



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

Biología Evolutiva

Variación geográfica en la expresión de trayectorias ontogenéticas de la
defensa en *Turnera velutina*

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Paulina Zedillo Avelleyra

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Karina Boege Paré

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Ek del Val de Gortari

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

Dr. Pedro Luis Valverde Padilla

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD, UAM-I

CIUDAD DE MÉXICO, ENERO, 2017



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

Biología Evolutiva

**Variación geográfica en la expresión de trayectorias ontogenéticas de la
defensa en *Turnera velutina***

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Paulina Zedillo Avelleyra

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Karina Boege Paré
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Ek del Val de Gortari
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM
Dr. Pedro Luis Valverde Padilla
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD, UAM-I

CIUDAD DE MÉXICO, ENERO, 2017

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina, en su sesión ordinaria del día 17 de octubre de 2016, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del Posgrado en Ciencias Biológicas, de la alumna **ZEDILLO AVELLEYRA PAULINA** con número de cuenta **305322201** con la tesis titulada "**VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LA EXPRESIÓN DE TRAYECTORIAS ONTOGENÉTICAS DE LA DEFENSA EN *Turnera velutina***", bajo la dirección de la **DRA. KARINA BOEGE PARÉ**

Presidente:	DR. JUAN SERVANDO NÚÑEZ FARFÁN
Vocal:	DR. ZENON CANO SANTANA
Secretario:	DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Suplente:	DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA
Suplente	DRA. CECILIA DÍAZ CASTELAZO

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



ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"

Cd. Universitaria, Cd. Mx., a, 16 de diciembre de 2016

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

Agradecimientos institucionales

Agradezco a la UNAM no solo por la educación de tanta calidad que me ha brindado desde que ingresé a esta honorable institución en el 2004, sino por todas las experiencias que he vivido, por todas las relaciones humanas que, sin duda difícilmente habrían ocurrido de no haber sido por esta gran universidad.

Agradezco al posgrado en Ciencias Biológicas por permitirme tener la experiencia de investigar a la par de desarrollarme como Maestra en Ciencias y continuar aprendiendo de Biología y de la vida. A CONACyT por beneficiarme con la beca de estudios de maestría. Al proyecto PAPIIT IN211314 por proporcionar el financiamiento del proyecto del que forma parte mi trabajo de investigación.

Agradezco el apoyo logístico en campo del M. en C. Rubén Pérez, así como por el apoyo con el material en el laboratorio.

Agradezco profundamente a la Dra. Karina Boege, por todas las atenciones que se tomó para conmigo, desde introducirme al equipo de trabajo desde antes de ser aceptada en el posgrado, hasta salir a campo conmigo y estar al pendiente de las actividades que realizaba cada semestre y de que la titulación fuera posible. Igualmente, al resto de mi comité tutor, la Dra. Ek del Val, quien también me acompañó y ayudó con el trabajo de campo y la logística para las salidas a Chamela, y al Dr. Pedro Luis Valverde. A todos, gracias por sus comentarios, observaciones y sugerencias semestre con semestre y por la revisión final de esta tesis.

Finalmente, agradezco a los miembros del jurado, Dr. Juan Núñez, Dr. Zenón Cano, y Dra. Cecilia Díaz, porque estoy segura de que sus comentarios ayudaron a enriquecer el contenido de este trabajo.

Agradecimientos personales

Las primeras personas que me vienen a la mente, Sofi y Xochitl, muchas gracias por las miles de veces (perdón) que las interrumpí mientras trabajábamos en el cubículo porque tenía alguna duda, y ya fuera que se tratara de algo súper simple y bobo o algo más complejo, como algún análisis en R que no entendía, ustedes siempre me escucharon y orientaron. Sofi, desde mi primera salida a campo, donde conviví contigo y Lucía por tres semanas, aprendí mucho de ti y me asombraste, eres una persona ejemplar. Xochitl, tu dedicación y organización contrastan con mi desorden total, pero luego entendí que en campo conviene mucho ser organizada, así que gracias por enseñármelo. No tienen idea de todo lo que aprendí de ustedes. Por eso, gracias.

Al resto de mis compañeros y amigos del laboratorio les agradezco los momentos de desestrés sin los que no habría podido funcionar. A Emiliano, Michelle, Miguel, Sergio, Roberto y Brenda por ayudarme en campo. A Inari por las imágenes y vídeos de gatos. A Lupita por todos los consejos de vida y de logística que me diste. A Nora, que aunque cortas, tus visitas eran vivificadoras en el laboratorio (y sé que seguirán siéndolo) y muy divertidas. A los compañeros y amigos que estuvieron de forma pasajera, pero muy significativa en el laboratorio, Totoy, Daniel y Coni. A Uva, gracias por las pláticas de apoyo emocional.

A mis amigos de la vida, Jessica, Tania, Dafne, Miriam, Ale, Alexis, Sergio, Hugo, Zaire, gracias por escuchar mis quejas, preocupaciones y emociones a lo largo de este proceso. Nada sería igual sin ustedes.

A mis amigas y compañeras del fútbol americano, gracias por ayudarme a sacar el estrés a golpes. Con ustedes tuve muchos momentos catárticos, y eso, créanlo o no, ayudó.

Gracias a las compañeras de servicio social, Ana, Ara, Laura, Ester y Rosa, quienes me ayudaron con el conteo de tricomas. A Fercho, Ana María, Edaín, Flor por su gran apoyo en campo.

A mi hermana, Sandra. Eres una mujer trabajadora, que nunca se rinde, que siempre va a luchar por lo que quiere, por lo tanto sé que siempre lograrás todo. Gracias por apoyarme todo este tiempo, en mis momentos de abundancia y de pobreza. De igual manera siempre te apoyaré, y espero que la vida no nos separe por mucho tiempo, y que si lo hace, tengamos miles de oportunidades para reunirnos y que seamos capaces de detectarlas y aprovecharlas. Te amo, Mal.

Angélica y Ernesto. Ustedes son los mejores ejemplos de vida que puedo tener. Me apoyaron aun cuando la beca había terminado. Siempre incondicionales, siempre comprensivos y amorosos. Les agradezco infinitamente. Sin duda este logro es también suyo. Los amo.

“La expuesta superficie negra (de Cuicuilco), cualquier que haya sido su dulzura y su canción alguna vez, no es ahora un lugar como para pasar mucho tiempo durante el día, ya que sus rocas porosas de lava succionan el calor del sol y exhalan dos o tres veces más ese calor. Incluso en el frío tempranero de aquella mañana, hace ya mucho tiempo, esa tierra hacia el occidente no era un lugar placentero para ser atravesado. Nada, ni siquiera hierbajos, crecían allí, no se escuchaban los trinos de los pájaros y lo único que se oía era el clamor de nuestros pasos, fuerte y reverberante, como si camináramos sobre una gran jarra de agua vacía, que fuera partida por gigantes.”

