la resistencia pueden a su vez influenciar la interacción de las plantas con su ambiente, generando costos ecológicos (o ambientales), los cuales podrían surgir si de alguna manera la expresión de la defensa química afecta negativamente la interacción de la planta con otras interacciones bióticas en su comunidad (Heil 2001, Valladares *et al.* 2007). De este modo, dado que los herbívoros son variables en espacio y tiempo y que las defensas constitutivas son costosas, la inducción de respuestas sólo cuando éstas son necesarias permite a las plantas optimizar los recursos que pueden utilizar para crecer y reproducirse. Por otro lado, es probable que dichos costos cambien durante el desarrollo de las plantas (Boege *et al.* 2007), de manera que la expresión de las respuestas puede variar durante las diferentes etapas del desarrollo y estar condicionada por la asignación de recursos a distintas funciones dependiendo de sus prioridades fisiológicas en cada estadio ontogenético (Weiner 2004, Boege y Marquis 2005).

Existen algunos trabajos que establecen que las plantas en estadios juveniles deberían estar mejor defendidas (Stowe 2000) debido a que son éstos los que tienen mayor probabilidad de morir. Por ejemplo, mientras que el daño ocasionado por un molusco puede matar a una plántula con sólo una mordida al hipocotilo (el cual es el primer órgano de expansión de la planta joven y el que formará finalmente el tallo de la planta), una mordida similar en una hoja de una planta madura podría tener un efecto insignificante en la sobrevivencia de la planta (Dirzo y Harper 1980). Si los estadios más jóvenes son más susceptibles a los efectos de dichas interacciones, las plantas en estadio juvenil deben inducir respuestas en mayor medida que en estadios maduros, cuando una gran parte de los recursos tendría que ser asignada principalmente a la reproducción. La razón por la cual se piensa que las plantas en etapas adultas poseen mayor capacidad para tolerar o responder a las presiones que ejercen las especies con las que interactúan se debe a que, debido al tamaño que han alcanzado, presentan una mayor proporción de tallo-raíz respecto las juveniles, lo que les permite captar recursos que potencialmente pueden ser asignados a expresar respuestas plásticas en el momento en que se requieran (Boege y Marquis 2005). No obstante, también se ha reportado una disminución en las respuestas en plantas maduras (Macedo y Langenheim 1989). La incorporación del desarrollo a estudios de la evolución de caracteres plásticos es relevante puesto que las plantas asignan diferencialmente recursos, exhiben diferentes conductas dependiendo del estadio ontogenético en el que se encuentren e interactúan con distintas especies a lo largo de su desarrollo. Sin embargo, la integración del desarrollo de los organismos y su relación con el estudio de la evolución de las interacciones bióticas es escasa (pero ver Brand y Lamb 1994, del Val y Dirzo 2003, Boege 2005). En general, la ecología y evolución de caracteres asociados a las interacciones bióticas se han estudiado de manera estática en sólo un estadio

ontogenético de la planta y sus especies asociadas; ignorando los efectos que su relación durante el desarrollo puede tener en el proceso evolutivo de múltiples especies interactuando simultáneamente (Boege y Marquis 2005). Dentro de este contexto, los objetivos de este trabajo fueron 1) caracterizar las respuestas plásticas inducidas por la competencia y por la herbivoría en el girasol silvestre *Tithonia tubaeformis* (Asteraceae), 2) identificar si existen cambios ontogenéticos en las respuestas plásticas de la planta al crecer en competencia y herbivoría y 3) determinar si existen costos por la expresión simultánea de las respuestas inducidas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

Parte de los experimentos se llevaron a cabo en la Reserva del Pedregal de San Ángel (REPSA). La REPSA se localiza al sur de la ciudad de México (19° 20' 33'' N y 99° 08' 26'' W, 2,300 m. s.n.m). La temperatura media anual es de 15.5 °C con variaciones extremas que van desde los -6°C hasta los 34.6°C, con una precipitación pluvial de 870 mm anuales (Rzedowski 1954). El sustrato de la Reserva es de origen volcánico por la erupción del Xitle hace aproximadamente 1650 años (Siebe 2000). En el Pedregal se presentan condiciones climáticas y topográficas favorables (relieve con hondonadas, hoyos, grietas, planos, etc.) para el desarrollo de muchas especies vegetales con diferentes requerimientos ambientales entre las que destacan especies de tipo xerófilo, arbustos, algunas leñosas y herbáceas bien desarrolladas como la utilizada en este estudio (Rzedowski 1954).

Sistema de estudio

Tithonia tubaeformis (Asteraceae) (Jacq.) Cass., es una planta anual originaria de México, muy parecida al girasol, que se distribuye en toda Sudamérica (Villaseñor y Espinosa 1998). En la Reserva del Pedregal de San Ángel (REPSA), D.F., existe una población natural de esta planta, la cual crece en altas densidades durante la estación de lluvias (de junio a noviembre) en zonas abiertas y perturbadas de la Reserva. La germinación de las semillas ocurre en el campo a finales del mes de mayo y en condiciones de laboratorio oscila entre tres y cuatro días. En la REPSA las plantas crecen en parches de altas densidades (hasta 60 plantas por metro cuadrado (K. Boege, com. pers.) lo que sugiere que la competencia intraespecífica puede ser intensa ante la cual las plantas del girasol deberían responder induciendo atributos para minimizar los efectos negativos de esta interacción. Durante el desarrollo de la planta sus hojas son consumidas por orugas de lepidópteros, por individuos del ortóptero de *Sphenarium purpurascens* (Charp.) (Orthoptera: Pyrgomorphidae) y por larvas y adultos del crisomélido especialista *Zigogramma signatipennis* (Stal) (Coleoptera: Chrysomelidae), en el cual el patrón de herbivoría consiste en pequeñas perforaciones circulares que evitan las nervaduras de la hoja. Estos herbívoros pueden llegar a causar hasta un 90% de daño foliar (Burgos-Solorio y Anaya-Rosales 2004). Bajo estas condiciones, es de esperarse que las plantas expresen ciertas conductas para reducir los efectos de la herbivoría y la competencia.

Las plantas de otras especies de *Tithonia* producen flavonoides (La Duke 1982) y varios tipos de sesquiterpenos (Romo de Vivar *et al.* 1982; Pérez *et al.* 1992; Schuster *et al.* 1992; Pereira *et al.* 1997; Ziémons *et al.* 2006, Ambrosio *et al.* 2008), los cuales han comprobado tener un efecto nocivo en los insectos herbívoros (Koul 2008).

Experimento en la Reserva del Pedregal de San Ángel

En 2007 se realizó un experimento con un diseño factorial de $2 * 2 * 2$ (Fig. 1) en el que las plantas de dos estadios ontogenéticos (juvenil y reproductivo) estuvieron expuestas a herbívoros (b y d), a competidores (c y d) o a ambas interacciones simultáneamente (d). En un grupo testigo, las plantas no estuvieron expuestas a ninguna interacción (a).

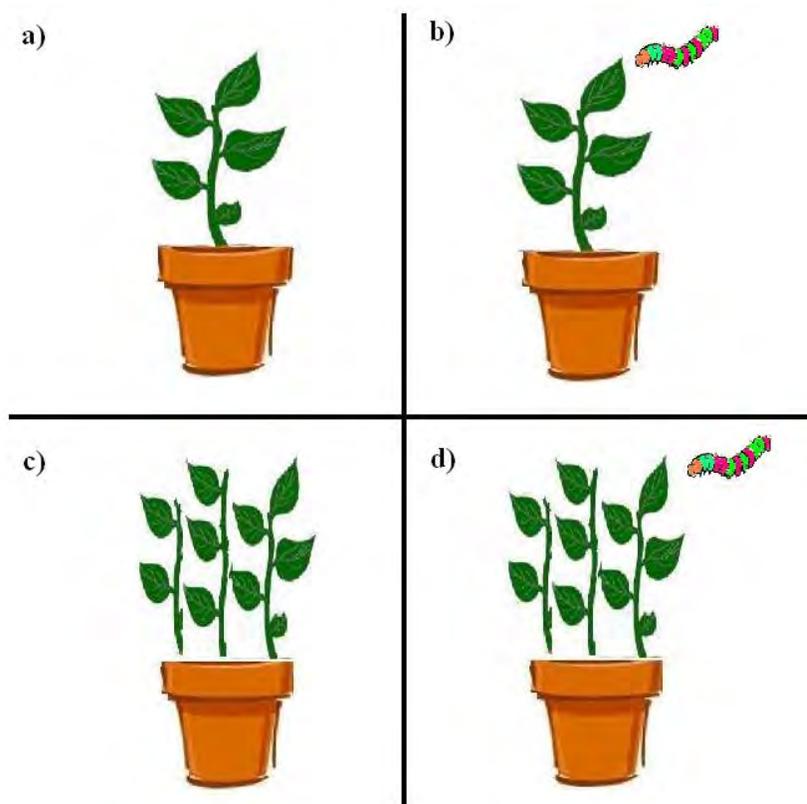


Figura 1. Diseño experimental. a) Plantas testigo, b) plantas con herbivoría, c) plantas en competencia y d) plantas con competencia y con herbivoría.

A finales del mes de mayo de 2007 en un sitio abierto de la Reserva se construyeron siete exclusiones de herbívoros con una estructura de PVC de 3 m de ancho por 2 m de altura cubierta con tela de mosquitero, de manera que las paredes de la estructura permitían la ventilación y la entrada de humedad similares a las condiciones ambientales en las que ocurre normalmente *T. tubaeformis* en el sitio.

En la temporada previa de floración de *T. tubaeformis* en 2006 se colectaron semillas provenientes de 21 plantas presentes en la REPSA seleccionadas al azar. En la primera semana del mes de julio de 2007, una primera cohorte de semillas (cohorte 1; Fig. 2A) provenientes de las 21 diferentes madres fueron sembradas directamente en macetas de dos litros de capacidad con tierra negra mezclada con hojarasca. En total se sembraron 40 macetas con plantas creciendo en competencia (tres plantas en la misma maceta, Fig. 1) y 40 plantas creciendo sin competencia (una planta en cada maceta; Fig. 1). De cada uno de estos dos grupos de 40 macetas, 20 fueron destinadas a la aplicación del tratamiento de herbivoría, de manera que se tuvieron 20 macetas por tratamiento (Fig. 2A). Las plantas fueron distribuidas aleatoriamente en alguna de las siete exclusiones construidas en el Pedregal de San Ángel.

En la primera semana del mes de agosto se germinó una segunda cohorte de 1200 semillas (cohorte 2; Fig. 2A) provenientes de las mismas 21 plantas madre utilizadas para la cohorte 1. Para esta cohorte se sembraron un total de 50 plantas creciendo en competencia (tres plantas en la misma maceta, Fig. 1) y 50 plantas creciendo sin competencia (una planta en cada maceta, Fig. 1), asignando 25 macetas a cada tratamiento (Fig. 2A). La siembra se realizó en una mezcla del sustrato de Canadian Sphagnum Peat Moss. Fafard. Mezcla 2 (55 % Sphagnum, 25 % perlita y 20 % vermiculita), a la cual se le agregó el fertilizante Osmocote de liberación lenta y prolongada (18-6-12 de N-P₂O₅-K₂O), producto que posee el fertilizante soluble en su interior y está cubierto por un copolímero termosensible de dicitlopentadieno y un éster-glicerol disuelto en un solvente alifático de hidrocarbano (Rose et al. 2004). Las plantas se mantuvieron en condiciones de invernadero hasta que tuvieron cuatro o cinco hojas y después fueron llevadas a las exclusiones presentes en la REPSA, distribuyéndolas en las exclusiones de manera aleatoria.

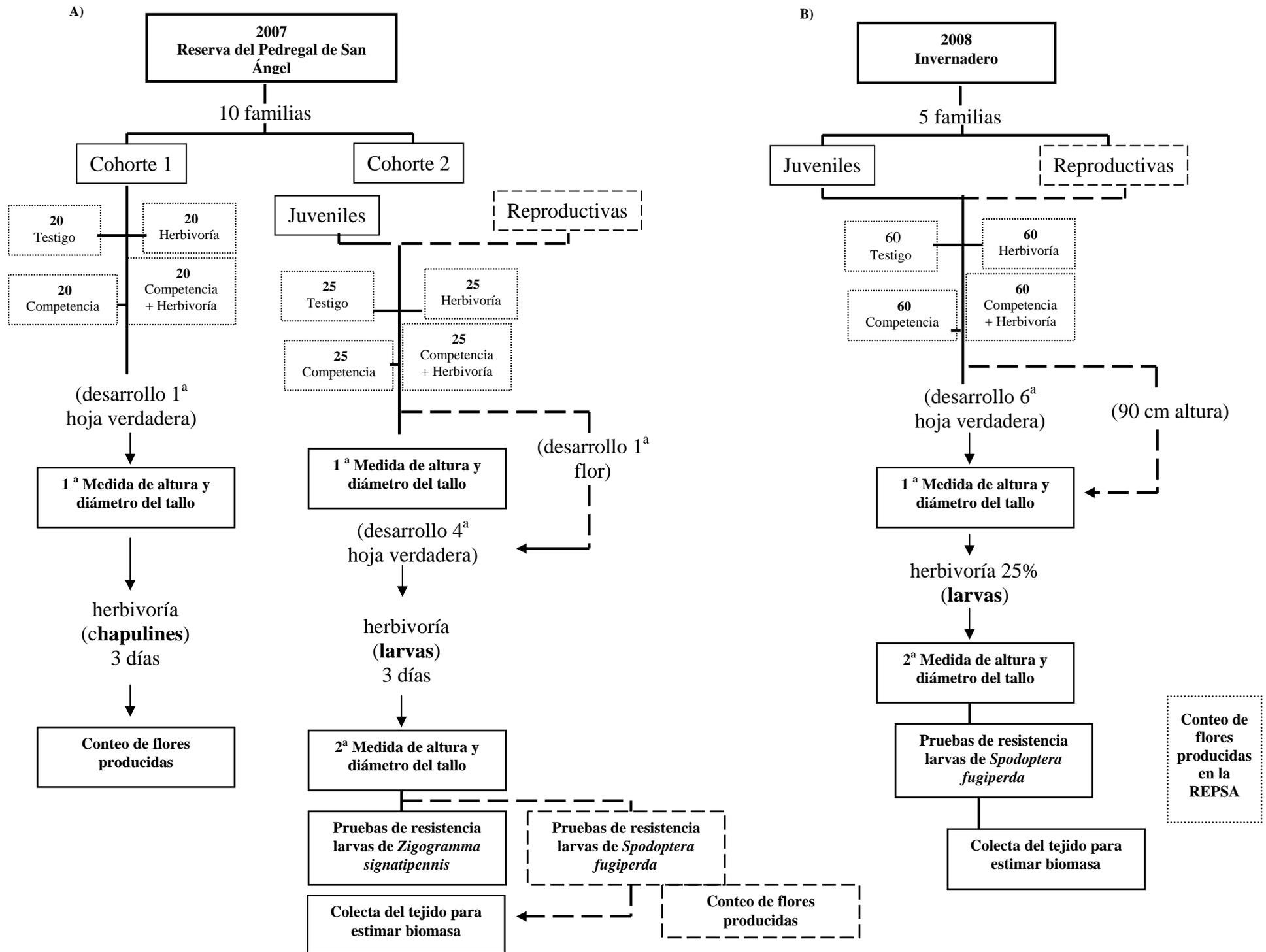


Figura 2. Metodología en A) experimento en la Reserva del Pedregal de San Ángel y B) en invernadero.

Respuestas inducidas por la herbivoría. Cuando las plantas de ambas cohortes comenzaron a expandir su primera hoja verdadera, a cada una de las plantas se les tomó medidas de la altura y el grosor del tallo (diámetro basal). En plantas de la primera cohorte, situadas en las exclusiones que contendrían exclusivamente las plantas con el tratamiento de herbivoría, se introdujeron chapulines en una densidad similar a la observada durante 2006 en la población natural de la herbácea en el Pedregal (siete chapulines en primer estadio por planta, K. Boege, obs. pers.). En plantas de la segunda cohorte se colocaron dos larvas del crisomélido *Zygogramma signatipennis* (Stal) (Coleoptera: Chrysomelidae) por planta. De este modo, 20 plantas creciendo en competencia y 20 plantas creciendo sin competencia de cada cohorte fueron sometidas a un tratamiento de herbivoría durante tres días. Transcurrido este tiempo se liberaron a todos los chapulines que se encontraban en las exclusiones de la cohorte uno y se retiraron las larvas de las plantas de la segunda cohorte. Las plantas de la segunda cohorte se utilizaron para estimar las respuestas inducidas por la herbivoría y por la competencia, mientras que las plantas de la primera cohorte se conservaron dentro de las exclusiones hasta su floración para estimar el costo de la producción de dichas respuestas inducidas (Fig. 2A). Además, para evaluar los cambios que ocurren en los atributos que tienen una influencia en el desempeño de los herbívoros, como estimación de resistencia, se realizaron pruebas de desempeño para conocer indirectamente la respuesta de las plantas de *T. tubaeformis* en cuanto al grado de inducción de atributos que influyen la calidad de sus hojas como alimento para los herbívoros dependiendo del tratamiento, lo cual se describe a continuación.