Gary Jennings

	Índice
Resumen -----	1
Abstract -----	2
Introducción -----	4
Mecanismos de defensa en plantas -----	4
Ontogenia de la resistencia en plantas-----	7
Variación geográfica en atributos de defensa -----	8
Plasticidad fenotípica -----	10
Antecedentes -----	11
Defensa directa en <i>Turnera velutina</i> -----	11
Objetivos -----	13
Hipótesis y predicciones -----	13
Método -----	14
Sitios de estudio -----	14
Caracterización del contexto comunitario -----	16
Trayectorias ontogenéticas en las estrategias de defensa -----	16
Medición del daño foliar y de los atributos defensivos -----	16
Defensa directa -----	17
Defensa indirecta -----	19
Experimento de jardín común -----	20
Análisis estadísticos -----	20
Resultados -----	22
Variación geográfica en el contexto comunitario de <i>T. velutina</i> -----	22
Trayectorias ontogenéticas de los atributos defensivos y la herbivoría -	27
Defensa directa -----	28
Potencial cianogénico -----	28

Tricomas -----	31
Grosor foliar -----	33
Defensa indirecta -----	34
Azúcar en NEF-----	34
Trayectorias ontogenéticas y crecimiento en el jardín común -	35
Defensa directa -----	37
Defensa indirecta -----	37
Discusión -----	39
Variación geográfica en las trayectorias ontogenéticas de la defensa de <i>T. velutina</i> -----	40
Trayectorias ontogenéticas defensivas y crecimiento en el jardín común -	44
Conclusiones -----	45
Literatura citada -----	47
Anexos -----	56
Catálogo de hormigas interactuantes con <i>T. velutina</i> -----	57
Catálogo de herbívoros de <i>T. velutina</i> -----	61

Resumen

Las plantas, al ser productores primarios en la red trófica, se enfrentan constantemente al ataque de los herbívoros. A lo largo de la historia evolutiva de las plantas se ha seleccionado una gran variedad de estrategias de resistencia que les permite reducir los efectos negativos del daño por herbívoros sobre su adecuación. Estas estrategias pueden cambiar a lo largo de la vida de las plantas; en particular, las plántulas suelen ser las menos defendidas, y conforme incrementan su tamaño aumenta su capacidad de obtener y almacenar nutrientes y energía, lo que les permite una mayor producción de defensas. Sin embargo, las estrategias defensivas de las plantas dependen del contexto comunitario (mutualistas y antagonistas) con el que interactúan. Los objetivos de este trabajo fueron: 1) determinar si existe variación geográfica en la identidad de herbívoros y hormigas asociadas a la planta mirmecófila *Turnera velutina* de diferentes poblaciones, 2) determinar si existen diferencias en las trayectorias ontogenéticas de la defensa entre las distintas poblaciones, y 3) establecer si las trayectorias ontogenéticas presentan plasticidad fenotípica. Con este fin, se colectaron las hormigas y herbívoros asociados a plantas de *T. velutina* en cinco poblaciones diferentes. Se realizó un experimento para obtener una estimación de la eficiencia de las hormigas como defensoras de las plantas. Se estimó la densidad de tricomas, dureza foliar, glucósidos cianogénicos y contenido de azúcar en el NEF en tres estadios ontogenéticos: plántula, juvenil y reproductivo. Para analizar la expresión de plasticidad fenotípica en los atributos defensivos se hizo un experimento de jardín común con plantas de tres poblaciones diferentes que fueron trasplantadas a dos parcelas ubicadas en La Mancha. En todas las poblaciones, las plántulas produjeron HCN en altas concentraciones como su única estrategia defensiva, en contraste con las plantas reproductivas, que expresaron niveles más altos de defensas físicas (densidad de tricomas y dureza foliar) y bióticas (azúcar en NEF). Las trayectorias ontogenéticas observadas en las diferentes poblaciones del presente estudio confirmaron que estas no son lineales y que no todos los atributos defensivos siguen la misma trayectoria ontogenética. Las plantas de Cuicatlán y Troncones produjeron una alta proporción de plantas reproductivas cianogénicas, en comparación con las otras

poblaciones. Además, las plantas de Troncones parecen invertir más en los caracteres defensivos, *i.e.* azúcar en NEF, grosor foliar y HCN. Sorprendentemente, el daño foliar por herbívoros también fue mayor en esta población. El experimento de jardín común indicó que la densidad de tricomas no fue un carácter plástico, ya que las hojas de Troncones tuvieron una menor densidad en comparación con las plantas de las otras poblaciones. Este estudio es el primero en comparar las trayectorias ontogenéticas de diferentes características defensivas en distintas poblaciones, en función de las comunidades de herbívoros y hormigas de una planta mirmecofílica.

Abstract

Plants are the base of food web and are constantly exposed to herbivores attack. Consequently, they have evolved a variety of resistance characteristics that reduce the negative effects of herbivore damage on their fitness. Resistance traits can change during plant development, due to resource allocation costs, developmental constraints or changes in herbivore selection pressures. However, changes in herbivore and predator communities can influence the defensive strategies of plants across their development. Thus, plant populations exposed to different environmental contexts can present significant variation in their ontogenetic trajectories of plant defense. Accordingly, the aim of this work was to: 1) describe geographic differences in herbivore and ant communities associated with the myrmecophytic plant *Turnera velutina*, 2) characterize the ontogenetic trajectories of defensive traits in five populations of *T. velutina*, and 3) establish if the ontogenetic trajectories in plant defense showed phenotypic plasticity. In five different populations of *T. velutina*, herbivore insects and ants associated to the plants were collected. Between five to 30 plants of three ontogenetic stages were chosen (seedling, juvenile and reproductive) in which trichome density, foliar toughness, cyanogenic glucosides, sugar content in the EFN, and leaf damage by herbivores were quantified in each plant. To assess phenotypic plasticity in the ontogenetic trajectories of plant defense, a common garden experiment was performed with plants from three populations. In general, seedlings consistently produced high concentrations of HCN as their defensive

strategy in all populations, in contrast to reproductive plants which produced physical (trichomes and foliar toughness) and biotic defenses (sugar in EFN). Ontogenetic trajectories of most defensive traits were not linear and differed among populations. In Cuicatlan and Troncones a greater proportion of reproductive plants produced glycosides than in the other populations. In addition, reproductive individuals at Troncones produced EFN with more sugar, and tougher leaves with more HCN. Surprisingly, herbivore damage was also greater in these populations. The common garden experiment indicated trichome density was not a plastic trait because Troncones plants had smaller densities than La Mancha plants. This is the first study comparing the ontogenetic trajectories of different defensive traits among populations, as a function of geographic variation in herbivore and ant communities.

Introducción

Durante su desarrollo, los organismos se enfrentan a diversas condiciones bióticas y abióticas que pueden afectar su adecuación (Boege *et al.*, 2007). Por ejemplo, en sus primeros estadios ontogenéticos, las plantas pueden ser atacadas por hongos patógenos, virus, moluscos, insectos y nemátodos, mientras que en estadios maduros pueden ser blanco de otros herbívoros, como vertebrados o insectos chupadores, robadores de néctar y depredadores de semillas (Boege y Carmona, 2012). Las plantas responden a la variación de las presiones selectivas a lo largo de su desarrollo a través de cambios fisiológicos, morfológicos y conductuales que les permiten sobrevivir y optimizar los recursos maximizando su adecuación (Werner y Gilliam, 1984; Boege y Carmona, 2012). Estos cambios pueden tener un efecto sobre la comunidad de organismos que interactúan con las plantas. Conocer la variación fenotípica de los organismos a lo largo de su desarrollo puede ayudar a comprender las causas próximas y últimas de la dinámica de las interacciones que mantienen las plantas con otros organismos y cómo dichas interacciones afectan la adecuación de los organismos involucrados.

Mecanismos de defensa en plantas

Al ser productores primarios en la cadena trófica, las plantas enfrentan una presión constante de depredación. En particular, el consumo de hojas por parte de herbívoros (*i.e.*, folivoría) ocasiona la pérdida de tejido fotosintético, lo que disminuye la capacidad de adquisición de recursos de la planta. A su vez, esto puede provocar mayor susceptibilidad a infecciones por hongos y virus, que afecten negativamente su adecuación (Boege *et al.*, 2011; Strauss *et al.*, 2002). Ante los efectos negativos del daño por herbívoros se han seleccionado características de resistencia en las plantas, lo que permite reducir la pérdida de tejidos (Agrawal *et al.*, 1999; Boege y Marquis, 2005). La resistencia se ha clasificado en tres tipos: el escape, la tolerancia y la defensa (Boege y Marquis, 2005; del Val, 2012).

Escape. Son características morfológicas, fisiológicas o conductuales que reducen la probabilidad de las plantas de ser encontradas por los herbívoros (Boege y Marquis, 2005;

del Val, 2012). Por ejemplo, Sánchez (2006) reportó que la planta *Jaquinia nervosa* presenta una fenología invertida en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Mientras la mayoría de las plantas producen hojas en la época de lluvias, *J. nervosa* lo hace en la época de secas, cuando las demás plantas pierden sus hojas y hay muy pocos herbívoros, lo que resulta en menor área foliar consumida, comparado con las plantas de fenología “normal”.

Tolerancia. Se refiere a características que permiten a la planta amortiguar el impacto negativo de la herbivoría sobre su adecuación mediante el crecimiento compensatorio, incremento en la tasa fotosintética, ajuste en la asignación de recursos y la activación de meristemas (Burdon, 1987; Fornoni *et al.*, 2003a). Por ejemplo, cuando la planta *Cucurbita pepo texana* es dañada por escarabajos antes del inicio de la reproducción, no se observan consecuencias negativas significativas en la producción de semillas por individuo, debido a la expresión de crecimiento compensatorio (Daolin *et al.*, 2007).

Defensa. Involucra mecanismos que causan daño o repelen a los herbívoros (Painter, 1958; Boege y Marquis, 2005). Existen dos tipos de defensa: la defensa directa, que incluye los atributos que reducen la calidad de la planta como alimento para los herbívoros como son los metabolitos secundarios, espinas y tricomas. Por ejemplo, en individuos de diferentes poblaciones jamaicanas de *Turnera ulmifolia* se han encontrado compuestos cianogénicos que funcionan como sustancias defensivas, ya que al haber daño en el tejido vegetal y al entrar en contacto enzimas hidrolíticas, se libera ácido cianhídrico (HCN) que es tóxico para herbívoros y patógenos (Arbo, 2000). El otro tipo de defensas son las indirectas, que pueden ser compuestos volátiles, o atributos que representan algún tipo de recompensa para especies mutualistas, lo que estimula el forrajeo de los depredadores y/o parásitos de los herbívoros (Boege *et al.*, 2011). Un ejemplo común de la defensa indirecta son los refugios producidos por plantas mirmecófilas para el anidamiento de las hormigas, conocidos como domacios, o el néctar extrafloral (en adelante NEF) que proporciona alimento para los mutualistas. Estos atributos favorecen la presencia de hormigas, que atacan a los herbívoros que intentan

alimentarse de la planta hospedera (Bentley, 1976; Fiala, 1992; Kiers *et al.*, 2010; Pringle *et al.*, 2011; Villamil *et al.*, 2013). La eficacia de las hormigas para reducir el daño foliar es variable. Por ejemplo, Palmer y Brody (2007) han reportado que las plantas de *Acacia drepanolobium* que hospedan a dos especies de hormigas muy agresivas (*Crematogaster mimosae* y *C. nigriceps*) presentaron menores niveles de daño foliar por herbívoros que plantas con especies de hormigas menos agresivas. Igualmente, la actividad de las hormigas defensoras influye negativamente en la cantidad de herbívoros e incrementa el número de flores y semillas que produce *Gossypium thurberi* (Rudgers, 2004). Como el tamaño y abundancia de los nectarios extraflorales pueden influir en la actividad de las hormigas se ha sugerido que estas pueden ser agentes de selección de los nectarios extraflorales y el NEF de las plantas (Rudgers, 2004).

Las plantas son capaces de regular la cantidad y calidad de NEF que producen en función de la cantidad de visitas e identidad de los organismos que visitan las estructuras que lo producen (Heil, 2011). Sin embargo, las interacciones planta-hormiga no siempre son positivas para las plantas. Existen hormigas que consumen NEF pero no ofrecen ningún servicio a cambio, e incluso pueden llegar a afectar negativamente a las plantas a través de la exclusión de las hormigas verdaderamente defensoras, o impidiendo que los polinizadores visiten las flores (Bronstein *et al.*, 2006). Un ejemplo es el estudio de Fernandes Pereira y Trigo (2013), quienes reportan que la presencia de las hormigas que se alimentan del NEF de *Crotalaria pallida* afecta negativamente el desempeño de las plantas. En el mutualismo de especies de *Acacia* con hormigas del género *Pseudomyrmex* también se han reportado especies de hormigas parásitas que no defienden a las plantas de los depredadores, como *Pseudomyrmex gracilis*. Cuando una *Acacia* está colonizada por esta hormiga disminuye su adecuación, y la probabilidad de que la planta llegue a una talla grande es muy baja, debido a que el ataque de los herbívoros es mayor que en plantas colonizadas por *P. ferrugineus*, especie de hormiga defensora (Clement *et al.*, 2008).