Resistencia inducida de T. tubaeformis. De cada una de las plantas (tanto las que sufrieron el daño por grillos como las que no) se cortaron dos hojas y se colocaron por separado en cajas de Petri. En cada una de las cajas se introdujo una larva del coleóptero especialista *Z. signatipennis* para que se alimentara de las hojas. Las larvas fueron colectadas directamente del campo conforme se fueron necesitando y, dado que las larvas del campo se agotaron, para las pruebas posteriores de resistencia en las plantas adultas se utilizaron larvas del lepidóptero generalista *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). Antes de realizar las pruebas de resistencia todas las larvas fueron previamente pesadas y alimentadas con una dieta mixta de granos de soya y harina de trigo con azúcar. Las larvas fueron nuevamente pesadas después de tres días de alimentación con las hojas de las plantas del experimento. El desempeño de los herbívoros se calculó como $(Peso\ final - Peso\ inicial) / Peso\ inicial$ y la diferencia en peso de las larvas (desempeño del herbívoro) fue dividido entre 1. De este modo, el inverso del desempeño de las larvas se consideró como indicador del grado de resistencia inducida por las plantas en cada tratamiento. Valores altos fueron interpretados como una alta inducción de atributos defensivos por parte de la herbácea; resultado de la disminución en el desempeño del herbívoro, mientras que valores bajos fueron indicadores de menores grados de resistencia inducida en las plantas; resultado del incremento en el desempeño de las larvas.

Respuestas inducidas por la competencia. Las respuestas inducidas por la competencia se estimaron como la capacidad de las plantas para incrementar la elongación del tallo (en cm), la producción de hojas nuevas (numero de hojas nuevas) y el ensanchamiento del diámetro del tallo (en mm). Estas respuestas se estimaron mediante la resta de las medidas finales menos los valores de las medidas tomadas inicialmente. El valor

obtenido se dividió entre las medidas iniciales para eliminar los efectos de las diferencias entre el vigor de las plantas. Adicionalmente, se colectaron las plantas de la cohorte 2 (haciendo el corte desde la base del tallo) y se secaron para determinar la biomasa aérea (tallo y hojas), para poder estimar los efectos de los tratamientos en ésta variable.

Respuestas inducidas por la competencia y la herbivoría durante el desarrollo. Para saber si el efecto de la competencia y la herbivoría en las respuestas inducidas de *T. tubaeformis* cambia durante el desarrollo de las plantas, ambos tratamientos se aplicaron en plantas en estadio juvenil (cuatro hojas expandidas) y en otro conjunto de plantas en estadio reproductivo (cuando produjeron su primera flor). De igual manera, se obtuvieron las diferencias entre las medidas finales e iniciales para conocer las respuestas inducidas por la competencia así como las mediciones descritas anteriormente para evaluar el efecto de los herbívoros. Las medidas iniciales en las plantas adultas se realizaron cuando las plantas habían alcanzado una altura promedio de 35 cm y antes de la aplicación del tratamiento de inducción.

*Efectos de la inducción de respuestas en la adecuación de *T. tubaeformis*.* Al final de la floración del grupo de plantas adultas de la cohorte 1 se contó el número de cabezuelas producidas por las plantas para evaluar el efecto de los costos, impuestos por las respuestas inducidas ante la competencia y la herbivoría, en la adecuación de *T. tubaeformis*.

Experimento en invernadero

En 2008 se realizó un experimento con el mismo diseño factorial (Fig. 1) con los tratamientos que se describieron anteriormente para determinar la capacidad de *T. tubaeformis* de producir respuestas plásticas inducidas por la competencia y la herbivoría en condiciones de invernadero (Fig. 2B).

En la temporada de floración del girasol de 2007 se colectaron semillas provenientes de 21 plantas de *T. tubaeformis* presentes en la REPSA seleccionadas al azar. En esta ocasión, con estas semillas se realizaron pruebas de germinación para seleccionar aquellas plantas con un éxito de germinación más alto y con menor mortalidad de plántulas. A principios del mes de julio de 2008, las semillas de las familias seleccionadas fueron sembradas en el sustrato Canadian Sphagnum Peat Moss, Fafard mezcla 2 (55% *Sphagnum*, 25% perlita y 20% vermiculita) y se mantuvieron en cámaras de crecimiento hasta que las plántulas alcanzaron 2 ó 3 cm de altura. Posteriormente se trasladaron directamente en macetas de dos litros de capacidad, usando el mismo sustrato al cual se le agregaron dos gramos del fertilizante Osmocote (18-6-12 de N-P₂O₅-K₂O) de liberación lenta y prolongada. En total se transplantaron 120 plantas creciendo en competencia con otras dos plantas y 120 plantas creciendo sin competencia (una planta en cada maceta). Las macetas fueron distribuidas al azar en el invernadero.

Respuestas inducidas por la herbivoría. A finales del mes de agosto, cuando las plantas comenzaron a expandir su sexta hoja verdadera, se tomaron medidas de altura y grosor del tallo (diámetro basal) en las plantas focales de cada tratamiento. En este momento, para aquellas plantas asignadas al tratamiento de herbivoría se colocó una larva del coleóptero especialista *Z. signatipennis* en la sexta hoja de cada planta, la cual fue embolsada con tul haciendo un ligero nudo en la base del peciolo para evitar que la

larva escapara y se alimentara de otras hojas. Las larvas se retiraron cuando consumieron 25% de la hoja (porcentaje que en promedio se obtuvo a los tres días). De este modo, 60 plantas creciendo en competencia y 60 plantas creciendo sin competencia fueron sometidas a un tratamiento de herbivoría durante tres días. En el caso de las plantas en competencia se aplicó el tratamiento de inducción tanto a la planta focal como a las otras dos plantas competidoras.

Se colectaron hojas de diferente cohorte dentro de la planta (Fig. 3) para determinar las respuestas inducidas por la herbivoría como son el área foliar, el contenido de agua y la concentración de nitrógeno (N) y fósforo (P), así como para determinar la cantidad de defensas físicas mediante el número de tricomas (pubescencia) por hoja. Por otro lado, se realizó el análisis del desempeño de los herbívoros con larvas de *S. frugiperda*. Para determinar el área foliar se utilizó el medidor de área foliar portable CI-202 (CID, Inc., 2009) y la cantidad de agua se obtuvo mediante la diferencia entre el peso fresco y el seco (40° C durante cuatro días) en dos hojas; mismas que se pulverizaron y usaron para determinar la concentración de N y P usando el método industrial automatizado Technicon 329-74 (Technicon Industrial Systems 1977).

Resistencia inducida: Tricomas y desempeño de larvas. Para determinar el grado de pubescencia de las plantas dependiendo del tratamiento, se contaron los tricomas de 54 hojas, previamente secas (40° C durante cuatro días), en el campo 10x de un microscopio Carl Zeiss Stemi 2000-C y mediante este estimado se establecieron visualmente las categorías de todas las demás hojas. Las 54 hojas utilizadas para contar los tricomas y aquellas usadas para establecer las categorías se tomaron sistemáticamente de la misma cohorte de hojas dentro de cada una de las plantas (ver Fig. 2). Se establecieron tres categorías de pubescencia: (3= muy pubescente (≥ 676

tricomas por campo), 2= medianamente pubescente (entre 275 y 331 tricomas por campo) y 1= poco o nada pubescente (entre 30 y 175 tricomas por campo).

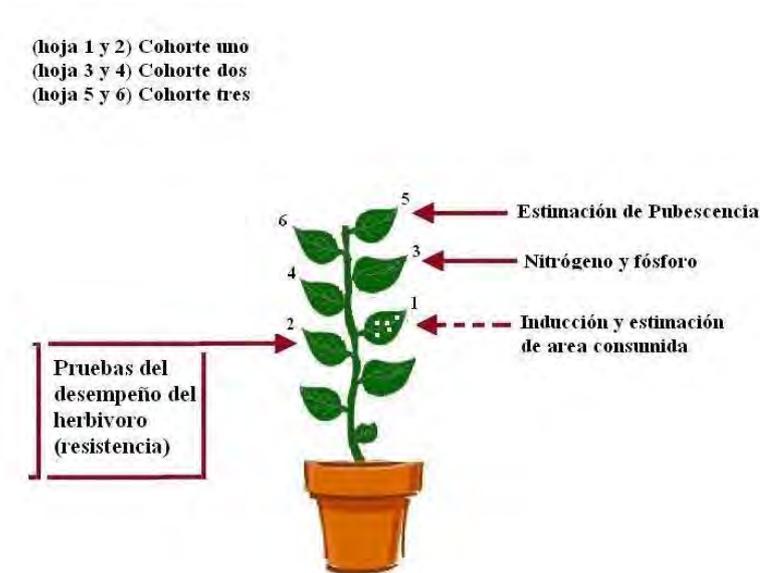


Figura 3. Orden de colecta dentro de las plantas y uso de las hojas.

Se colocaron dos larvas de *S. frugiperda* previamente pesadas en las plantas de cada tratamiento para conocer indirectamente la respuesta de las plantas de *T. tubaeformis* en cuanto al grado de inducción de atributos que influyen la calidad de sus hojas como alimento para los herbívoros. Una larva fue encerrada con una bolsa de tul en la hoja que tuvo el evento de inducción y la otra fue encerrada en una hoja no dañada de la misma cohorte. Después de tres días de alimentación, las larvas fueron nuevamente pesadas. La resistencia se estimó con la misma técnica descrita anteriormente pero en esta ocasión el valor del inverso del desempeño del herbívoro se dividió además entre el valor del área de la hoja consumida por las larvas para estimar la eficiencia del consumo. Las larvas fueron alimentadas con una dieta mixta de granos de

soya y harina de trigo con azúcar y antes de realizar las pruebas de resistencia fueron puestas en ayudo por cuatro horas.

Inmediatamente después de los tres días de alimentación, se cortaron las hojas que fueron inducidas y otra hoja no inducida (Fig. 3) para calcular el área remanente con el medidor de área foliar portable CI-202 (CID, Inc., 2009). El área original de cada hoja (AO , antes de que fueran consumidas) se estimó a partir del producto del largo (l) por el ancho (a) de las hojas, que fue utilizado en una regresión para predecir el área foliar original $AO = 6.07 + 0.51 (l * a)$. Esta regresión fue obtenida a partir de las mediciones de hojas sin daño colectadas al azar en la REPSA ($N = 207$, $R^2 = 0.81$, $P < 0.001$). La cantidad de área foliar consumida por las larvas se estimó como el área original de la hoja menos el área remanente.

Respuestas inducidas por la competencia. Al completarse ocho días a partir del primer día de consumo por herbívoros, se realizaron de nuevo las mediciones de largo y ancho del tallo y se cuantificó el número de hojas en la planta focal medida inicialmente. A estas medidas finales se les restaron los valores tomados inicialmente para obtener las respuestas inducidas para contrarrestar el efecto de las plantas competidoras como son la elongación y el aumento del diámetro del tallo, así como la producción de hojas nuevas y el área foliar de las plantas. Adicionalmente, para ver el efecto de las plantas competidoras sobre las plantas focales, éstas se colectaron (haciendo el corte desde la base del tallo) y secaron para determinar la biomasa. El peso de las hojas colectadas para las mediciones anteriores se agregó al valor de biomasa.

Respuestas inducidas por la competencia y la herbivoría durante el desarrollo. Para saber si el efecto de la competencia y la herbivoría en las respuestas inducidas depende de la etapa de desarrollo, ambos tratamientos se aplicaron en plantas en estadio juvenil (seis hojas expandidas) y en otro conjunto de plantas en estadio pre-reproductivo

(cuando alcanzaron una altura promedio de 90 cm). De igual manera, se obtuvieron las diferencias entre las medidas finales e iniciales para conocer las respuestas inducidas por la competencia así como las mediciones descritas para evaluar el efecto de la herbivoría. Las medidas iniciales en las plantas adultas se realizaron cuando las plantas habían alcanzado una altura promedio de 50 cm y antes de la aplicación del tratamiento de inducción.

Efectos de la inducción de respuestas en la adecuación de T. tubaeformis. Dado que las plantas en condiciones de invernadero no produjeron cabezuelas, para evaluar el efecto que tienen la competencia y la herbivoría en la adecuación de *T. tubaeformis* se sembraron 100 plantas adicionales, las cuales se dispusieron con el mismo diseño factorial que los experimentos descritos anteriormente para que las plantas interactuaran con sus mutualistas y antagonistas en condiciones naturales (N= 25 por tratamiento). Las macetas fueron llevadas a la REPSA y fueron regadas diariamente con agua de la llave hasta alcanzar su capacidad de campo. Para evitar el consumo por los herbívoros naturales, la mitad de las plantas con y sin competencia fueron rociadas semanalmente con el insecticida Sevin 80% PH con acción por contacto e ingestión (Bayer 2005). La otra mitad de las plantas fue rociada con agua de la llave. Las dosis del insecticida se aplicaron de acuerdo a la información presente en los cuadros de instrucciones de uso (1 gramo en 2 litros de agua). Dado que es utilizado para el control de plagas en diversos cultivos y árboles frutales es de esperarse que no tenga un efecto fitotóxico al aplicarse en las dosis adecuadas. Debido a su formulación, el insecticida es biodegradable ya que se descompone rápidamente en productos secundarios menos tóxicos (Bayer 2005).

Análisis estadísticos

Para evaluar la variación en las respuestas inducidas de *T. tubaeformis* dependiendo del estadio ontogenético, se realizó un Manova para los experimentos en condiciones seminaturales y de invernadero. En ambos casos el modelo incluyó el incremento en el diámetro del tallo, la elongación de dicha estructura y el número de hojas nuevas producidas por *T. tubaeformis* como variables de respuesta ante los tratamientos de competencia y herbivoría y su interacción, así como la etapa de desarrollo (juvenil y reproductiva) y sus interacciones con los tratamientos. En el modelo correspondiente al experimento en 2008, además de las variables mencionadas, se agregaron las concentraciones de N y P. Adicionalmente, para evaluar el comportamiento de las respuestas inducidas de *T. tubaeformis* durante el desarrollo de la planta, cada una de las respuestas inducidas fueron analizadas con un Andeva univariado en cada uno de los experimentos. El incremento del diámetro y en la elongación del tallo, el peso seco de la biomasa aérea, el número de hojas nuevas y la resistencia fueron considerados como variables de respuesta en el experimento en condiciones seminaturales. En el experimento en condiciones de invernadero se incluyeron como variables de respuesta, además de las mencionadas anteriormente, el contenido de agua y área foliar expandida por las plantas en cada tratamiento, la concentración de N y P foliares y el nivel de pubescencia de cada planta. El modelo para analizar cada una de las variables de respuesta en ambos experimentos incluyó la etapa ontogenética, los tratamientos de herbivoría y competencia y sus interacciones con la etapa de desarrollo. Los grados de libertad no permitieron la inclusión de la familia dentro del modelo, por lo que la variación en la inducibilidad de respuestas de las familias de la herbácea que crecieron en condiciones de invernadero se analizó por separado para cada respuesta inducida;

usando un modelo mixto para de cada estadio de manera independiente con los tratamientos de competencia y herbivoría (y su interacción) como efectos fijos y las familias de *T. tubaeformis* como factor aleatorio. Las interacciones herbivoría x familia, competencia x familia y, herbivoría x competencia x familia incluyeron también a la familia como efecto aleatorio. El modelo aleatorio toma la diferencia del valor de máxima verosimilitud del modelo conteniendo el efecto aleatorio y el modelo sin este. Los valores de *P* se obtuvieron estimando la mitad de la probabilidad del valor de máxima verosimilitud de la diferencia en una distribución χ^2 con 1 grado de libertad (Littell *et al.* 1996).