Ontogenia de la resistencia en plantas

Las plantas experimentan cambios ontogenéticos debido a la modificación de las prioridades fisiológicas durante el desarrollo (*i.e.*, el crecimiento, el mantenimiento, la reproducción). Estos cambios se reflejan en características como la alometría, la dureza de las hojas y la plasticidad fenotípica, entre otras (Farnsworth, 2004; Weiner, 2004; Wiedemuth *et al.*, 2005). También se han detectado cambios ontogenéticos en atributos foliares (Strong y Ray, 1975; Gatti *et al.*, 2011) así como en la eficiencia del uso de agua y la capacidad fotosintética (Cavender-Bares y Bazzaz, 2000). Estos cambios pueden influenciar las interacciones bióticas que mantienen las plantas con otros organismos. Por ejemplo, Dirzo (1980) observó que caracoles herbívoros prefieren consumir hojas con tejido más suave y delgado, y carentes de compuestos secundarios. Si estas características cambiaran a lo largo de la ontogenia se esperaría que hubiera cambios en la herbivoría y/o en la identidad de los herbívoros durante su vida (Dirzo, 1984). En otro ejemplo, la composición química de la cera foliar del olmo (*Ulmus pumila*) en estadios tempranos de su desarrollo es distinta a la de la etapa reproductiva, lo que afecta la conducta de alimentación y reproducción de sus depredadores: los escarabajos *Pyrrhalta maculicollis* y *P. aenescens*. El primero pasa su ciclo de vida en estadios muy jóvenes de *U. pumila*, mientras que *P. aenescens* lo hace en las plantas reproductivas, lo que sugiere que las diferencias en la composición de las ceras pueden funcionar como una presión de selección para los herbívoros provocando su divergencia (Zhang *et al.*, 2016). También se han reportado cambios en los distintos tipos de resistencia de las plantas durante su desarrollo ontogenético (Barton y Koricheva, 2010; Barton, 2013). Por ejemplo, Boege *et al.* (2007) describieron una disminución en la defensa y un aumento en la tolerancia a la defoliación durante la ontogenia de *Rapahnus sativus*. En contraste, Ochoa-López *et al.* (2015) reportaron un aumento en la expresión de caracteres defensivos y una disminución en los caracteres asociados con la tolerancia (*i.e.*, respuesta compensatoria) a lo largo del desarrollo ontogenético de *Turnera velutina*. Igualmente, se ha reportado que la planta *Cucurbita pepo texana* expresa mayor tolerancia hasta antes de la reproducción, y posteriormente disminuye la expresión de esta estrategia (Daolin *et al.*, 2008).

Las defensas indirectas producidas por las plantas que presentan relaciones mutualistas con insectos también pueden variar a lo largo del desarrollo. En la mayoría de los casos las plantas sólo producen las recompensas hasta que alcanzan una talla mínima (Boege *et al.*, 2011; Quintero *et al.*, 2013). Por ejemplo, el tamaño de las plantas de *Opuntia imbricata* está relacionado con la madurez de los nectarios extraflorales y con la cantidad y calidad de NEF secretado. A su vez, estos atributos están correlacionados positivamente con la supervivencia de las plantas (Miller, 2014).

Los cambios ontogenéticos de la resistencia en plantas suelen ser no lineales ni estar correlacionados entre los diferentes tipos de resistencia (Boege y Marquis, 2005). Por ejemplo, en *Plantago lanceolata* el contenido de glucósidos iridoides es mayor en plántulas que en individuos adultos y juveniles, y conforme estos aumentan, disminuye la concentración de nitrógeno y agua en el tallo (Quintero y Bowers, 2012). Asimismo, Ochoa López (2013) demostró que mientras algunos caracteres defensivos del arbusto *Turnera velutina* aumentan durante la ontogenia de las plantas, el potencial cianogénico y la tolerancia disminuyen hasta desaparecer en el estadio reproductivo (Fig. 1).

Variación geográfica en atributos de defensa

Las interacciones entre plantas y sus herbívoros pueden variar geográficamente debido a diferencias en las características físicas del ambiente (*i.e.*, temperatura, salinidad, agua, disponibilidad de luz), distribución de las especies interactuantes, mutaciones que originan genes novedosos, flujo génico que existe entre poblaciones, deriva génica y extinción de poblaciones locales (Thompson, 2005). En particular, la variación geográfica en los nutrientes del suelo, la temperatura ambiental y la disponibilidad de agua pueden provocar variaciones importantes en la calidad del tejido de las plantas (Ayres, 1993) y, por lo tanto, influenciar preferencia de los herbívoros por el consumo del tejido vegetal (López-Carretero *et al.*, 2016). Se ha reportado variación latitudinal en la defensa química de *Betula neolaskana*, las plantas más norteñas tienen mayores niveles de triterpenoides que las sureñas (Stevens *et al.*, 2016).

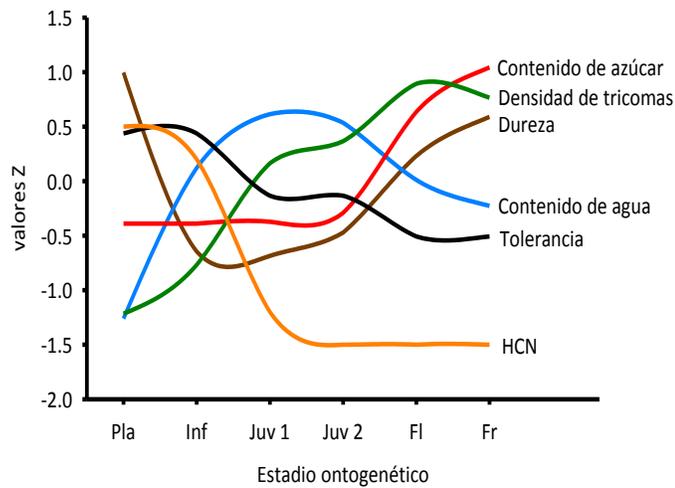


Figura 1. Trayectorias ontogenéticas de diferentes atributos relacionados con la defensa directa e indirecta de *Turnera velutina* en una población de La Mancha, Veracruz. Estadios ontogenéticos: plántula (Pla), infantil (Inf), juvenil con seis hojas (Juv 1), juvenil con diez hojas (Juv 2), reproductiva con flores (Fl), y reproductiva con frutos (Fr). Tomado de Ochoa López (2013).

Cuando existe variación geográfica en la identidad y/o efectividad de las hormigas asociadas a plantas mirmecófilas podría esperarse variación de caracteres defensivos alternativos a las hormigas. En particular, también pueden esperarse diferencias en las estrategias defensivas durante la ontogenia de las plantas debido al cambio de prioridades fisiológicas a lo largo de desarrollo, y como respuesta al cambio en la eficacia de defensas indirectas (Sultan, 2000; Weiner, 2004, Ochoa-López et al. 2015). Por ejemplo, Schappert y Shore (2000) detectaron que en cuatro poblaciones de *Turnera ulmifolia* en Jamaica, las plantas mantienen constante el potencial cianogénico desde el estadio de plántula hasta que son reproductivas. En contraste, en otras seis poblaciones las plantas dejan de sintetizar ácido cianhídrico (HCN) antes de llegar al estadio reproductivo. Sin embargo, las razones ecológicas de esta variación no fueron exploradas por los autores. En este contexto, para entender la variación en las trayectorias ontogenéticas de la defensa es necesario conocer si las condiciones abióticas y las interacciones interespecíficas afectan de manera diferencial la expresión de caracteres durante el desarrollo de individuos entre distintas poblaciones.

Plasticidad fenotípica

Uno de los mecanismos que podrían explicar cambios geográficos de las trayectorias ontogenéticas en la defensa bajo diferentes condiciones ambientales es la plasticidad fenotípica, definida como la capacidad de un genotipo de expresar diferentes fenotipos bajo condiciones ambientales distintas (Sultan, 2000). Así, un genotipo es capaz de crecer y reproducirse exitosamente en micrositios contrastantes (Sultan, 2000). Las respuestas plásticas se pueden expresar en la morfología, la conducta y la fisiología del organismo, y están determinadas por las condiciones ambientales (Sultan, 1995). Por ejemplo, la planta *Acacia drepanolobium* produce espinas pequeñas cuando se elimina el daño foliar causado por los mamíferos grandes del este de África, pero en cuanto es expuesta a dicha presión de inmediato se induce la producción de espinas más grandes (Young *et al.*, 2003). En las plantas mirmecófilas puede haber variación geográfica de las especies de hormigas asociadas a ellas y, si su eficacia como defensoras es diferencial, se pueden promover respuestas plásticas en otros atributos de defensa (Del-Claro *et al.*, 2016).

Para detectar la presencia de plasticidad fenotípica es común realizar experimentos de trasplantes recíprocos, donde se llevan individuos del sitio A al sitio B y viceversa y se comparan con individuos nativos de cada sitio (Ågren y Schemske, 2012; Roy y Mulder, 2014). Por ejemplo, en el estudio de Fornoni *et al.* (2003b) realizaron un experimento de trasplantes recíprocos entre dos poblaciones de *Datura stramonium* y observaron que las plantas que se desarrollaron en su sitio de origen tuvieron mayor adecuación que las plantas foráneas. En otro estudio con la misma planta y las mismas poblaciones, se encontró que la población que expresó más tolerancia también presentó selección a favor de la tolerancia, y en la población más resistente hubo selección a favor de la resistencia (Fornoni *et al.* 2004). Los autores concluyeron que la variación del valor adaptativo de las estrategias defensivas dependería de la cantidad de daño que recibe la planta y de las condiciones ambientales de cada sitio. Otra aproximación para estudiar la plasticidad fenotípica es a través de experimentos de jardín común, que consisten en

trasladar individuos de dos o más sitios diferentes a un solo sitio y comparar su desempeño bajo las mismas condiciones (Gallagher *et al.*, 1988; Wikelski *et al.*, 2003).

Antecedentes

La familia Passifloraceae (orden Malpighiales), está compuesta por diez géneros y aproximadamente 190 especies, su distribución es muy amplia en las zonas Neotropicales (Arbo, 2004). Dentro de dicha familia el género *Turnera* es el más diverso (Urban, 1883 en Truyens *et al.*, 2005; Arbo, 2005). *Turnera velutina* es una planta arbustiva que posee nectarios extraflorales en la base de la lámina sobre el envés cuyo número de nectarios a cada lado del pecíolo varía de 0-3 (Arbo, 2005; Villamil, 2012). Las flores son homostílicas con pétalos amarillos o blancos y base amarilla (Arbo, 2005). El pico de floración ocurre durante la temporada de lluvias en México (*i.e.*, de junio a agosto; Torres-Hernández *et al.*, 2000).

Defensa directa en Turnera velutina

Defensa química. Schappert y Shore (1999) han reportado poblaciones cianogénicas y acianogénicas de *T. ulmifolia*, una especie hermana de *T. velutina*. En una población de *T. velutina* establecida en La Mancha, Veracruz, Ochoa-López *et al.* (2015) reportaron la presencia de ácido cianhídrico (HCN) durante los estadios ontogenéticos de plántula e infantil, y la ausencia de este potencial cianogénico en plantas juveniles, pre-reproductivas y reproductivas (Villamil, 2012; Ochoa-López *et al.*, 2015), lo que sugiere un cambio en la expresión de la defensa química en la ontogenia.

Defensa física: Villamil (2012) describe seis tipos de tricomas en los estadios ontogenéticos juvenil, pre-reproductivo y reproductivo de *T. velutina*: dos morfos no glandulares, tres glandulares y una emergencia mesetiforme. La autora propone que los tricomas glandulares, debido a que se encuentran tanto en las hojas jóvenes como en las maduras de los tres estadios estudiados, pueden ser una de las estrategias de resistencia más importantes en la especie. Asimismo, la densidad de tricomas aumenta durante el

desarrollo de *T. velutina*, siendo los individuos reproductivos quienes presentan una mayor densidad de tricomas por unidad de área (Ochoa López, 2013).

Defensa indirecta. La defensa indirecta es el tercer tipo de resistencia descrito para *T. velutina* (Cuautle *et al.*, 2005). Las plantas son patrulladas por hormigas defensoras en los estadios pre-reproductivo y reproductivo. La actividad de las hormigas parece estar asociada a la cantidad y calidad del NEF producido por las plantas, ya que se ha registrado una relación negativa entre la herbivoría que recibe la planta y la cantidad de hormigas que la patrullan (Torres-Hernández *et al.*, 2000; Villamil, 2012).

Se ha reportado el patrullaje de las hormigas *Camponotus planatus*, *C. abdominalis*, *Conomyrma* sp., *Crematogaster brevispinosa*, *Forelius* sp. y *Pseudomyrmex* sp. (Torres-Hernández, 2000). Sin embargo, no todas las especies de hormigas mencionadas poseen la misma eficacia defensora. En el estudio de Torres-Hernández *et al.* (2000) se observó que las plantas que presentaron un patrullaje más intenso por las hormigas más grandes, *Camponotus abdominalis*, produjeron mayor cantidad de frutos que las plantas asociadas con especies más pequeñas. La mayoría de las especies de hormigas asociadas a *T. velutina* consumen NEF y el elaiosoma de sus semillas. El elaiosoma es una capa delgada rica en lípidos que recubre una tercera parte de la semilla y es consumida por hormigas dispersoras de semillas (Cuautle *et al.*, 2005).

En este contexto, resulta interesante conocer los efectos que tienen el ambiente y el contexto comunitario (*i.e.*, la comunidad de insectos herbívoros y de insectos mutualistas) sobre las trayectorias ontogenéticas de la defensa en una planta mirmecófila y el cambio de sus estrategias defensivas durante su desarrollo en un contexto geográfico. En el presente estudio se analizaron cinco poblaciones de *T. velutina* establecidas bajo condiciones ambientales diferentes y con variación en la identidad y eficacia de las hormigas que visitaron los nectarios extraflorales.

Objetivos

Los objetivos de esta tesis fueron los siguientes:

- 1) Determinar si existen diferencias en la composición de las comunidades de herbívoros y hormigas mutualistas asociadas a *T. velutina*, en diferentes poblaciones.
- 2) Determinar si existen diferencias en las trayectorias ontogenéticas de la defensa entre plantas de distintas poblaciones.
- 3) Caracterizar las trayectorias ontogenéticas de la defensa de plantas provenientes de distintas poblaciones bajo condiciones homogéneas en un jardín común.