Finalmente, para explorar la presencia de costos fisiológicos en la inducción de respuestas en las plantas de *T. tubaeformis*, se realizaron regresiones lineales entre las diferentes variables estimadas. Para evaluar el efecto de los tratamientos en la adecuación de las plantas se contaron el número de cabezuelas producidas en 2007 por las plantas del girasol en cada tratamiento con un Andeva de tres factores incluyendo a la etapa de desarrollo, la competencia y la herbivoría para las plantas de la cohorte 1 en condiciones seminaturales. Para evaluar el efecto de la competencia y la herbivoría en la adecuación de las plantas que fueron llevadas en 2008 en la REPSA, se utilizó una Andeva de dos vías incluyendo la herbivoría y la competencia como factores independientes. Con excepción del análisis de resistencia (realizado en el programa STATISTICA 1994), todos los análisis estadísticos fueron llevados a cabo usando el paquete estadístico JMP (SAS Institute 1999). Los datos fueron previamente transformados con ln, arcoseno, raíz cuadrada, cúbica o cuarta según fue necesario para hacer válidos los supuestos de normalidad así como la homogeneidad de las varianzas. Asimismo se probó la normalidad de los residuales de cada una de las variables estimadas. Se realizaron análisis de contrastes múltiples *a posteriori* en cada

experimento para explorar diferencias entre los promedios observados de manera individual para cada estadio ontogenético.

RESULTADOS

Experimento en la Reserva del Pedregal de San Ángel

Los resultados del Manova indicaron que el tratamiento de competencia tuvo efectos en la mayoría de las respuestas de crecimiento de *T. tubaeformis* (Pillai's Trace $_{3,99} = 0.178$, $P < 0.001$) (Tabla 1). En particular, durante la etapa juvenil la presencia de competidores redujo 33% el incremento en el diámetro de los tallos ($F_{1,106} = 14.94$, $P = 0.001$; Fig. 4a), disminuyó 69% la renovación de hojas respecto a las plantas testigo ($F_{1,104} = 5.17$, $P = 0.02$; Fig. 4b) y promovió que la biomasa de las estructuras aéreas pesara aproximadamente 53% menos que la biomasa de las plantas en el grupo testigo ($F_{1,145} = 19.11$, $P < 0.001$; Fig. 4c).

Al igual que en la etapa juvenil de la planta, el efecto de la competencia en las plantas reproductivas provocó una disminución de 32.7% el incremento en el diámetro de los tallos de la planta y disminuyó 32% la producción de hojas nuevas respecto a las plantas testigo ($F_{1,104} = 4.48$, $P = 0.04$; Fig. 4b). Asimismo, el peso seco de las estructuras aéreas disminuyó 53% cuando las plantas adultas crecieron en competencia ($F_{1,145} = 19.11$, $P < 0.001$; Fig. 4c). En el incremento en la altura se un efecto del estadio ($F_{1,103} = 7.619$, $P = 0.007$) y del estadio en la interacción competencia y herbivoría en el número de hojas nuevas producidas ($F_{1,104} = 4.987$, $P = 0.028$). La elongación de los tallos de plantas juveniles bajo competencia no difirió del nivel que las plantas testigo alcanzaron ($F_{1,103} = 0.27$, $P = 0.60$; Fig. 4d). Al igual que las plantas juveniles; las plantas reproductivas que crecieron en competencia elongaron sus tallos de manera equivalente a las plantas testigo ($F_{1,103} = 0.74$, $P = 0.39$; Fig. 4d). Sin embargo, la elongación de los tallos de las plantas reproductivas fue 32% menor que aquella

expresada por las plantas juveniles que crecieron en presencia de competidores ($F_{1,103} = 4.66$, $P = 0.03$; Fig. 4d). La competencia en interacción con la herbivoría no disminuyeron la producción de hojas nuevas en plantas juveniles respecto a las plantas testigo ($F_{1,104} = 1.75$, $P = 0.19$; Fig. 4b) pero en las plantas reproductivas la competencia y el consumo por herbívoros redujeron la producción de hojas nuevas 68% en comparación a las testigo ($F_{1,104} = 5.59$, $P = 0.02$; Fig. 4b).

Tabla 1. Resultados del Manova Pillai's Trace de los efectos de la herbivoría, la competencia y el estadio ontogénico de *Tithonia tubaeformis* en condiciones seminaturales y de invernadero.

Fuente	Pillai' s Trace	gl numerador	gl denominador	P
Condiciones seminaturales				
Herbivoría	0.015	3	99	0.683
Competencia	0.178	3	99	0.001
Estadio	0.073	3	99	0.073
Herbivoría x Competencia	0.008	3	99	0.844
Herbivoría x Estadio	0.013	3	99	0.728
Competencia x Estadio	0.002	3	99	0.983
Herbivoría x Competencia x Estadio	0.075	3	99	0.066
Condiciones de invernadero				
Herbivoría	0.017	5	339	0.338
Competencia	0.172	5	339	<0.001
Estadio	4.294	5	339	<0.001
Herbivoría x Competencia	0.032	5	339	0.061
Herbivoría x Estadio	0.024	5	339	0.150
Competencia x Estadio	0.228	5	339	<0.001
Herbivoría x Competencia x Estadio	0.071	5	339	<0.001

Tabla 2. Resultados del Andeva de los efectos de herbivoría, competencia y estadio de desarrollo en las variables de crecimiento y resistencia de las plantas de *Tithonia tubaeformis* que crecieron en condiciones seminaturales.

Fuente de variación	g.l.	F	P
a) Incremento en el diámetro			
Herbivoría	1	0.774	0.381
Competencia	1	20.107	<0.001
Estadio	1	0.038	0.846
Herbivoría x Competencia	1	0.004	0.948
Herbivoría x Estadio	1	1.002	0.319
Competencia x Estadio	1	0.050	0.823
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	3.025	0.085
Error	106		
b) Elongación del tallo			
Herbivoría	1	0.605	0.439
Competencia	1	4.238	0.042
Herbivoría x Competencia	1	0.346	0.558
Estadio	1	7.619	0.007
Herbivoría x Estadio	1	0.310	0.579
Competencia x Estadio	1	0.117	0.733
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	0.061	0.806
Error	103		
c) Hojas nuevas			
Herbivoría	1	0.467	0.496
Competencia	1	9.390	0.003
Estadio	1	0.023	0.881
Herbivoría x Competencia	1	0.369	0.545
Herbivoría x Estadio	1	1.169	0.282
Competencia x Estadio	1	0.084	0.772
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	4.987	0.028
Error	104		
d) Biomasa aérea			
Herbivoría	1	0.626	0.430
Competencia	1	41.474	<0.001
Estadio	1	6.981	0.009
Herbivoría x Competencia	1	0.662	0.417
Herbivoría x Estadio	1	0.040	0.841
Competencia x Estadio	1	0.110	0.741
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	1.330	0.251
Error	145		
e) Resistencia			
Herbivoría	1	0.916	0.340
Competencia	1	0.388	0.534
Estadio	1	0.192	0.662
Herbivoría x Competencia	1	7.795	0.006
Herbivoría x Estadio	1	0.019	0.890
Competencia x Estadio	1	4.054	0.046
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	3.740	0.055
Error	129		
f) Número de cabezuelas			
Herbivoría	1	1.005	0.319
Competencia	1	20.343	<0.001
Estadio	1	0.889	0.349
Herbivoría x Competencia	1	0.542	0.464
Herbivoría x Estadio	1	0.328	0.569
Competencia x Estadio	1	0.418	0.520
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	0.004	0.949
Error	74		

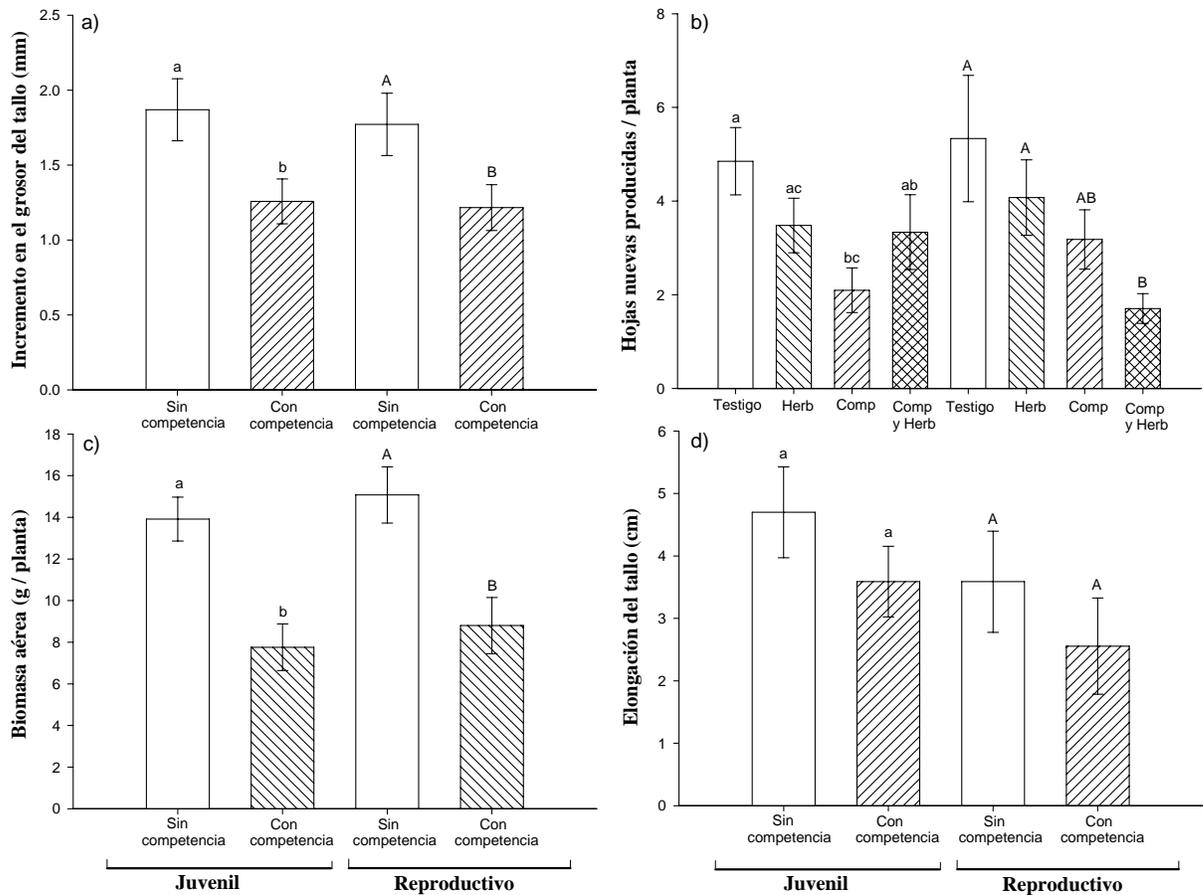


Figura 4. Promedio \pm 1 EE de a) incremento en el grosor del diámetro, b) número de hojas nuevas producidas, c) la biomasa aérea y d) la elongación del tallo después de 8 días a partir del consumo por herbívoros en plantas juveniles y reproductivas de *Tithonia tubaeformis* que crecieron en la REPSA. Se muestran sólo los efectos que resultaron significativos. De este modo, para a, c y d, se muestran los efectos de la competencia. Para b, se muestran los efectos de los tratamientos de herbivoría, competencia y de la acción simultánea de competencia y herbivoría. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba *post hoc*) dentro de un mismo estadio de la planta. Para el estadio juvenil las diferencias se muestran en letras minúsculas mientras que para el estadio reproductivo se muestran en mayúsculas.

Resistencia de *T. tubaeformis*. Debido a que no se contó con suficientes larvas, la resistencia de la herbácea en el estadio juvenil fue estimada con las larvas de *Z. signatipennis* y la resistencia de las plantas adultas con larvas de *S. frugiperda*. En particular, la resistencia de las plantas de *T. tubaeformis* que crecieron en condiciones seminaturales fue activada por la interacción entre la herbivoría y la competencia ($F_{1,129} = 7.795$, $P = 0.006$) y por la competencia y la etapa de desarrollo ($F_{1,129} = 4.054$, $P = 0.046$). Durante el estadio juvenil, la resistencia de las plantas que crecieron en competencia disminuyó 37 % respecto a las plantas testigo ($F_{1,129} = 3.902$, $P = 0.005$) y aunque se notó un incremento en la inducción de resistencia cuando las plantas crecieron ante el efecto sinérgico de la competencia y la herbivoría respecto a las plantas creciendo en competencia ($F_{1,129} = 4.396$, $P = 0.038$) esta diferencia no fue significativa respecto a las plantas testigo ($F_{1,129} = 2.39$, $P = 0.125$; Fig. 5). En contraste con la resistencia que las plantas juveniles expresaron cuando crecieron en presencia de competidores, la resistencia de las plantas reproductivas que crecieron en competencia incrementó 44 % más que las plantas testigo ($F_{1,129} = 3.99$, $P = 0.021$) y, a diferencia de las plantas en estadio juvenil, cuando la competencia ocurrió simultáneamente con la herbivoría la inducción disminuyó 27 % respecto a las plantas testigo aunque esta diferencia no fue significativa ($F_{1,129} = 0.300$, $P = 0.256$; Fig. 5). El efecto del estadio en la capacidad de inducir resistencia no pudo ser estimado ya que se utilizaron diferentes herbívoros en cada experimento.

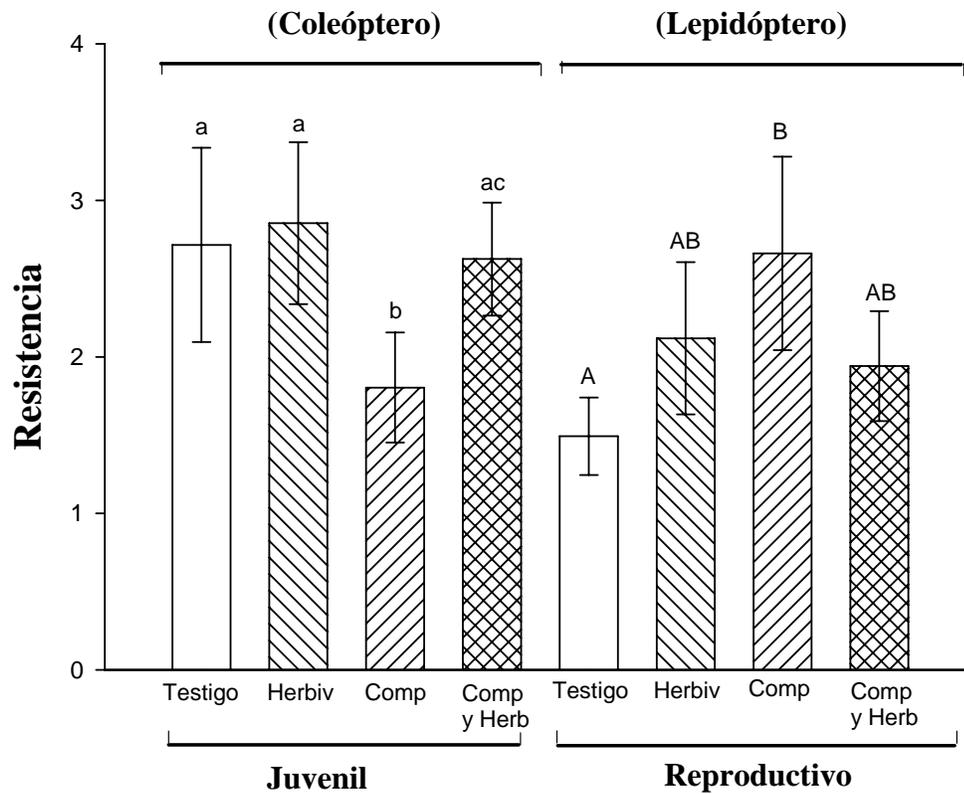


Figura 5. Resistencia ($1 / (\text{Peso final del herbívoro} - \text{Peso inicial}) / \text{Peso inicial}$) de plantas juveniles y reproductivas de *Tithonia tubaeformis* que crecieron en la Reserva del Pedregal de San Ángel bajo diferentes tratamientos. La resistencia en plantas juveniles se estimó con larvas del coleóptero *Zigogramma signatipennis* y en plantas reproductivas con larvas del lepidóptero *Spodoptera frugiperda*. Los valores son promedios \pm 1 EE. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba *post hoc*) dentro de un mismo estadio de la planta. Para el estadio juvenil las diferencias se muestran en letras minúsculas mientras que para el estadio adulto se muestran en mayúsculas.