Hipótesis y Predicciones

Tomando en cuenta lo anterior, se formulan las siguientes hipótesis:

- 1) Si existe variación geográfica en la comunidad de herbívoros y/o de hormigas defensoras y en su eficiencia para defender a las plantas de *T. velutina*, se observarán diferencias en las trayectorias ontogenéticas de otros mecanismos de defensa.
- 2) Si las trayectorias ontogenéticas de las poblaciones de *T. velutina* son resultado de una respuesta plástica de la planta a las condiciones ambientales y al contexto comunitario, entonces las plantas expresarán las mismas trayectorias ontogenéticas al desarrollarse en un jardín común, independientemente de su población de origen.

Asimismo, se formulan las siguientes predicciones:

- 1) Las plantas de poblaciones de *T. velutina* cuya defensa indirecta (*i.e.*, a través de hormigas mutualistas) sea más eficiente que la defensa directa (*i.e.*, tricomas, glucósidos cianogénicos), deberían producir mayor cantidad de defensa biótica (*i.e.* azúcar en el NEF) que las plantas de poblaciones con una defensa indirecta deficiente. En el segundo caso, las plantas deberían aumentar la concentración de glucósidos cianogénicos en el tejido vegetal, la densidad de tricomas foliares y/o el grosor foliar.

2) Las plantas presentarán trayectorias ontogenéticas similares, independientemente de su población de origen si expresan plasticidad fenotípica al desarrollarse bajo las mismas condiciones en un jardín común (Fig. 2).

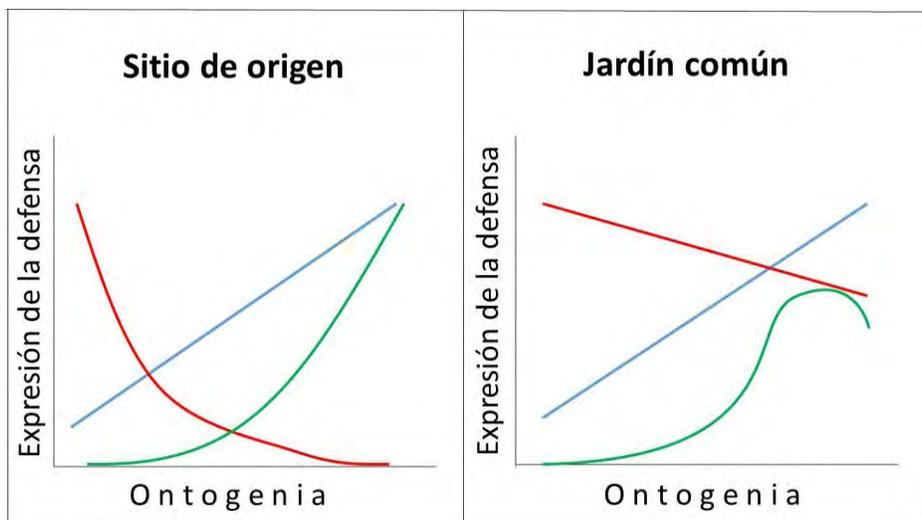


Figura 2. Predicciones de las consecuencias sobre la trayectoria ontogenética de las plantas de *T. velutina* se desarrollen en un ambiente distinto al de origen si expresaran plasticidad fenotípica. Las líneas azules se refieren a las defensas físicas, las químicas están representadas por las líneas rojas y las defensas bióticas están representadas por las líneas verdes.

Método

Sitios de estudio

Se seleccionaron cinco poblaciones de *T. velutina* con condiciones climáticas contrastantes (500 a 4000 mm de precipitación y 15 a 2113 m s.n.m.; Tabla 1). Dos poblaciones están ubicadas en la costa de Veracruz: una en La Mancha, Actopan y la otra en Sontecomapan, Catemaco (Tabla 1; Fig. 3). La tercera población se ubica en Chamela, La Huerta, Jalisco cuya precipitación media anual es la segunda más baja (752mm; Tabla 1). En Guerrero se caracterizó una población en Playa Troncones, La Unión. La última población se ubica en el poblado de Santa María Tlaxila, San Juan Bautista Cuicatlán, en la sierra de Oaxaca (Fig. 3).



Figura 3. Ubicación de las poblaciones estudiadas, Cuicatlán (rojo), Chamela (azul), La Mancha (blanco), Sontecomapan (amarillo) y Troncones (negro).

Tabla 1. Características ambientales de los ambientes de las cinco poblaciones estudiadas. Los datos se obtuvieron de * Travieso-Bello y Campos, 2006; ** Dirzo *et al.*, 1997; *** García-Oliva *et al.*, 2002; + SEMARNAT, 2008; y ++ INAFED, 2016.

Población	Precipitación media anual (mm)	Temperatura media anual (° C)	Altitud (m s.n.m.)	Coordenadas geográficas	Tipo de vegetación
Santa María Tlaxila, Oaxaca	500	16-30	2113	17°32'N, 97°00'W	Vegetación secundaria de selva baja ++
Chamela, Jalisco	752	24.6-30	150	19°30'N, 105°03'W	Vegetación secundaria de selva baja ***
Playa Troncones, Guerrero	1025	25.4-28	50	17°47'N, 101°44'W	Vegetación secundaria de selva baja +
La Mancha, Veracruz	1286	21.1-27.3	20	19°36'N, 96°22'W	Dunas costeras *
Sontecomapan, Veracruz	3000-4000	24.6-28	15	18°33'N, 95°00'W	Potreros para pastoreo de ganado vacuno **

Caracterización del contexto comunitario

Los muestreos se realizaron durante la época de lluvias, entre junio y agosto del 2015. En cada sitio, se colectaron manualmente las hormigas asociadas a *T. velutina* y se fijaron en alcohol al 70% para su posterior identificación. También se realizó un experimento para obtener una estimación de la eficiencia de las hormigas como defensoras de las plantas. Este consistió en estimular la conducta defensiva de las hormigas causando daño foliar mecánico con una perforadora, y haciendo movimientos en la hoja dañada, intentando simular la actividad de un herbívoro (Agrawal, 1998). Posteriormente, se contaron y colectaron las hormigas que llegaron a la hoja dentro de los primeros cinco minutos a partir del estímulo dado. Esto se realizó una vez por sitio durante tres horas (9, 10 y 11 h; horario de verano), una vez cada hora, en cinco individuos en estadio juvenil y cinco en reproductivo, con un esfuerzo de muestreo de 8 h por persona por día. Durante este tiempo también se realizó el registro fotográfico y la colecta de los insectos herbívoros que fueron observados consumiendo plantas de *T. velutina* para su posterior identificación, con un esfuerzo de muestreo de 8 h por persona por día.

Trayectorias ontogenéticas en las estrategias de defensa

En cada población se seleccionaron al azar entre 5 y 30 individuos de *T. velutina* de cada uno de los estadios ontogenéticos plántula, juvenil y reproductivo. Estos estadios se definieron en función del número de hojas completamente expandidas, la presencia de cotiledones y de estructuras reproductivas. Las plántulas presentaron cotiledones y/o hasta cinco hojas completamente expandidas; el estadio juvenil se definió a partir de seis hojas completamente expandidas en adelante, sin la presencia de estructuras reproductivas o sus cicatrices; y las plantas reproductivas fueron todas aquellas con estructuras reproductivas (*i. e.*, botones, flores, frutos, cicatrices de los frutos).

Medición del daño foliar y de los atributos defensivos

El daño foliar causado por herbívoros se estimó en un máximo de diez hojas que fueron seleccionadas de manera sistemática cada x hojas, donde $x = N/10$ hojas y N el número

total de las hojas de la planta. En los individuos con menos de 10 hojas, se utilizaron todas las hojas. El área de las hojas colectadas se estimó utilizando un medidor de área foliar portátil. Para calcular el área original antes del consumo por herbívoros, se midió el largo y el ancho de cada hoja para calcular el área original con la siguiente fórmula:

$$A.F. = 0.7 + (0.64 * L * A)$$

que permite predecir el área foliar total de *T. velutina* (Villamil, 2012). Finalmente, para calcular el área consumida por los herbívoros se restó el área remanente del área original estimada (Villamil, 2012).

Defensa directa

Como atributos de defensa física se estimó la densidad de tricomas. La cuantificación de tricomas foliares se hizo en la segunda hoja más apical, completamente expandida, de cada individuo. Se contabilizaron los tricomas de cuatro puntos en haz y envés, de un área de 4 mm² (Fig. 4), utilizando un microscopio estereoscópico Carl Zeiss Stemi SV6.

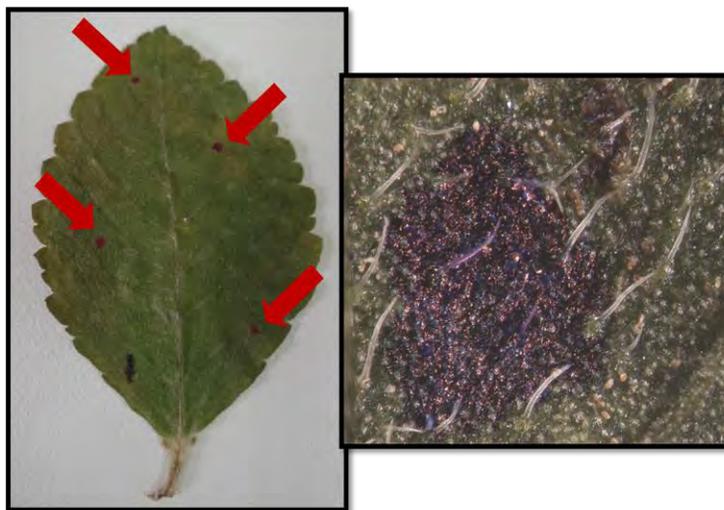


Figura 4. Hojas de *T. velutina*. Izquierda, disposición de los puntos, señalados por las flechas, que se utilizaron para tomar fotografías y contar los tricomas. Derecha, fotografía del área de conteo de los tricomas.

La defensa química se tomó como el contenido de HCN (Schappert y Shore, 1995), que es un producto de la hidrolización de los glucósidos cianogénicos por medio de la enzima β -glucosidasa, ambos compuestos presentes en el tejido foliar. Esta reacción ocurre cuando el tejido se rompe por la acción mecánica de los herbívoros al morder las hojas (Francisco y Pimienta Pinoti, 2000; Hayden y Parker, 2002). En el campo, en cada individuo se colectó la última hoja apical completamente extendida. De cada hoja se obtuvieron seis discos de 0.6 cm de diámetro, utilizando un horador metálico. Tres discos fueron depositados en tubos Eppendorf de 1.5 ml y macerados con 7 μ l de cloroformo y los otros tres discos fueron pesados una vez que se secó por completo el tejido. Posteriormente en cada tubo con el material macerado se colocó una tira de papel filtro previamente sumergida en una solución al 0.5% de ácido pícrico y carbonato de sodio (Na_2CO_3) y secada a temperatura ambiente, evitando que ésta entrara en contacto directo con el tejido vegetal. Se realizaron muestras blanco sin tejido vegetal para tener un parámetro de concentración nula de ácido cianogénico. Todos los tubos fueron almacenados por 24 h a temperatura ambiente (25-30°C) en gradillas en oscuridad total para evitar falsos positivos por oxidación lumínica. Pasado el período de la reacción, se recuperaron los tubos y se verificó el color del papel filtro. Para realizar la cuantificación de ácido cianogénico se conservó un círculo de 0.6 mm de diámetro en 1 ml de alcohol en refrigeración con el fin de que el alcohol tomara el color del papel filtro. Posteriormente se tomaron 250 μ l de cada muestra en alcohol y se colocaron en pozos de placas Costar™ 96-Well EIA/RIA Plates que fueron utilizadas para medir la absorbancia de cada muestra. La absorbancia se utilizó para calcular la cantidad (μ g) de HCN que tuvieron las hojas por mg de tejido, esto se hizo con la fórmula:

$$x = \frac{\text{abs } 540\text{nm} - 0.035749}{0.0004553}$$

Esta fórmula se obtuvo a partir de ajustar una regresión lineal entre la absorbancia a 540 nm de una solución con una concentración de HCN conocida (Shappert y Shore, 1995).

Todas las placas fueron medidas a una longitud de onda de 540 nm en un lector de absorbancia ©2015 BioTek Instruments, Inc modelo ELx808.

Para estimar la dureza foliar se utilizaron cinco hojas completamente expandidas de cada individuo. En cada hoja se midió el grosor de cuatro zonas del área foliar (dos a cada lado de la vena media procurando no tocar ninguna vena secundaria), con un micrómetro electrónico (Fred V. Fowler Co., Inc.) y se calculó el grosor promedio por planta. Cuando no hubo suficientes hojas (*i.e.*, en individuos jóvenes), se midieron todas las que tuviera el individuo y cuando las hojas fueron muy pequeñas se tomaron solo dos medidas en cada hoja.

Defensa indirecta

Como atributo de defensa indirecta se midió la defensa biótica a través de la concentración de azúcar en el NEF. Para ello, un día previo a las mediciones se embolsó una rama de cada individuo con una bolsa de celofán con pequeñas perforaciones que permiten la respiración de la planta, pero impiden el paso de hormigas y otros insectos que pudieran consumir el NEF. Esto se realizó únicamente para los estadios juvenil y reproductivo, que son los estadios ontogenéticos en los que se ha reportado producción de NEF (Villamil, 2012). Al día siguiente se colectó el NEF en cada nectario de las tres hojas completamente expandidas más apicales. Con este fin, se inyectaron 2 μ l de agua destilada sobre cada nectario con una micropipeta de 10 μ l para después ser reabsorbido y cuantificado. El contenido de azúcar se cuantificó a partir del volumen de NEF recuperado con un capilar de 5 μ l y la concentración de azúcares ($^{\circ}$ B) del mismo NEF que se estimó mediante un refractómetro portátil utilizando la siguiente fórmula:

$$mg_{azúcar} = \frac{^{\circ}B * \mu l}{100}$$

Se calculó el promedio de mg de azúcar por μ l de NEF por planta.