Experimento en invernadero

Efectos de la competencia y la herbivoría en el crecimiento de T. tubaeformis. Los resultados del Manova indicaron que el tratamiento de competencia (Pillai' s Trace $_{5,339} = 0.172$, $P < 0.001$), el estadio ontogenético (Pillai' s Trace $_{5,339} = 4.294$, $P < 0.001$), las interacciones del estadio con la competencia (Pillai' s Trace $_{5,339} = 0.228$, $P < 0.001$) y la interacción de la competencia y la herbivoría por estadio (Pillai' s Trace $_{5,339} = 0.071$, $P < 0.001$) influyeron en las respuestas inducidas de *T. tubaeformis* cuando la plantas de la herbácea se desarrollaron en condiciones de invernadero (Tabla 1). Al igual que en condiciones seminaturales, la presencia de competidores durante la etapa juvenil de la herbácea tuvo efectos negativos en algunas de las respuestas de crecimiento, como por ejemplo en el grosor de la base de sus tallos; haciéndolos 28% más angostos que las plantas que crecieron solas ($F_{1,408} = 12.31$, $P < 0.001$; Fig. 6a). Asimismo, en competencia, el recambio de hojas nuevas decreció 41% ($F_{1,411} = 33.53$, $P < 0.001$; Fig. 6b) y el peso seco de las estructuras aéreas disminuyó 46% respecto a las plantas testigo que se desarrollaron sin competidores ($F_{1,205} = 46.53$, $P < 0.001$; Fig. 6c). A diferencia de las plantas juveniles que crecieron en la REPSA, la altura de los tallos de las plantas que crecieron en condiciones de invernadero presentó una diferencia de 27% menos respecto a las plantas testigo ($F_{1,408} = 12.79$, $P < 0.001$; Fig. 6d). Cuando las plantas estuvieron en presencia de competidores no se observó un decremento en el área foliar ($F_{1,381} = 2.34$, $P = 0.126$); la cual tampoco disminuyó cuando las plantas fueron consumidas por herbívoros ($F_{1,381} = 0.24$, $P = 0.623$; Fig. 6c). Sin embargo, cuando la competencia ocurrió simultáneamente con la herbivoría, las plantas juveniles de la herbácea si redujeron el área de la lámina de la hoja 30% respecto a las plantas testigo ($F_{1,381} = 35.82$, $P < 0.001$; Fig. 6c).

La influencia negativa de la competencia en el diámetro y la elongación de los tallos y en el número de hojas nuevas producidas por las plantas juveniles no se observó en las plantas adultas de *T. tubaeformis* (Tabla 3; Fig. 6). Además, la elongación del tallo en las plantas adultas ($\chi^2 = 9.49$, 1 gl, $P = 0.001$) y el número de hojas nuevas de las plantas juveniles ($\chi^2 = 4.31$, 1 gl, $P = 0.02$) tuvieron variación genética indicada por las diferentes normas de reacción de las cinco familias analizadas (Fig. 10c y b, respectivamente). La competencia redujo 67% el peso de la biomasa aérea respecto a las plantas testigo ($F_{1,205} = 12.88$, $P < 0.001$). Además, cuando las plantas crecieron en presencia de competidores también se redujo el área foliar aunque sólo cuando esta ocurrió simultáneamente con el consumo por herbívoros ($F_{1,381} = 35.82$, $P < 0.001$; Fig. 9c). Las normas de reacción de esta característica indicaron que *T. tubaeformis* posee variación genética también para esta característica ($\chi^2 = 4.49$, 1 gl, $P = 0.02$; Fig. 10a).

Tabla 3. Resultados del Andeva de los efectos de herbivoría, competencia y el estadio ontogenético en las variables de crecimiento de las plantas de *Tithonia tubaeformis* en el experimento en invernadero.

Fuente de variación	g.l.	F	P
a) Incremento en el diámetro			
Herbivoría	1	2.061	0.152
Competencia	1	10.298	0.001
Estadio	1	100.655	<0.001
Herbivoría x Competencia	1	0.119	0.730
Herbivoría x Estadio	1	0.193	0.660
Competencia x Estadio	1	4.089	0.044
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	0.881	0.349
Error	408		
b) Incremento en la altura			
Herbivoría	1	0.004	0.953
Competencia	1	18.892	<0.001
Estadio	1	14.225	<0.001
Herbivoría x Competencia	1	0.737	0.391
Herbivoría x Estadio	1	0.240	0.625
Competencia x Estadio	1	0.974	0.324
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	0.407	0.524
Error	408		
c) Hojas nuevas			
Herbivoría	1	0.079	0.778
Competencia	1	6.597	0.011
Estadio	1	122.103	<0.001
Herbivoría x Competencia	1	0.512	0.475
Herbivoría x Estadio	1	0.0003	0.986
Competencia x Estadio	1	35.694	<0.001
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	0.273	0.601
Error	411		
d) Biomasa aérea			
Herbivoría	1	0.207	0.650
Competencia	1	30.939	<0.001
Estadio	1	61.455	<0.001
Herbivoría x Competencia	1	0.236	0.628
Herbivoría x Estadio	1	1.252	0.265
Competencia x Estadio	1	1.554	0.214
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	0.026	0.873
Error	130		
e) Área foliar			
Herbivoría	1	22.906	<0.001
Competencia	1	20.101	<0.001
Estadio	1	24.425	<0.001
Herbivoría x Competencia	1	9.239	0.002
Herbivoría x Estadio	1	5.23	0.023
Competencia x Estadio	1	0.003	0.953
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	2.242	0.135
Error	381		

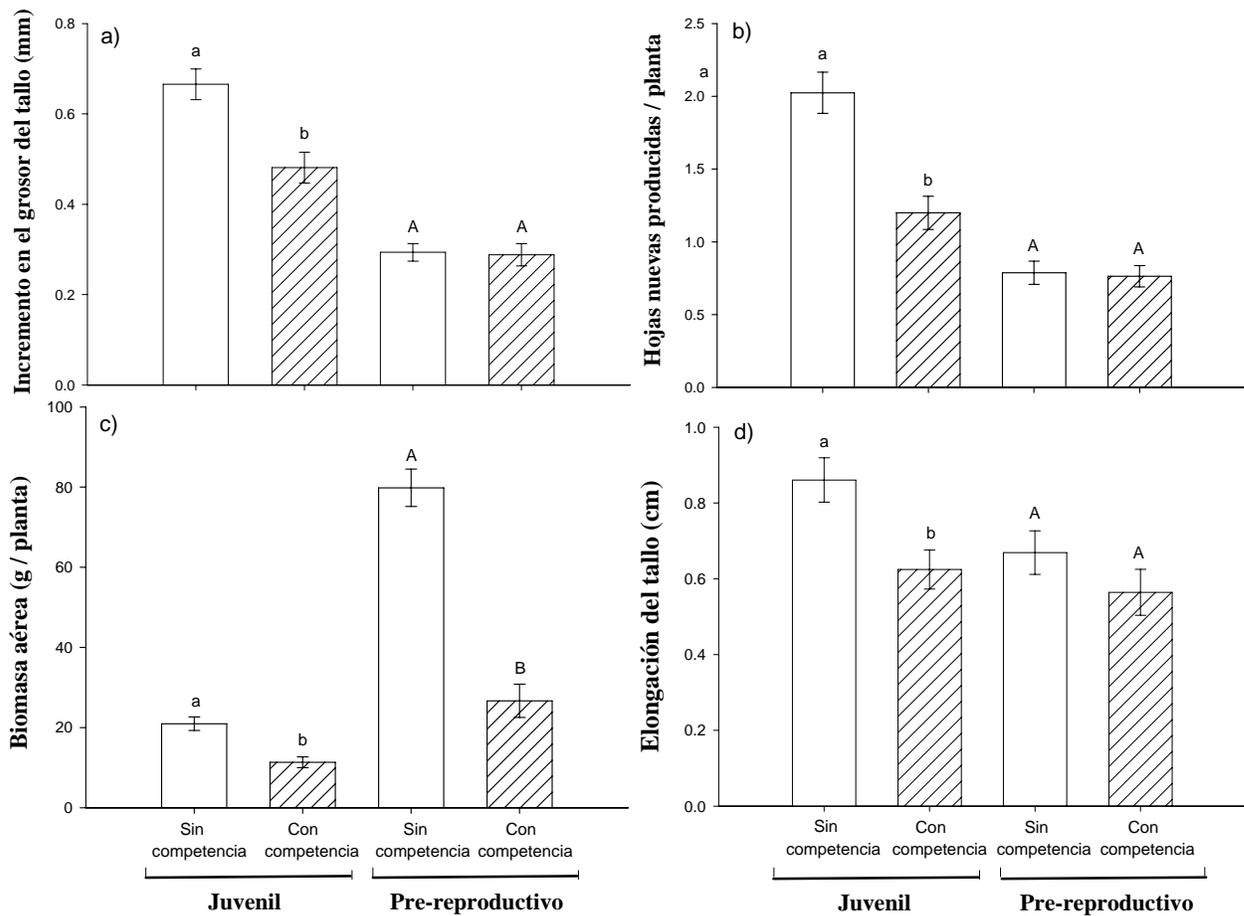


Figura 6. Efecto de la competencia en a) incremento en el diámetro del tallo, b) número de hojas nuevas, c) biomasa aérea y d) incremento en la elongación del tallo de las plantas juveniles y pre-reproductivas de *T. tubaeformis* que crecieron en invernadero. Se aplicaron los tratamientos en plantas pre-reproductivas debido a que las plantas en este estadio no produjeron botones ni flores. Se omitieron los resultados de la herbivoría y de la herbivoría en interacción con la competencia debido a que ambos no fueron significativos. Se muestra el promedio \pm EE. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba *post hoc*) dentro de un mismo estadio de la planta. Para el estadio juvenil las diferencias se muestran en letras minúsculas mientras que para el estadio pre-reproductivo se muestran en mayúsculas.

Efectos de la competencia y la herbivoría en la calidad de las hojas de T. tubaeformis. Los impactos negativos de la competencia que se observaron en algunas respuestas de crecimiento, se encontraron en características fisiológicas como la concentración de N. Además, los efectos en el N fueron diferentes entre estadios ontogenéticos ($F_{1,457} = 1934.71$, $P < 0.001$), en plantas que tuvieron el consumo por el herbívoro en diferente etapa ontogenética ($F_{1,457} = 4.547$, $P = 0.034$) y la herbivoría y competencia en distinta etapa ontogenética ($F_{1,457} = 14.952$, $P < 0.001$). En hojas de plantas juveniles el N disminuyó 17% ($F_{1,457} = 25.96$, $P < 0.001$; Fig. 8a) y, en plantas que tuvieron el consumo por herbívoros en una de sus hojas, disminuyó 9% respecto a las plantas testigo ($F_{1,457} = 6.87$, $P = 0.009$; Fig. 8a). La competencia ($F_{1,400} = 30.695$, $P < 0.001$), el estadio ontogenético ($F_{1,400} = 272.151$, $P < 0.001$), la herbivoría por competencia ($F_{1,400} = 7.814$, $P = 0.005$), la herbivoría por estadio ($F_{1,400} = 7.93$, $P = 0.005$) y la competencia por estadio ontogenético ($F_{1,400} = 44.624$, $P < 0.001$) tuvieron un efecto en el P disponible en las hojas de plantas de *T. tubaeformis*. Las plantas juveniles en competencia no se redujeron su concentración de P ($F_{1,400} = 3.16$, $P = 0.076$; Fig. 8b) ni la relación nitrógeno/fósforo (N/P) ($F_{1,400} = 0.37$, $P = 0.54$; Fig. 8c). La presencia simultánea de la competencia y la herbivoría tampoco influyó negativamente la concentración de N, de P, ni la relación N/P en plantas pre-reproductivas (Tabla 3 i; Fig. 8). En lo que respecta a las plantas adultas, en conjunto tuvieron 62% menos N en sus hojas respecto a las plantas juveniles que también crecieron en condiciones de invernadero (Fig. 8a). Aunque ni la competencia ni la herbivoría tuvieron un efecto negativo en la concentración de N presente en las hojas de plantas adultas, éstas presentaron 21% menos P que las plantas testigo cuando fueron consumidas ($F_{1,400} = 17.32$, $P < 0.001$) y contrastantemente, 49% más P cuando las plantas crecieron en competencia ($F_{1,400} = 24.99$, $P < 0.001$; Fig. 8b). Además, el consumo por herbívoros produjo una disminución en el P en las hojas de plantas adultas de *T. tubaeformis* ($F_{1,400} = 17.31$, $P < 0.001$; Fig. 8b); comportamiento que se refleja en un incremento de 33%

en la relación N/P en este tratamiento en la etapa reproductiva (Fig. 8c). Adicionalmente, las plantas adultas de *T. tubaeformis* mostraron tener varianza genética en la concentración de N ($\chi^2 = 5.40$, 1 gl, $P = 0.01$; Fig. 11a), de fósforo ($\chi^2 = 7.89$, 1 gl, $P = 0.002$; Fig. 11b), así como en la relación N/P ($\chi^2 = 4.57$, 1 gl, $P = 0.02$; Fig. 11c).

Por otro lado, la competencia ($F_{1,225} = 31.448$, $P < 0.001$) y el estadio de desarrollo ($F_{1,225} = 42.963$, $P < 0.001$) tuvieron efectos en el contenido de agua en las hojas de *T. tubaeformis*. Cuando las plantas juveniles crecieron en presencia de competidores, el contenido de agua en sus hojas disminuyó 32% ($F_{1,225} = 11.38$, $P < 0.001$; Fig. 9a) y también disminuyó el contenido de agua de las hojas de plantas adultas en un 38% ($F_{1,225} = 18.53$, $P < 0.001$; Fig. 9a). Por su parte, la competencia ($F_{1,396} = 15.348$, $P < 0.001$), el estadio ontogenético ($F_{1,396} = 101.556$, $P < 0.001$) y la competencia con herbivoría entre estadios ($F_{1,225} = 10.146$, $P = 0.001$) tuvieron un efecto en la pubescencia de las plantas. Tanto las plantas juveniles ($F_{1,396} = 6.90$; $P = 0.008$; Fig. 9b) como las adultas presentaron un incremento en el número de tricomas en el haz de sus hojas ($F_{1,396} = 8.47$, $P = 0.004$; Fig. 9b). Esto fue consistente en las plantas reproductivas que crecieron en competencia y además tuvieron el consumo por herbívoros ($F_{1,396} = 0.027$, $P = 0.86$; Fig. 69).

Resistencia de T. tubaeformis. La resistencia expresada por las plantas de *T. tubaeformis* que crecieron en condiciones de invernadero difirió dependiendo del estadio ontogenético ($F_{1,255} = 17.064$, $P < 0.001$; Fig. 7). A diferencia de la resistencia expresada por las plantas juveniles que crecieron en condiciones seminaturales, las plantas que se desarrollaron en invernadero durante el estadio juvenil resistieron 61% menos que las plantas testigo cuando crecieron en competencia ($F_{1,255} = 25.96$, $P < 0.001$; Fig. 7). Las plantas reproductivas expresaron la misma resistencia respecto a las plantas testigo cuando crecieron en presencia de competidores ($F_{1,255} = 0.079$, $P = 0.778$; Fig. 7). La herbivoría en contraste, no tuvo efectos en la inducción de

resistencia en las plantas de *T. tubaeformis* ($F_{1,255} = 0.72$, $P = 0.397$) ni cuando actuó simultáneamente con la herbivoría ($F_{1,255} = 0.003$, $P = 0.956$). Asimismo, no hubo un efecto de la interacción de la competencia y la herbivoría dependiendo del estadio ontogenético ($F_{1,255} = 0.28$, $P = 0.598$)

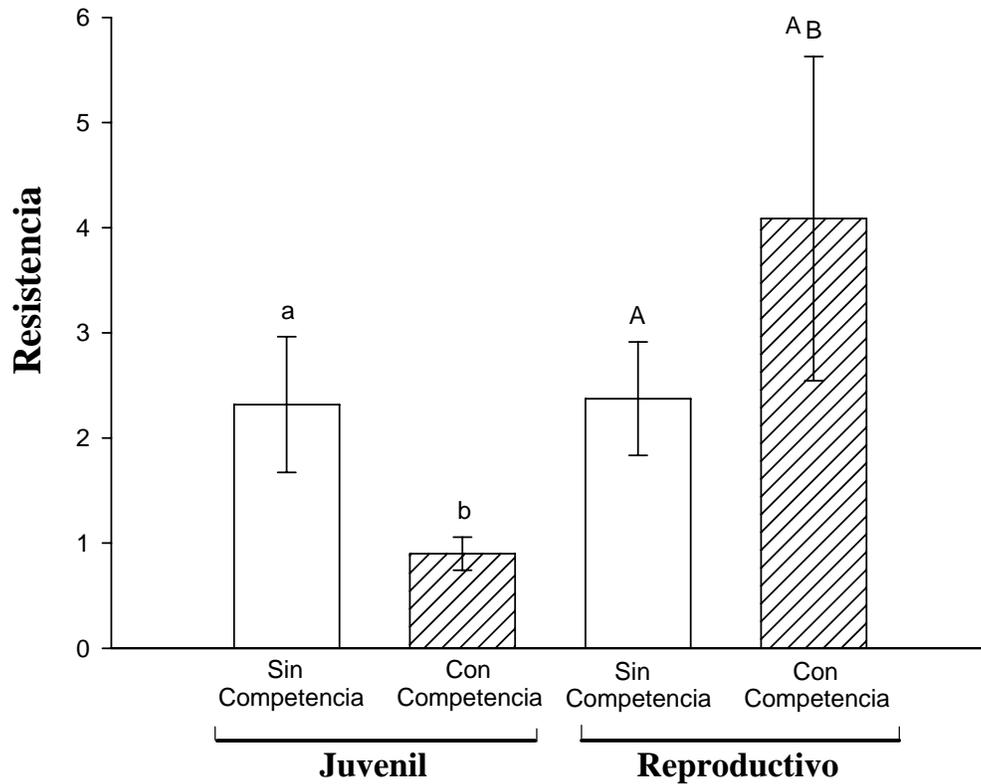


Figura 7. Resistencia, evaluada como $1 / ((\text{Peso final del herbívoro} - \text{Peso inicial}) / \text{Peso inicial}) / \text{área foliar consumida}$ con larvas de *Spodoptera frugiperda*, de plantas juveniles y pre-reproductivas de *Tithonia tubaeformis* que crecieron en invernadero bajo diferentes tratamientos. Se estimó la resistencia en plantas pre-reproductivas debido a que las plantas en este estadio no produjeron botones ni flores. Los valores son promedios ± 1 EE de las plantas testigo y las que tuvieron competencia. Se omitieron los valores de herbivoría y herbivoría con competencia debido a que no fueron significativos. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba *post hoc*) dentro de un mismo estadio de la planta. Para el estadio juvenil las diferencias se muestran en letras minúsculas mientras que para el estadio adulto se muestran en mayúsculas.

Tabla 3. (Continuación) Resultados del Andeva de los efectos de herbivoría, competencia y el estadio ontogenético en la calidad de las plantas de *Tithonia tubaeformis* que crecieron en invernadero.

Fuente de variación	g.l.	F ó χ^2	P
f) Contenido de agua en hojas			
Herbivoría	1	0.687	0.408
Competencia	1	31.448	< 0.001
Estadio	1	42.963	< 0.001
Herbivoría x Competencia	1	0.155	0.694
Herbivoría x Estadio	1	0.025	0.874
Competencia x Estadio	1	0.040	0.843
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	0.534	0.466
Error	225		
g) Resistencia			
Herbivoría	1	0.719	0.397
Competencia	1	0.178	0.674
Estadio	1	17.064	< 0.001
Herbivoría x Competencia	1	0.003	0.956
Herbivoría x Estadio	1	0.115	0.735
Competencia x Estadio	1	1.367	0.243
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	0.279	0.598
Error	255		
h) Nitrógeno			
Herbivoría	1	0.514	0.474
Competencia	1	2.299	0.130
Estadio	1	1934.714	< 0.001
Herbivoría x Competencia	1	7.372	0.007
Herbivoría x Estadio	1	4.547	0.034
Competencia x Estadio	1	3.610	0.058
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	14.952	< 0.001
Error	457		
i) Fósforo			
Herbivoría	1	2.754	0.098
Competencia	1	30.695	< 0.001
Estadio	1	272.151	< 0.001
Herbivoría x Competencia	1	7.814	0.005
Herbivoría x Estadio	1	7.934	0.005
Competencia x Estadio	1	44.624	< 0.001
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	0.098	0.754
Error	400		
j) Relación Nitrógeno/Fósforo			
Herbivoría	1	2.620	0.106
Competencia	1	49.472	< 0.001
Estadio	1	0.036	0.849
Herbivoría x Competencia	1	4.989	0.026
Herbivoría x Estadio	1	4.410	0.036
Competencia x Estadio	1	64.545	< 0.001
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	3.986	0.047
Error	400		
k) Tricomas (pubescencia)			
Herbivoría	1	4.937	0.026
Competencia	1	15.348	< 0.001
Estadio	1	101.556	< 0.001
Herbivoría x Competencia	1	3.690	0.055
Herbivoría x Estadio	1	2.918	0.088
Competencia x Estadio	1	0.068	0.794
Herbivoría x Competencia x Estadio	1	10.146	0.001
Error	396		
l) Número de cabezuelas			
Herbivoría	1	0.22	0.64
Competencia	1	55.471	< 0.001
Herbivoría x Competencia	1	1.003	0.32
Error	67		

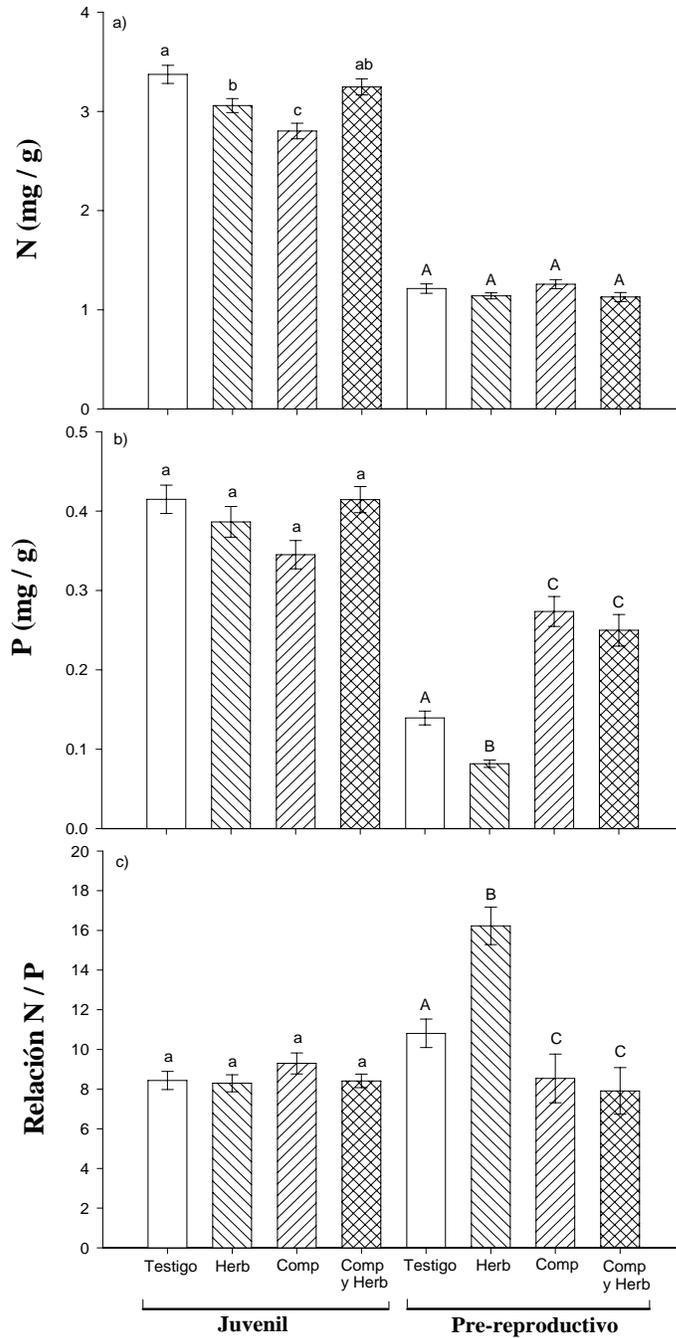


Figura 8. Concentración de N y P y la relación N/P en hojas de plantas juveniles y pre-reproductivas de *Tithonia tubaeformis* que crecieron en invernadero. Se utilizaron plantas pre-reproductivas debido a que las plantas en este estadio no produjeron botones ni flores. Los valores son medias ± 1 EE de las plantas testigo, las que tuvieron herbivoría, competencia, y herbivoría más competencia. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba *post hoc*) dentro de un mismo estadio de la planta. Para el estadio juvenil las diferencias se muestran en letras minúsculas mientras que para el estadio adulto se muestran en mayúsculas.

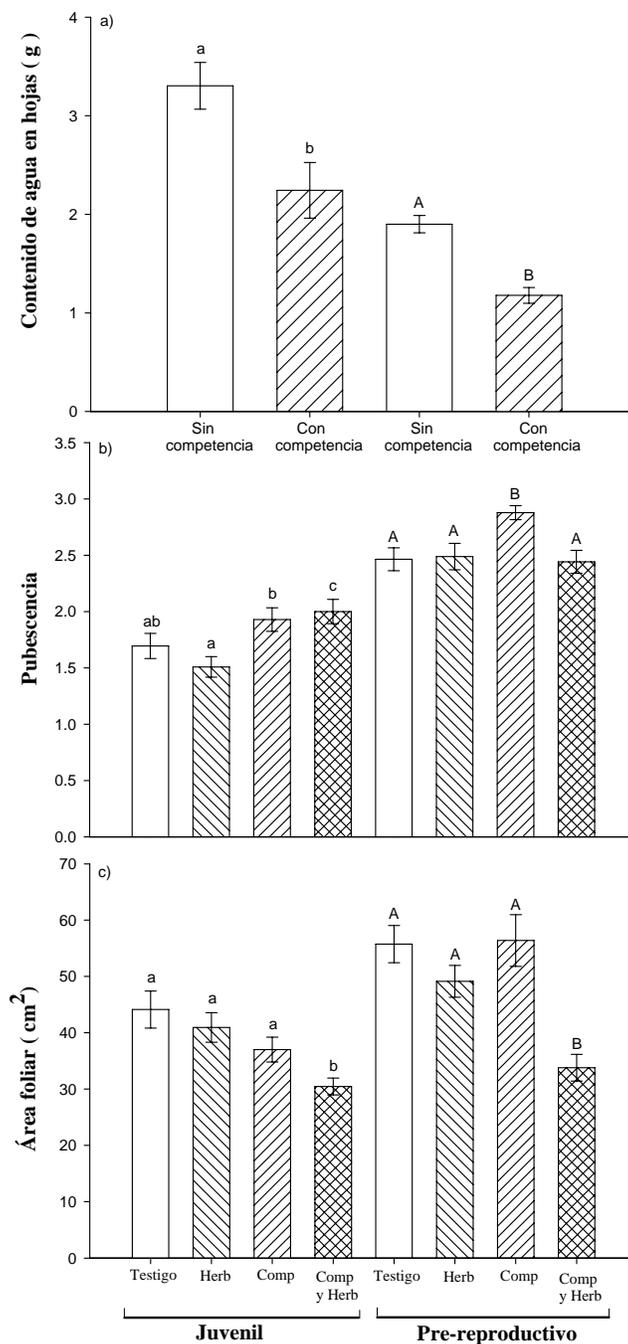


Figura 9. Promedio \pm EE de a) el contenido de agua, b) la pubescencia y b) el área foliar de las plantas juveniles y pre-reproductivas de *Tithonia tubaeformis*. Se utilizaron plantas pre-reproductivas debido a que las plantas en este estadio no produjeron botones ni flores. Dado que los efectos de la herbivoría y su interacción con la competencia no fueron significativos, para a) se muestra sólo el efecto de la competencia. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba *post hoc*) dentro de un mismo estadio de la planta. Para el estadio juvenil las diferencias se muestran en letras minúsculas mientras que para el estadio adulto se muestran en mayúsculas.

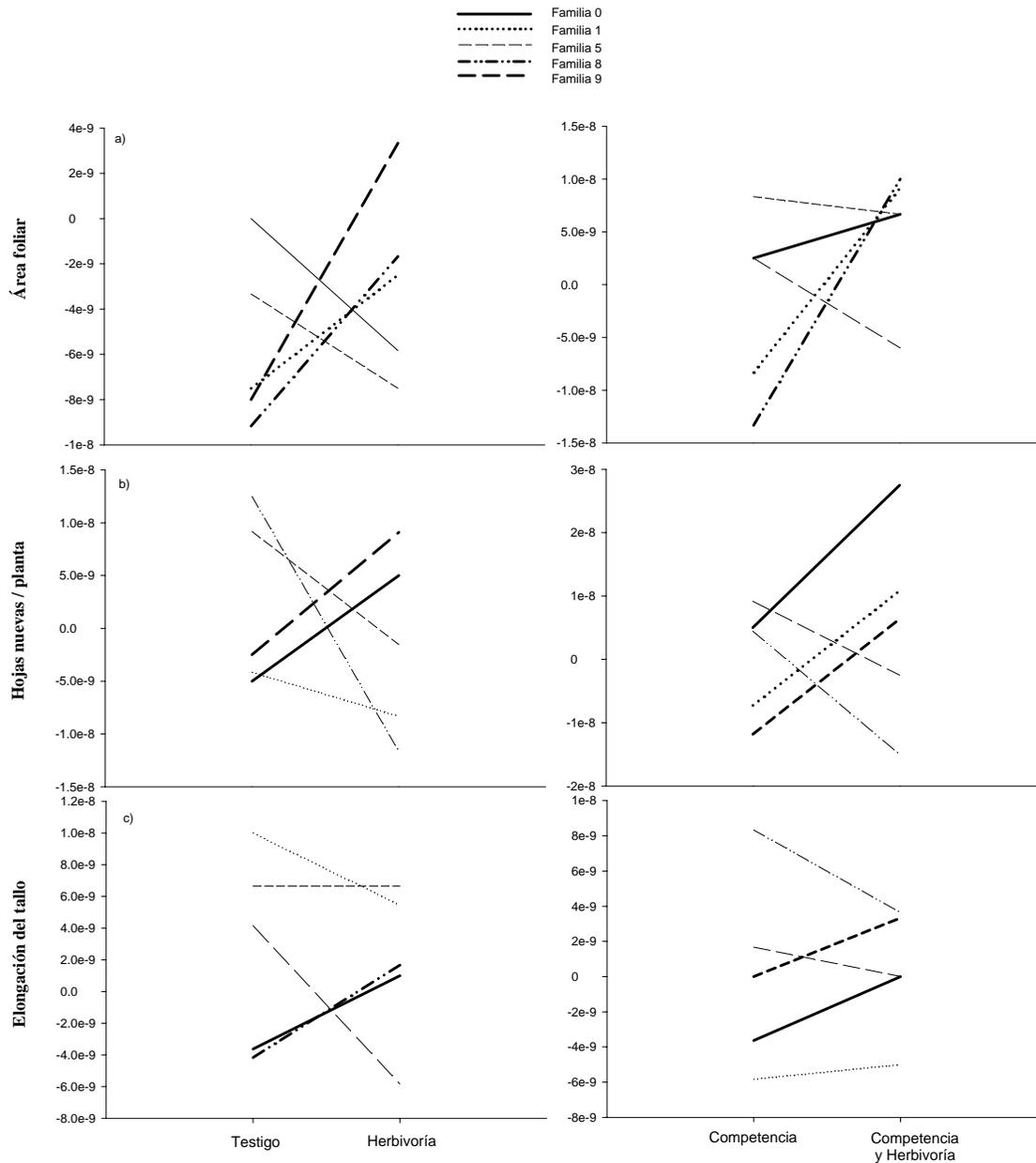


Figura 10. Normas de reacción de a) el área foliar, b) el número de hojas nuevas y c) la elongación del tallo de las plantas de *Tithonia tubaeformis* que crecieron en condiciones de invernadero. A la izquierda se muestra el grupo testigo y el efecto del tratamiento de herbivoría y a la derecha los efectos de la competencia y la competencia con herbivoría. Se muestran sólo las variables que presentaron efectos significativos ($P < 0.05$) detectados en cada una de las etapas. Para a y c se muestran las normas de reacción de plantas pre-reproductivas y en b las de plantas juveniles. Se utilizaron plantas pre-reproductivas debido a que las plantas en este estadio no produjeron botones ni flores.

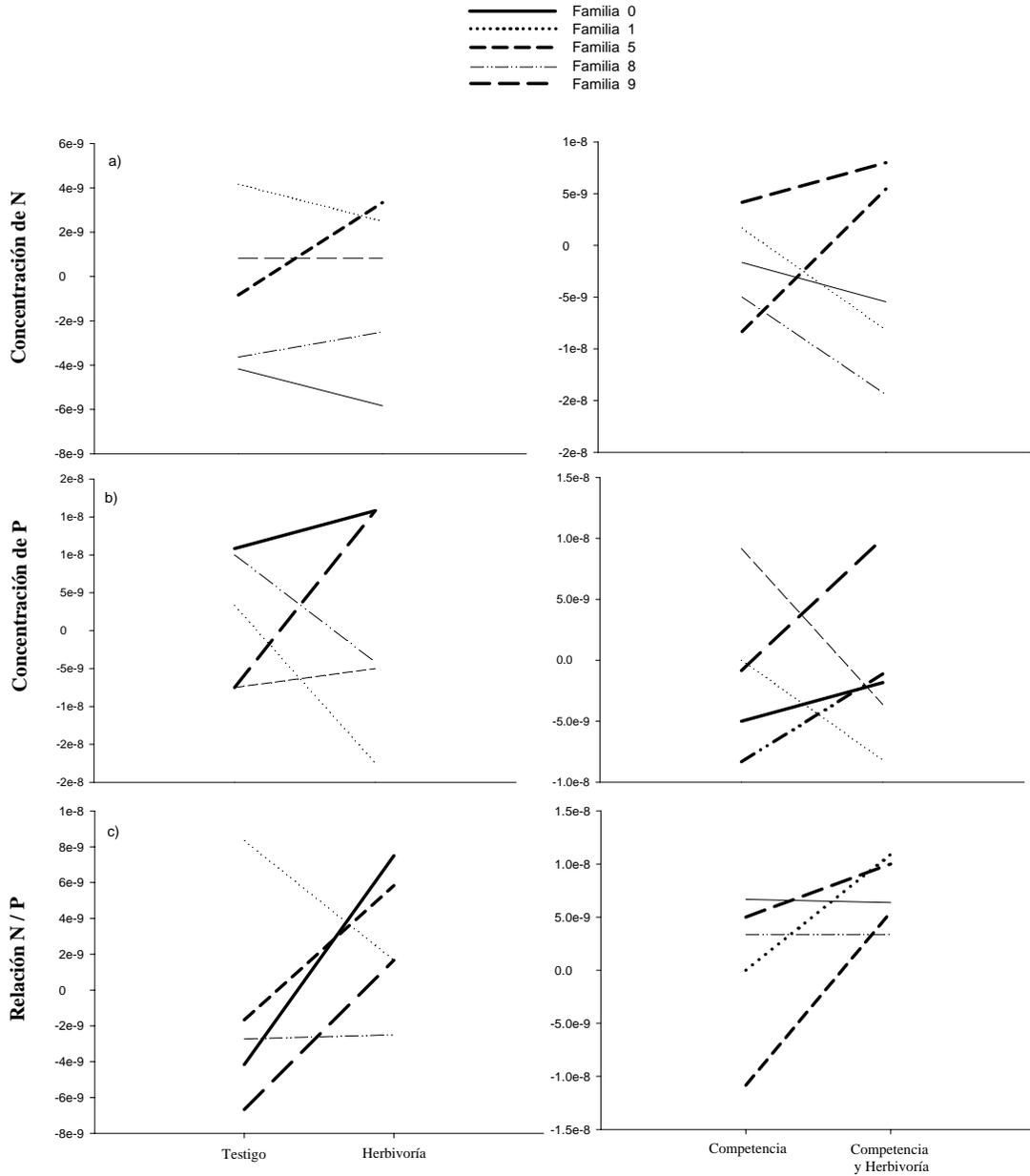


Figura 11. Normas de reacción de la concentración de a) N, b) P y c) su relación en plantas pre-reproductivas de *Tithonia tubaeformis* que crecieron en condiciones de invernadero en función del grupo testigo y el tratamiento de herbivoría (izquierda), y de la competencia y la competencia con herbivoría (derecha). Se utilizaron plantas pre-reproductivas debido a que las plantas en este estadio no produjeron botones ni flores. Se omitieron las normas de reacción de las plantas juveniles debido a que no mostraron varianza genética significativa.

Costos de la inducción de respuestas en la adecuación de T. tubaeformis. No se detectaron costos fisiológicos de la inducción de respuestas en las plantas. En contraste, se detectó una relación positiva entre las concentraciones de N y P ($R^2 = 0.49$, $P < 0.001$; Fig. 12).

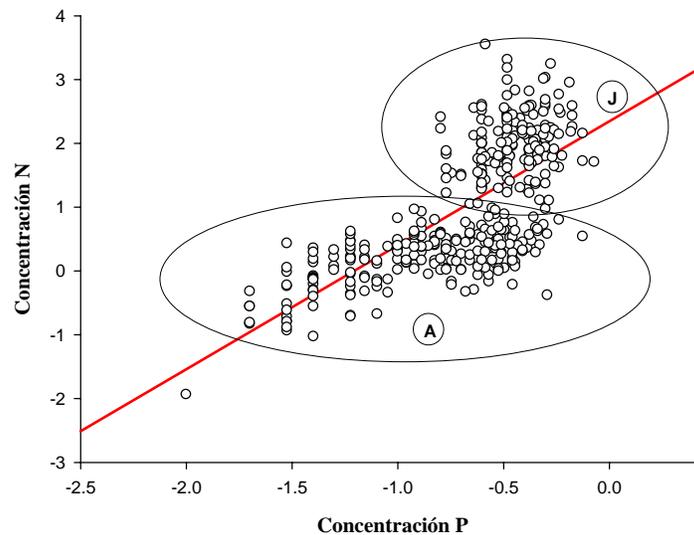


Figura 12. Relación entre la concentración de P y N en **J** plantas juveniles y **A** pre-reproductivas de *Tithonia tubaeformis* que crecieron en invernadero ($R^2 = 0.49$, $P < 0.001$).

Efecto de la competencia y la herbivoría en la adecuación de T. tubaeformis. La competencia ($F_{1,74} = 20.343$, $P < 0.001$) tuvo un efecto negativo en el número de cabezuelas producidas por *T. tubaeformis* que se desarrollaron en la REPSA en 2007. Las plantas que crecieron en presencia de competidores tuvieron una adecuación menor que las plantas que crecieron solas. Este efecto se observó tanto en las plantas que fueron inducidas en el estadio juvenil ($F_{1,74} = 10.68$, $P = 0.002$) como aquellas que recibieron la inducción en el estadio reproductivo ($F_{1,74} = 10.22$, $P = 0.002$); las plantas que crecieron con plantas competidoras en el estadio juvenil produjeron 59% menos cabezuelas que las plantas testigo ($F_{1,74} = 8.84$, $P = 0.004$), mientras

que las plantas que recibieron el tratamiento de competencia en el estadio reproductivo disminuyeron 46% la producción de dichas estructuras ($F_{1,74} = 7.196$, $P = 0.009$; Fig. 13).

Al igual que en las plantas en el experimento en 2007, la competencia tuvo un efecto significativo en el número de cabezuelas producidas por las plantas de *T. tubaeformis* que crecieron en la REPSA en 2008 ($F_{1,67} = 55.471$, $P < 0.001$). La competencia generó una disminución de aproximadamente 60% en la adecuación de las plantas que crecieron en presencia de competidores respecto a las plantas que crecieron solas ($F_{1,67} = 20.51$, $P < 0.001$; Fig. 14). El consumo por herbívoros, ni en su interacción con la competencia tuvieron efectos significativos en la adecuación de *T. tubaeformis* (Tabla 3).

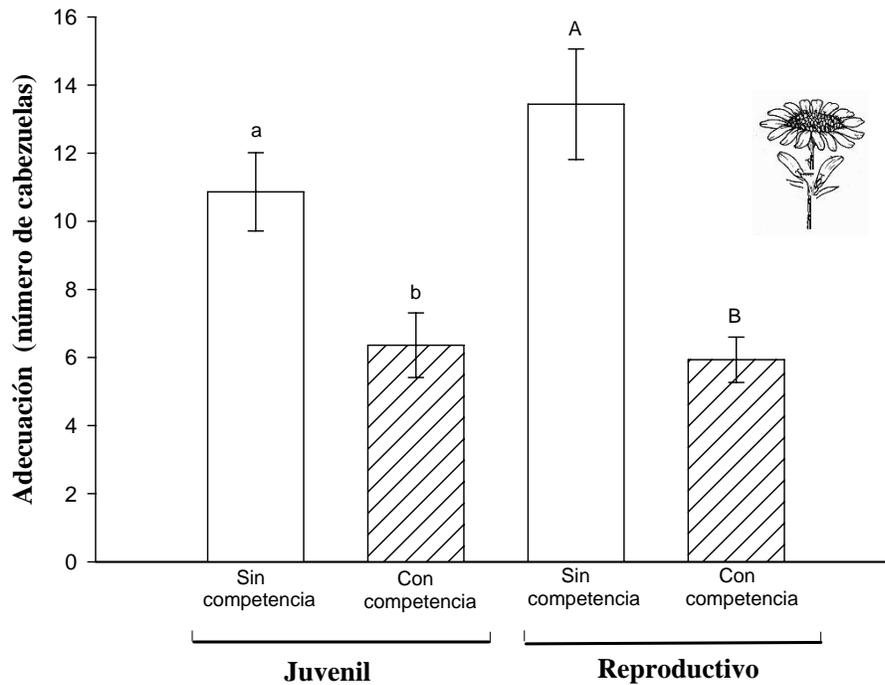


Figura 13. Valores promedio \pm EE del número de cabezuelas producidas por *Tithonia tubaeformis* en la REPSA en 2007 en función del tratamiento de competencia y de la etapa de desarrollo. Se omitieron los valores de la herbivoría y la interacción de la competencia y la herbivoría debido a que no fueron significativos. Las barras no conectadas por la misma letra denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba *post hoc*).

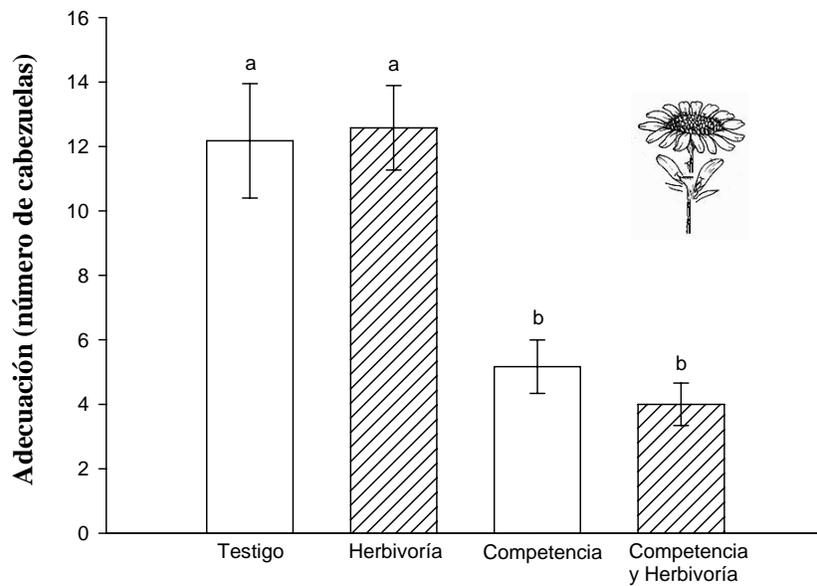


Figura 14. Efecto de la herbivoría, la competencia y la interacción competencia y herbivoría en la adecuación de *Tithonia tubaeformis* en plantas que se mantuvieron desde la etapa juvenil hasta la producción de cabezuelas en la REPSA en 2008. Se muestra el promedio \pm 1 EE del número de cabezuelas producidas por planta. Las barras no conectadas por la misma letra denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba *post hoc*).

DISCUSIÓN

Efectos de la competencia y la herbivoría en la inducción de diferentes respuestas en las plantas del girasol silvestre *T. tubaeformis*

Los resultados de este trabajo muestran que como se planteó en las hipótesis originales, las plantas del girasol silvestre *T. tubaeformis* indujeron diferentes respuestas ante la competencia y la herbivoría dependiendo del contexto ecológico en el cual se desarrollaron y del estadio ontogenético en el que se encontraron cuando se produjo la inducción. Por ejemplo, en la REPSA, la resistencia de las plantas juveniles en el ambiente competitivo disminuyó, mientras que la resistencia de las plantas adultas que crecieron en competencia incrementó. En el experimento de 2008 la expresión de la resistencia en plantas juveniles que estuvieron en competencia fue menor respecto las plantas adultas que mostraron una tendencia a incrementar su resistencia. Lo anterior coincide con los trabajos que han demostrado una relación positiva entre la capacidad para responder y edad o tamaño de la planta en varias especies de herbáceas (Boege y Marquis 2005). Esto contradice la predicción de que en plantas que se reproducen sólo una vez (como *T. tubaeformis* que es anual) los estadios juveniles pueden ser más susceptibles a los efectos de sus antagonistas, por lo que deben inducir defensas en mayor medida que en estadios maduros, cuando la mayoría de los recursos tendría que ser asignada principalmente a la reproducción (Van Dam *et al.* 2001). Aunque no se estimó la proporción de raíz y tallo de *T. tubaeformis*, la baja resistencia inducida en las plantas juveniles puede indicar que las prioridades fisiológicas de las plantas en ese estadio fueron las de crecimiento. En contraste, en las plantas adultas pudo ser favorecida una mayor inducción de resistencia al contar potencialmente con una mayor capacidad de producir y almacenar recursos.

Por otro lado, el que la herbivoría no haya tenido un efecto significativo en la inducción de resistencia y la competencia si, podría indicar que existe un beneficio de la inducción de resistencia en tejidos de plantas en competencia en las cuales el valor del tejido foliar (para realizar la fotosíntesis y su consecuente generación de recursos) es muy alto. También existe la posibilidad de que el consumo del 25% que se aplicó en una hoja de las plantas de *T. tubaeformis* no fue suficiente para que la herbácea indujera una respuesta de resistencia, pues se sabe que en algunas plantas se necesita alcanzar cierta cantidad o umbral de daño para que la planta active las respuestas de resistencia (Underwood 2000). Una explicación alternativa a la inducción de resistencia en *T. tubaeformis* puede ser que la inducción de resistencia de las plantas que crecieron en competencia se deba a un beneficio del estrés ejercido por esta interacción; como apunta la teoría del beneficio del estrés de Siemens *et al.* (2003). A este respecto, se ha constatado que los factores estresantes pueden incrementar las concentraciones de químicos defensivos debido a la liberación de formas activas de compuestos causando autotoxicidad (Bergelson y Purrington 1996); mecanismo que se ha detectado en las plantas de *T. tubaeformis* (Juárez y Cazón 2003). Acerca de los mecanismos fisiológicos involucrados, Thaler y Bostock (2004) demostraron que el ácido abscísico, una hormona que regula las respuestas en plantas ante el estrés hídrico y salino, tiene un efecto sinérgico con el ácido jasmónico, el cual es un importante promotor de defensas inducidas (Schaller 2001). Además, estudios recientes han mostrado que efectivamente la competencia puede alterar la cantidad de metabolitos secundarios en las plantas (Agrawal 2004). Algunos de los compuestos que han sido inducidos en respuesta a los competidores son los glicósidos iridoideos (Barton y Bowers 2006). Dichos compuestos pertenecen al grupo de los terpenos, los cuales han sido encontrados como componentes del metabolismo de *T. tubaeformis* (La Duke 1982). Los terpenos tienen un efecto anti-herbívoro pero se ha demostrado que son

inducidos por otras interacciones además del consumo por herbívoros, como por ejemplo por la infección con patógenos (Marak *et al.* 2002).

Debe considerarse que las respuestas en las pruebas de resistencia entre experimentos podrían haber sido influenciadas por el tipo de larvas que fueron utilizadas en cada caso. Por ejemplo, en el experimento en 2007 se usaron larvas del crisomélido especialista *Z. signatipennis* para las plantas juveniles y larvas del lepidóptero generalista *S. frugiperda* para las reproductivas. Mientras que para el experimento en 2008 se usaron larvas del lepidóptero generalista para ambas etapas. Los patrones de resistencia caracterizados en este trabajo indican que las plantas juveniles redujeron su capacidad de inducir resistencia al crecer en presencia de plantas competidoras. Sin embargo, se debe considerar que el no haber contado con una estandarización en cuanto al tipo de larvas utilizadas pudo haber influenciado los resultados de la resistencia. Debe considerarse que las larvas del coleóptero especialista *Z. signatipennis* tienen una estrecha relación con las plantas de *T. tubaeformis* por lo que es probable que, al estar acostumbradas a los químicos que produce la planta, no se hayan visto afectadas. Tal y como se ha documentado en sistemas especialistas como el caso del secuestro de cardenoloides que realizan las larvas de la mariposa monarca *Danaus plexippus* de las *Asclepias*, en donde las larvas del herbívoro pueden detoxificar metabolitos secundarios de las plantas y utilizarlos para alejar a sus depredadores. Cabe señalar que el efecto de la resistencia de las plantas se puede detectar también mediante un retraso del desarrollo de las larvas e incluso en malformaciones en los adultos (Curzio *et al.* 2009). Aunque en este estudio no se realizó el seguimiento en el desarrollo de las larvas hasta la emergencia de los adultos de *Z. signatipennis* o de *S. frugiperda* no puede descartarse que el efecto de la resistencia de *T. tubaeformis* en los herbívoros se haya producido a largo plazo, aspecto que las pruebas anteriores no lograron detectar.

Al analizar otra característica de defensa de las plantas como es la presencia de tricomas en las hojas, se observó que el número de tricomas en las plantas pre-productivas fue mayor cuando crecieron en competencia y, en plantas juveniles, cuando éstas crecieron en competencia y además fueron consumidas por el herbívoro. El incremento en la pubescencia en las plantas juveniles corresponde a una respuesta adaptativa que permite a las plantas disminuir el acceso de los herbívoros en las hojas (Lee *et al.* 1986) o evitar el consumo de estos al funcionar como una barrera que evita que algunos insectos, como larvas neonatas o insectos chupadores de sabia, hagan contacto con la superficie de las hojas de una planta que comparte recursos con plantas vecinas. Aunque la frecuencia de plantas adultas de *T. tubaeformis* con hojas muy pubescentes en competencia no corresponde a la respuesta de evasión al consumo por herbívoros, probablemente pueda tratarse de una respuesta para evitar la pérdida de agua la cual, como se vio en los resultados, fue un recurso limitado en condiciones de competencia. El incremento en la pubescencia de las hojas se ha considerado como una característica adaptativa en herbáceas que crecen en ambientes desérticos (Darren *et al.* 1998) ya que la presencia de tricomas les permite reducir la pérdida de agua por la reducción en la incidencia de la radiación solar que mantienen la temperatura de la hoja en niveles óptimos para que se lleve a cabo la fotosíntesis (Sandquist y Ehleringer 1998). En suma, los resultados del presente estudio sugieren que el estrés asociado con la competencia pudo haber influido las vías metabólicas de la resistencia inducida contra los herbívoros en las plantas juveniles de *T. tubaeformis* que crecieron en la REPSA.

Efectos de la competencia y la herbivoría en los patrones de crecimiento de *T. tubaeformis*

En particular, la competencia fue la interacción que mostró tener más efectos negativos en el crecimiento de las plantas de la herbácea y algunos de sus efectos fueron consistentes en ambos experimentos. La herbivoría por su parte tuvo efectos en las plantas de *T. tubaeformis* cuando actuó simultáneamente con la competencia. Cuando las plantas juveniles de *T. tubaeformis* crecieron en competencia, presentaron una reducción en el diámetro de sus tallos, en el número de hojas nuevas producidas y en la biomasa aérea; efectos negativos que se mantuvieron en condiciones seminaturales y de invernadero. Por otra parte, en las plantas adultas que crecieron en presencia de competidores también se detectó una disminución en el peso seco de la biomasa aérea, reducción que también fue consistente en los dos experimentos. En las plantas pre-reproductivas en competencia se observó igualmente la presencia de un patrón consistente entre los dos experimentos, pero en este caso respecto a la capacidad para mantener la producción de hojas nuevas y elongar la altura del tallo al mismo nivel que las plantas testigo. Esta capacidad se suma al mantenimiento del área foliar y en el número de hojas nuevas producidas; respuestas que se ha demostrado, surgen para evitar el impacto negativo de las plantas competidoras (Ballaré *et al.* 1990). La capacidad de las plantas pre-reproductivas para mantener diversas estructuras al mismo nivel que las plantas testigo puede deberse a que al contar con raíces y tallos más desarrollados, hayan sido más capaces de captar recursos; o tengan una mayor cantidad almacenada de éstos (Boege y Marquis 2005). Lo anterior incluso podría explicar el mantenimiento en la concentración de N y el incremento en la concentración de fósforo en las plantas reproductivas que crecieron en competencia ya que estos bioelementos tienen un papel muy importante en la división y diferenciación celular. En particular, el P regula la tasa de asimilación de carbono lo cual es importante para que se lleve a cabo

la fotosíntesis, además de estimular la floración y el desarrollo de las semillas (Vance *et al.* 2003). Por su parte, las plantas en estadio juvenil, al no contar con estructuras muy desarrolladas con las cuales captar recursos, tuvieron menos recursos que pudieron haber sido asignados a la resistencia y las demandas de recursos para el desarrollo de las estructuras como apunta Weiner (2004).

Los efectos negativos de la competencia sobre las plantas de *T. tubaeformis* coinciden con los que han sido demostrados en numerosas investigaciones. En dichos estudios se ha evidenciado que el crecer en hacinamiento limita la habilidad competitiva de las plantas para captar recursos (*i.e.* agua, luz y nutrientes) que podrían ser asignados a crecimiento (Casper y Jackson 1997), diferenciación y producción de diversas estructuras (Bengtsson *et al.* 1994). Cabe señalar que, a pesar de que el efecto de la competencia en el desempeño de las plantas puede evidenciarse también a nivel radicular, puesto que las raíces están expuestas a los productos del metabolismo de las plantas vecinas que, además de contener nutrientes y otros compuestos, incluyen sustancias alelopáticas (Rasmann y Agrawal 2008), la naturaleza de las raíces de las plantas de *T. tubaeformis* no permitió explorar estos posibles mecanismos ya que la herbácea crea una intrincada red de raíces sumamente delgadas, lo que dificulta la correcta separación de la biomasa asignada a la raíz en cada una de las plantas que crecieron juntas en la misma maceta.

Los impactos de la competencia se volvieron más complejos al comparar los efectos que tuvo esta interacción en plantas juveniles y reproductivas entre ambientes. Por ejemplo, el contenido de agua en las plantas que crecieron en competencia disminuyó tanto en las plantas juveniles como en las pre-reproductivas y, contrastantemente, el área foliar se mantuvo en ambas etapas, aunque no cuando la competencia y la herbivoría ocurrieron simultáneamente. Lo anterior podría indicar que

cuando las plantas necesitan responder simultáneamente a la presencia de plantas vecinas y además al consumo del herbívoro pueden experimentar disyuntivas en la asignación de sus recursos. Sin embargo, esta posibilidad requiere de estudios más detallados.

La única característica que las plantas juveniles que crecieron en la REPSA lograron mantener al mismo nivel que las plantas testigo fue la altura de sus tallos. Sin embargo, en aquellas plantas juveniles que crecieron en invernadero se observó un crecimiento limitado de esa estructura. Lo mismo ocurrió en las plantas adultas sólo que respecto al diámetro del tallo; cuando crecieron en invernadero mantuvieron el diámetro del tallo pero al crecer en la REPSA se detectó un efecto negativo de los competidores en su capacidad para engrosar la base de sus tallos. Las diferentes respuestas inducidas de *T. tubaeformis* en los dos experimentos corroboran la plasticidad que poseen las plantas para enfrentar la presencia de sus competidores dependiendo de la etapa ontogenética en que se encuentren. Por esta razón, la evaluación del impacto de las interacciones bióticas como la competencia sobre la capacidad de las plantas para inducir diferentes respuestas debe considerar la complejidad que surge de su relación con otras interacciones como la herbivoría. Por ejemplo, en *T. tubaeformis*, las plantas juveniles que crecieron en el ambiente con competidores y herbívoros mantuvieron el número de hojas nuevas mientras que las reproductivas disminuyeron la producción de esas estructuras. Sin embargo, cuando las plantas crecieron con la acción simultánea de la competencia y la herbivoría el área foliar disminuyó en ambas etapas de desarrollo. Se ha demostrado que la habilidad para competir con plantas vecinas se ve comprometida cuando las plantas están en presencia de herbívoros (Hendrix 1988) y que la ocurrencia simultánea de la competencia y la herbivoría puede provocar severos

daños en la asignación, el crecimiento y la adecuación de las plantas (Meiners y Handel 2000).

Costos y efectos sinérgicos de los tratamientos en *T. tubaeformis*

Aún cuando al crecer en competencia las plantas juveniles redujeron varios de sus atributos de crecimiento, la pubescencia, así como la cantidad de agua y de nitrógeno presentes en hojas, lograron mantener el área, el porcentaje de fósforo y la relación de N/P presentes en dichas estructuras. Estos resultados pueden explicar que no se hayan detectado disyuntivas fisiológicas en la asignación de recursos y, en contraste, una relación positiva entre el N y el P. Se observaron distintas respuestas dependiendo del estadio ontogenético. Las hojas de las plantas juveniles redujeron su concentración de N y su área foliar, mientras que las plantas adultas redujeron la producción de hojas y su contenido de P. En conjunto, estos resultados sugieren que cuando las plantas de *T. tubaeformis* necesitan responder al efecto sinérgico de competidores y herbívoros se pueden promover disyuntivas en cada una de las etapas de desarrollo de las plantas.

Efectos de los tratamientos en la adecuación de *T. tubaeformis*

Tanto en las plantas juveniles como en las reproductivas de *T. tubaeformis* que crecieron en condiciones seminaturales y de invernadero existió una reducción en la adecuación cuando las plantas estuvieron en competencia. No debe descartarse que el crecer en macetas pudo haber sido un factor importante de estrés con la capacidad de influir en la adecuación de la planta que, en condiciones naturales, puede alcanzar más de tres metros de altura y producir en promedio 120 cabezuelas (Morales 2000).

A pesar de la disminución en el número de cabezuelas, las plantas de la herbácea compensan el daño producido por herbivoría y por la presencia de plantas competidoras

mediante la expresión de diferentes conductas dependiendo de sus prioridades fisiológicas en cada etapa como ha señalado Weiner (2004). Por ejemplo, cuando las plantas de la herbácea se encontraron en un estadio juvenil tuvieron menos capacidad para inducir resistencia y respuestas compensatorias ante los factores estresantes. Esto coincide con lo reportado por otros estudios los cuales han encontrado un efecto negativo del daño en el desempeño de las plantas juveniles (Warner y Cushman 2002, Boege *et al.* 2007). Por otro lado, la disminución en la adecuación de las plantas cuando fueron dañadas en el estadio juvenil puede haber surgido por la asignación de recursos al mantenimiento de sus tallos, el área foliar y la concentración de P en sus hojas cuando crecieron en competencia. Esto apoyaría la teoría de los costos en la defensa de las plantas de Herms y Mattson (1992), la cual plantea el dilema fundamental que experimentan las plantas: el asignar recursos a crecer rápidamente para competir con las plantas vecinas o invertir esos recursos en metabolitos secundarios para mantener la defensa. De este modo, los resultados de este trabajo contrastan con las hipótesis de que las plantas juveniles deben estar más defendidas o deben expresar mayor variabilidad tanto genotípica como fenotípica en respuestas que las plantas en estadio reproductivo como ha planteado Stowe (2000). Las plantas en una etapa juvenil pueden ser más susceptibles pues por ejemplo aún cuando el consumo por el herbívoro no mate a una planta joven, la remoción del tejido probablemente comprometería la disponibilidad de nutrientes indispensables para el crecimiento como son el N y P que están concentrados en una menor área foliar respecto a las plantas adultas, en las que la concentración de N y P es menor y se encuentra distribuída en un área mayor. Sin embargo, el efecto de los herbívoros en las plantas adultas que crecen en hacinamiento puede tener repercusiones negativas importantes en la reproducción de plantas anuales si existen costos ecológicos. Es decir, en donde la inducción de defensas podría producir efectos

secundarios en el metabolismo primario o secundario de las plantas, lo que podría afectar la interacción de las plantas con sus mutualistas. Por ejemplo, además de los efectos en la expresión genética de defensas que produce el ácido jasmónico, éste puede afectar procesos como la tasa fotosintética o la calidad del polen (Cipollini *et al.* 2003). Esto a su vez puede influir la interacción de las plantas con sus polinizadores, comprometiendo la adecuación de la planta. Las diferencias en la capacidad de compensar entre estadios ontogenéticos, concuerdan con lo reportado por del Val y Dirzo (2003) en *Cecropia peltata*, quienes también reportan una mayor inversión en defensas en plantas adultas y sugieren una mayor capacidad para tolerar el daño.

En particular, en este estudio se detectó que, en ambas etapas ontogenéticas, cuando las plantas conviven simultáneamente con herbívoros y competidores, se redujo el área foliar y en las plantas adultas se redujo tanto el número de hojas nuevas como la relación N/P presente en ellas. Más estudios que examinen las respuestas plásticas que expresan las plantas durante la ontogenia permitirían conocer si la expresión de diferentes respuestas tienen un carácter adaptativo; es decir, si las plantas que expresen una determinada conducta en diferentes ambientes y en ciertos estados ontogenéticos también presenten una mayor adecuación respecto a las plantas que no expresen esta conducta (Thompson 1991). Por otro lado, las distintas normas de reacción que se detectaron en este estudio en cuanto al número de hojas nuevas producidas en las plantas juveniles y en la elongación del tallo, el área foliar, en la concentración de N y P, y en su relación N/P en las plantas adultas, indican que las diferentes familias de la herbácea difieren en su habilidad de inducir respuestas inducidas al crecer bajo competencia, herbivoría o su acción simultánea. Esta variación genética se expresó principalmente en las plantas adultas pues en las juveniles sólo se detectó variación genética en la producción de hojas nuevas. Esto sugiere que existe una expresión

diferencial de distintos genes durante la ontogenia; lo que ha sido corroborado por trabajos como el de Ratcliffe y colaboradores (1998). En estos trabajos se ha reportado la expresión de ciertos genes reguladores de fases específicas del desarrollo en *Arabidopsis*. La variación genética en la inducción de respuestas es algo que ha sido corroborado en múltiples especies (Karban y Baldwin 1997). En particular, Pigliucci y Schlichting (1995) demostraron diferencias durante la ontogenia en normas de reacción de características similares a las evaluadas en este estudio. Por ejemplo en la altura de la planta y el número de hojas producidas. El que la herbácea presente variación genética en algunas de sus respuestas inducidas principalmente en la etapa adulta, hace factible que *T. tubaeformis* esté sujeta a presiones de selección natural diferencial dependiendo de la etapa ontogenética. El enfoque de la evolución de la plasticidad en *T. tubaeformis* debe enmarcar las presiones ejercidas por las plantas competidoras y sus consumidores dependiendo de la etapa de desarrollo.

Como una hipótesis alternativa a la evolución de las respuestas inducidas por asignación de recursos de Rhoades (1979), se ha propuesto que la variación en la inducción de respuestas puede funcionar como una estrategia de resistencia ante las presiones selectivas en los herbívoros (Karban y Baldwin 1997). Por ejemplo, Brattsten y colaboradores (1983) demostraron que la variación en la concentración de cianuro de potasio impide que el herbívoro se acostumbre a la resistencia de la planta. En este contexto, las respuestas inducidas pueden verse favorecidas al proveer beneficios que las defensas constitutivas no ofrecen como por ejemplo el ser potencialmente variables a lo largo del tiempo lo que puede ser difícil de enfrentar por los herbívoros, tanto en tiempo ecológico como evolutivo. Aunque la herbivoría no permitió tener evidencias de inducción, las consecuencias negativas de esta interacción en las plantas en el número de hojas nuevas, el área foliar y en las concentraciones de N y P con el consumo del

25% en una de las hojas indican que la sensibilidad de *T. tubaeformis* es muy alta. Algunos de los elementos en la conducta de las plantas son la identificación y el procesamiento de la información, de manera que se han incorporado los conceptos de aprendizaje, memoria e inteligencia como características de la conducta en plantas (Trewavas 2009). Particularmente, la memoria permite a las plantas ejercer respuestas que son influenciadas por condiciones actuales pero también por experiencias pasadas (Karban y Adler 1996). La alta sensibilidad de las plantas de *T. tubaeformis* mostraron en este estudio puede deberse a que, en condiciones naturales en la REPSA, experimentan el consumo de diferentes herbívoros durante su desarrollo. Lo anterior apoya los modelos que predicen el desarrollo de respuestas inducidas (en lugar de constitutivas) que se activen ante episodios de daño muy variables (Karban y Adler 1996). Sin embargo, la sensibilidad de las plantas que les permite inducir una respuesta a la herbivoría sólo es efectiva si el estímulo actual resulta un buen predictor de un futuro riesgo (Karban *et al.* 1999). Por ejemplo, el daño producido por *Bucculatrix thurberiella* en una etapa temprana en plantas de *Gosypium thurberi* funcionó como un buen predictor de sufrir un evento de herbivoría en lo que resta de la temporada de crecimiento. Pero si la planta ejerce una respuesta ante el daño (alterando su crecimiento como las plantas de *T. tubaeformis* en los experimentos de este trabajo) y este no continúa en el ambiente, el beneficio de ejercer una respuesta podría disminuir por la presencia de disyuntivas tanto fisiológicas como ecológicas y ser sujeta a la acción de selección natural que finalmente influirá la evolución de la planta.

Finalmente, el poseer variación genética en la expresión de plasticidad podría resultar muy importante debido al incremento en la tasa en la cual los ecosistemas están siendo fragmentados en la actualidad, pues aquellas plantas que presentan variación genética para la inducción de diferentes conductas, y con ellas incrementen su

adecuación respecto a aquellas que no expresen plasticidad, podrían ajustar sus fenotipos ante un ambiente en constante transformación. De este modo, el conocer la variación en las conductas que las plantas pueden ejercer dependiendo de su estadio ontogenético, resulta interesante no sólo desde la perspectiva evolutiva sino también en el campo de la ecología de comunidades o de la restauración ecológica. Si se detecta, como en este trabajo, que la habilidad de las plantas juveniles para lidiar con su ambiente mediante la expresión de diferentes respuestas se ve limitada bajo ciertas condiciones estresantes, se podría poner atención a las etapas más vulnerables para disminuir las altas tasas de mortalidad en esta etapa del desarrollo. Adicionalmente, el estudio de las respuestas inducidas puede proveer medidas efectivas para el control de plagas en la naturaleza (Karban y Baldwin 1997). Por ejemplo la variación en el tipo o densidad de tricomas ha sido explotado exitosamente en contra de algunas especies de insectos que se han convertido en plaga (Schoonhoven 2005) como en el caso de *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae), en el cual la pubescencia impide que las hembras ovipositen en las hojas (Carpenter y Bloem 2002).

CONCLUSIONES

En este estudio los efectos de los tratamientos difirieron dependiendo de las condiciones ambientales y de la etapa ontogenética. Los resultados sugieren que el contexto ecológico en el cual crecen las plantas tiene un efecto potencial en la inducción de respuestas plásticas de *T. tubaeformis* y que éstas cambian durante la ontogenia. Las respuestas inducidas en las plantas de *T. tubaeformis* mostraron variación genética por lo que las respuestas de la planta pueden estar sujeta a la acción de la selección natural.

Literatura consultada

- Agrawal, A. A. 2004. Plant defense and density dependence in the population growth of herbivores. *American Naturalist* 164:113–120.
- Agrawal, A. A. 1999. Induced responses to herbivory in wild radish: Effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology* 80:1713–1723.
- Agrawal, A. A. 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science* 279:1201–1202.
- Alfredo, A., C. Alves y T. L. Setter. 2000. Response of cassava to water deficit: leaf area growth and abscisic acid. *Crop Science* 40:131–137.
- Ambrósio, S. R. Y. Oki, V. C. Gomes, J. S. Chaves, P. G. Barboni, J. Espada, M. Gomes, E. Mouro y F. Batista. 2008. Constituents of glandular trichomes of *Tithonia diversifolia*: Relationships to herbivory and antifeedant activity. *Phytochemistry* 69:2052–2060.
- Anaya, L.A.L. 2003. *Ecología química*. Instituto de Ecología, UNAM. 315 pp.
- Ballaré, C. L., A. L. Scopel y R. A. Sanchez. 1990. Far-red radiation reflected from adjacent leaves: an early signal of competition in plant canopies. *Science* 247:329–332.
- Barton, K. E. y M. D. Bowers. 2006. Neighbor species differentially alter resistance phenotypes in *Plantago*. *Oecologia* 150:442–452.
- Bayer Crop Science. 2005. Sevin 80% PH. Chile
- Belsky, A. J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist* 127:870–892.
- Bengtsson, J. T. Fargerstrom y H. Rydin. 1994. Competition and coexistence in plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9:246–250.

- Bengtsson, J. y C.B. Purrington. 1996. Surveying patterns in the cost of resistance in plants. *The American Naturalist* 148:536–588.
- Boege, P. K, R. Dirzo, D. Siemens y P. Brown. 2007. Ontogenetic switches from plant resistance to tolerance: minimizing cost with age? *Ecology Letters* 10:177–187.
- Boege, P. K. 2005. Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany* 92:1632–1640.
- Boege, P. K. y R. J. Marquis. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 20:441–448.
- Brandt, R. y R. Lamb. 1994. Importance of tolerance and growth rate in the resistance of oilseed rapes and mustards to flea beetle, *Phyllotreta cruciferae* (Goez) (Coleoptera: chrysomelidae). *Canadian Journal of Plant Science* 74:169–176.
- Burgos-Solorio, A. y S. Anaya-Rosales. 2004. Los crisomelinos (Coleoptera: Chrysomelinae) del estado de Morelos. *Acta Zoológica Mexicana* 20:39–66.
- Carpenter, J. E. y S. Bloem. 2002. Interaction between insect strain and artificial diet in diamondback moth development and reproduction. *Entomologia experimentalis et applicata* 102: 283–294.
- Casper, B. B. y R. B. Jackson. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecological and Systematics* 28:545–570.
- Chapin, F.S.I. y S.J. McNaughton. 1989. Lack of compensatory growth under phosphorus deficiency in grazing-adapted grasses from the Serengeti plains. *Oecologia* 79:551–557.
- Chartzoulakis, K. y G. Klapaki. 2000. Response of two greenhouse pepper hybrids to NaCl salinity during different growth stages. *Scientia Horticulturae* 86:247–260.

- CID, Bio-Science Inc. 2009. *Productive solutions for plant analysis*. Camas Meadows Drive, WA.
- Cipollini, D., C. B. Purrington y J. Bergelson. 2003. Costs of induced responses in plants. *Basic and Applied Ecology* 4:79–85.
- Cipollini, D. 1988. Induced defenses and phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 13:200.
- Curzio, L. G. V., V. M. H. Velazquez, I. L. Rivera, P. G. Fefer y E. A. Escobar. 2009. Biological activity of metanolic extracts of *Ipomoea murucoides* Roem et Schult on *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Entomology* 6:109–116.
- Darren R. S. y J.R. Ehleringer. 1998. Intraspecific variation of drought adaptation in brittlebush: leaf pubescence and timing of leaf loss vary with rainfall. *Oecologia* 113:162–169.
- del-Val, E. y M.J. Crawley. 2004. Interspecific competition and tolerance to defoliation in four grassland species. *Canadian Journal of Botany* 82:871–877.
- del-Val, E. y R. Dirzo. 2003. Does ontogeny cause changes in the defensive strategies of the myrmecophyte *Cecropia peltata*? *Plant Ecology* 149:35–41.
- Dirzo, R. y J. L. Harper. 1980. Experimental studies on plant-slug interactions. II. The effect of grazing by slugs on high density monocultures of *Capsella bursa-pastoris* and *Poa annua*. *Journal of Ecology* 68:999–1011.
- Dorn, L. A., E. Pyle y J. Schmitt. 2000. Plasticity to light cues and resources in *Arabidopsis thaliana*: testing for adaptive value and costs. *Evolution* 54:1982–1994.

- Dudley, S. A., y J. Schmitt. 1996. Testing the adaptive plasticity hypothesis: density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *The American Naturalist* 147:445–465.
- Fenner, M., M. E. Hanley y R. Lawrence. 1999. Comparison of seedling and adult palatability in annual and perennial plants. *Functional Ecology* 13:546–551.
- Haag, J.J, M. D. Coupe y J. F. Cahill. 2004. Antagonistic interactions between competition and insect herbivory on plant growth. *Journal of Ecology* 92:156–167.
- Heil, M. 2002. Ecological costs of induced resistance. *Current Opinion in Plant Biology* 5:345–350.
- Hendrix, S. D. 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. *Plant reproductive ecology* (Ed. J. Lovett Doust y L. Lovett Doust). Oxford University Press, Nueva York, 246–263 pp.
- Herms, D. A. y W. J. Mattson. 1992. The dilemma of plants: To grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67:283–335.
- Hochwender, C. G., R.J. Marquis y K. A. Stowe. 2000. The potential for and constraints on the evolution of compensatory ability in *Asclepias syriaca*. *Oecologia* 122:361–370.
- Juárez, V. D. y A. V. Cazón. 2003. Autotoxicidad en *Tithonia tubaeformis* como un posible mecanismo de testigo a la invasión. *Ecología Austral* 13:133–138.
- Karban, R. 2008. Plant behaviour and communication. *Ecology Letters* 11:727–739.
- Karban, R. y F. R. Adler. 1996. Induced resistance to herbivores and the information content of early season attack. *Oecologia* 107:379–385.
- Karban, R. y I. T. Baldwin. 1997. *Induced responses to herbivory*. The University of Chicago Press, Chicago. 319 pp.

- Karban, R., A. K. Brody, y W. C. Schnathorst. 1989. Crowding and a plant's ability to defend itself against herbivores and diseases. *American Naturalist* 134:749–760.
- Koul, O. 2005. Phytochemicals and insect testigo: An antifeedant approach. *Critical Reviews in Plant Sciences* 27:1–24.
- La Duke, J. C. 1982. Flavonoid chemistry and systematics of *Tithonia* (Compositae). *American Journal of Botany* 69:784–792.
- Lee, Y. I., M. Kogan y J. R. Larsen, Jr. 1986. Attachment of the potato leafhopper to soybean plant surfaces as affected by morphology of the pretarsus. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 42:101–107.
- Lee, T. D. y F. A. Bazzaz. 1980. Effects of defoliation and competition on growth and reproduction in the annual plant *Abutilon theophrasti*. *Journal of Ecology* 68:813–821.
- Littell, R.C., G.A. Milliken, W.W. Stroup y R.D. Wolfinger. 1996. SAS System for Mixel Models. SAS Institute, Cary, N.C.
- Macedo, C. A, y J. H. Langenheim. 1989. Microlepidopteran herbivory in relation to leaf sesquiterpens in *Copaifera langsdorfii* adult trees and their seedling progeny in a Brazilian woodland. *Biochemical Systematics and Ecology* 17:217–224.
- Marak, H. B., A. Biere, y van Damme. 2002. Systemic, genotype-specific induction of two herbivore-deterrent iridoid glycosides in *Plantago lanceolata* L. in response to fungal infection by *Diaporthe adunca* (Rob.) Niessel. *Journal of Chemical Ecology* 28:2429–2448.
- Marquis, R. J. 1996. Plant architecture, sectoriality and plant tolerance to herbivores. *Vegetatio* 127:85–97.

- Mauricio, R.; M. D. Rausher, y D. S. Burdick. 1997. Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology* 78:1301–1311.
- Meiners, S. J. y S. N. Handel. 2000. Additive and nonadditive effects of herbivory and competition on tree seedling mortality, growth, and allocation. *American Journal of Botany* 87:1821–1826.
- Morales, E., 2000. Estimating phylogenetic inertia in *Tithonia* (Asteraceae): a comparative approach. *Evolution* 54:475–484.
- Myers, J. H. y D. Bazzely. 1991. Thorns, spines, prickles, and hairs: are they stimulated by herbivory and do they deter herbivores? En: *Phytochemical induction by herbivores*, ed. D. W. Tallamy y M. J. Raupp. John Wiley, Nueva York. 325–344.
- Nowak, R.S. y M.M. Caldwell. 1984. A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. *Oecologia* 61:311–318.
- Nuñez-Farfán, J., J. Fornoni y P. L. Valverde. 2007. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 38:541–66.
- Pereira, P. S., D. A. Dias, W. Vichnewska, A. M. T. T. Nasia y W. Herzb. 1997. Sesquiterpene lactones from brazilian *Tithonia diversifolia*. *Phytochemistry* 45:1445–1448.
- Pigliucci, M. Y C. D. Schlichting. 1995. Ontogenetic reaction norms in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae): Response to shading. *Ecology* 76:2134–2144.
- Pilson, D. y K. L. Decker. 2002. Compensation for herbivory in wild sunflower: response to simulated damage by the head-clipping weevil. *Ecology* 83:3097–3107.
- Rasmann, S y A. A. Agrawal. 2008. In defense of roots: A research agenda for Studying plant resistance to belowground herbivory. *Plant Physiology* 146:875–880.

- Ratcliffe, O. J., I. Amaya, C. A. Vincent, S. Rothstein, R. Carpenter, E. S. Coen y D. J. Bradley. 1998. A common mechanism controls the life cycle and architecture of plants. *Development* 125:1609–1615.
- Rose R, D Haase, E Arellano. 2004. Fertilizantes de entrega controlada: potencial para mejorar la productividad de la reforestación. *Bosque* 25:89–100.
- Rhoades, D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense againts herbivores, En: *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. ed. G.A. Rosenthal y D. H. Janzen. Academic Press, Nueva York. 3–54p.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del pedregal de San Ángel, Distrito Federal, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 8:59–129.
- Sandquist, D. R y J. R. Ehleringer. 1998. Intraspecific variation of drought adaptation in brittlebush. Leaf pubescence and timing of leaf loss differ in association with rainfall. *Oecologia* 113:162–169.
- SAS. 2005. SAS/STAT software Versión 6. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Schaller, F. 2001. Enzymes of the biosynthesis of octadecanoid-derived signalling molecules. *Journal of Experimental Botany* 52:11–23.
- Schmitt, J., J. Niles, y R. D. Wulff. 1992. Norms of reaction of seed traits to maternal environments in *Plantago lanceolata*. *American Naturalist* 139:451–466.
- Schoonhoven, L. M., J. J. A. van Loon y M. Dicke. 2005. *Insect-plant biology*. Oxford University Press, Oxford, 421 pp.
- Schuster, A, V. Castro, L. Poveda, F. Papastergiou y J. Jakupovic. 1992. Sesquiterpene lactones from *Lugoa revolute*. *Biochemical Systematics and Ecology* 29:869–871.

- Siemens D. H., H. Lischke, N. Maggiulli, S. Schurch y B. A. Roy. 2003. Cost of resistance and tolerance under competition: the defense-stress benefit hypothesis. *Evolutionary Ecology* 17:247–263.
- Siebe, C. 2000. Age and archaeological implications of Xitle volcano, southwestern Basin of Mexico-City. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 104:45–64.
- Silvertown, J. y D. M. Gordon. 1989. A framework for plant behaviour. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:349–366.
- Slade, A. y M. J. Hutchings. 1987. Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hedereacea*. *Journal of Ecology* 75:1023–1036.
- Spence, K.O., V.T. Bicozza y J. A. Rosenheim. 2007 Friend or foe?: a plant's induced response to an omnivore. *Environmental Entomology* 36:623–30.
- STATISTICA. 2001. Data analysis software system. Version 6. Stat Soft, Inc.
- Stowe, K. A., R. J. Marquis, C. G. Hochwender y E. L. Simms. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:565–595.
- TIS. 1977. Technicon industrial method No. 329-74/B. Individual / simultaneous determinations of nitrogen and/or phosphorous in BD acid digests. Technicon Industrial Systems, Tarrytown, Nueva York.
- Thaler, J. S. y R. M. Bostock. Interactions between abscisic-acid-mediated responses and plant resistance to pathogens and insects. *Ecology* 85:48–58.
- Thompson, J. D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology and Evolution* 6:246–249.

- Tiffin, P. 2002. Competition and time of damage affect the pattern of selection acting on plant defense against herbivores. *Ecology* 83:1981–1990.
- Trewavas, A. 2009. What is plant behaviour? *Plant, Cell and Environment* 32:606–616.
- Underwood, N. 2000. Density dependence in induced plant resistance to herbivore damage: threshold, strength and genetic variation. *Oikos* 89:295–300.
- Valladares, F., E. Gianoli y J. M. Gómez. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176:749–763.
- Van Dam, N.M., M. Horn, M. Mares e I. T. Baldwin. 2001. Ontogeny constrains systemic protease inhibitor response in *Nicotiana attenuata*. *Journal of Chemical Ecology*. 27:547–568.
- Vance, C.P., C. Uhde-Stone, D. L. Allan. 2003. Phosphorus Acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist* 157:423–447.
- Villaseñor, R. J. L. y F. J. Espinosa G. 1998. *Catálogo de malezas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario. Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Walker, D. C, R. D. Graham, J. T. Madison, E. E. Cary, y R. M. Welch. 1985. Effects of Ni deficiency on some nitrogen metabolites in cowpeas (*Vigna unguiculata* L. Walp). *Plant Physiology* 79:474–479.
- Warner, P. J. y J. H. Cushman. 2002. Influence of herbivores on a perennial plant: variation with life history stage and herbivore species. *Oecologia* 132:77–85.
- Weiner, J. 2004. Allocation plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:207–216.

- Weinig, C., K. A. Gravuer, N. C. Kane y J. Schmitt. 2004 Testing adaptive plasticity to UV: costs and benefits of stem elongation and light-induced phenolics. *Evolution* 58:2645–2656.
- Young, D. R. y W. K. Smith. 1980. Influence of sunlight on photosynthesis, water relations, and leaf structure in the understory species *Arnica cordifolia*. *Ecology* 61:1380–1390.