Experimento de jardín común

Para determinar si las trayectorias ontogenéticas presentan plasticidad fenotípica se realizó un experimento de jardín común. Con este fin se utilizaron semillas provenientes de las poblaciones de Cuicatlán, La Mancha y Troncones, que fueron germinadas durante el verano del 2015. Se sembraron alrededor de 200 semillas de cada población, pero únicamente germinaron 20 de cada sitio. Las plántulas se trasplantaron a macetas biodegradables para ser transportadas y plantadas en dos parcelas de 1 m × 1.2 m ubicadas en las dunas costeras de La Mancha, Veracruz. El trasplante se realizó el 26 de octubre del 2015. La ubicación de las plantas dentro de las parcelas fue aleatoria. La separación de las parcelas entre sí fue mayor a 5 m y la distancia de las plantas dentro de las parcelas fue de 20 cm. Antes del trasplante se midió el diámetro de la base del tallo, el número de hojas, el largo y ancho de las mismas, y la altura de las plántulas. Para evitar la muerte de las plantas por desecación las parcelas se regaron diariamente durante las primeras 2 semanas posteriores al trasplante. Durante los siguientes cuatro meses el riego fue reducido a 2 días y posteriormente a 1 día a la semana hasta que dejaron de regarse por completo en febrero del 2016. Después de dos semanas del trasplante se cuantificó la supervivencia de las plántulas, así como el número de hojas producidas para saber si habían cambiado de estadio ontogenético. Posteriormente, se realizaron 3 censos mensuales para tomar las mismas medidas que antes del trasplante, siendo el último en febrero. La última medición se realizó en julio del 2016.

Análisis estadísticos

Para estimar la similitud de las comunidades de herbívoros y de hormigas asociadas a las plantas de *T. velutina* en las distintas poblaciones se realizaron análisis de agrupamiento. Debido a que se obtuvieron datos binomiales (*i.e.* de presencia-ausencia de las especies de herbívoros y hormigas) en cada población, se utilizó el método de Distancias de Manhattan (Kaufman y Rousseeuw, 1990). El análisis se hizo mediante la función `hclust`

del paquete *vegan* en el programa R, y se hizo una prueba de mantel para conocer la significancia del agrupamiento a través de la función *mantel* del mismo paquete.

Para describir la variación en el daño por herbívoros y de las trayectorias ontogenéticas de la densidad de tricomas por mm^2 , μg HCN por mg de tejido, el grosor de las hojas (mm), la concentración de azúcar en NEF (mg de azúcar por ml de NEF), y la respuesta positiva de las hormigas a la herbivoría, se realizaron modelos lineales generalizados (GLM) con la familia de distribución *quasi*, mediante la función *glm* del paquete *stats*, ya que ninguna variable cumplió con los supuestos de normalidad y de homogeneidad de varianzas para realizar análisis paramétricos. Se compararon las trayectorias ontogenéticas de cada variable defensiva únicamente en aquellas poblaciones en las que se encontraron al menos ocho individuos de los tres estadios ontogenéticos (La Mancha, Troncones y Cuicatlán). En este caso, los modelos incluyeron como variables explicativas la población de origen y el estadio ontogenético, y como variable de respuesta cada uno de los atributos defensivos o el daño foliar. También se usaron GLM para comparar las diferencias poblacionales de acuerdo al estadio ontogenético de cada atributo defensivo y la herbivoría, esta vez incluyendo los estadios disponibles de las poblaciones de Sontecomapan y Chamela. En estos modelos se incluyó la población como la variable explicativa.

Las diferencias en la expresión de defensas y desempeño de las plantas en el experimento de jardín común se analizaron utilizando modelos lineales mixtos con la población de origen, el estadio ontogenético y la interacción de ambas variables como variables explicativas. Se hizo un modelo para cada una de las siguientes variables: área foliar consumida, porcentaje de área foliar consumida, densidad de tricomas foliares, concentración de HCN, contenido de azúcar en el NEF, longitud del tallo y diámetro del tallo. Se utilizó el tiempo transcurrido desde el trasplante como efecto aleatorio debido a que se hizo un muestreo de medidas repetidas. Lo anterior se hizo mediante la función *lme* del paquete *nlme*. Para las pruebas post-hoc de los efectos principales (*i.e.*, población de origen y estadio ontogenético) se usó la función *glht* del paquete *multcomp*, y cuando

hubo efecto de la interacción de la población de origen y el estadio ontogenético se usó la función `lsmeans` del paquete del mismo nombre para conocer entre qué poblaciones o entre qué estadios ontogenéticos se encontraban las diferencias.

Finalmente, se hizo un análisis de supervivencia para saber si hubo diferencias en el desempeño entre las plantas de acuerdo a la población de la que provienen bajo las condiciones ambientales del sitio del jardín común. Para ello, se utilizó la función `survdiff` del paquete `survival`. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa R, versión 3.2.3.

Resultados

Variación geográfica en el contexto comunitario de T. velutina

En total, se encontraron 31 especies de hormigas y 11 morfoespecies de insectos herbívoros asociadas a *T. velutina* en las distintas poblaciones. En Cuicatlán hubo cinco especies de hormigas: dos del género *Pseudomyrmex* y una de los géneros *Crematogaster* (asociada al NEF y elaiosoma), *Monomorium*, y *Paratrechina*; así como tres morfoespecies de herbívoros: un coleóptero y dos larvas de lepidóptero, una corresponde a *Euptoieta hegesia*, el principal herbívoro de *T. velutina* (Tabla 2).

En Chamela se colectaron 11 especies de hormigas: una especie de los géneros *Monomorium*, *Brachymyrmex*, *Solenopsis* y *Aphaenogaster*, dos especies de los géneros *Camponotus* y *Pseudomyrmex*, y tres especies del género *Crematogaster*. Tres especies de hormigas estuvieron asociadas al NEF y al elaiosoma y una exclusivamente al NEF (Tabla 2). También se encontraron dos morfoespecies de herbívoros: una larva de lepidóptero (*E. hegesia*) y un coleóptero (Tabla 2).

En La Mancha se encontraron 18 especies de hormigas: una de los géneros *Cephalotes*, *Dorymyrmex*, *Monomorium*, *Lachnomyrmex*, *Paratrechina*, *Brachymyrmex* y *Dorymyrmex*; cinco especies de género *Pseudomyrmex*; y seis del género *Camponotus*. Seis especies de hormigas estuvieron asociadas al NEF y elaiosoma y una especie

únicamente al NEF (Tabla 2). Se colectaron 7 morfoespecies de herbívoros: una de molusco, una de coleóptero, cuatro lepidópteros (una fue *E. hegesia*) y un ortóptero (Tabla 2).

En Sontecomapan se colectaron cinco especies de hormigas de los géneros *Brachymyrmex*, *Monomorium*, *Camponotus*, *Dorymyrmex* y *Solenopsis*. Tres de las especies de hormigas estuvieron asociadas al consumo de NEF y de elaiosoma de las semillas de *T. velutina* (Tabla 2). Por otro lado el único herbívoro que se colectó fue *E. hegesia* (Tabla 2).

Finalmente, en Troncones se encontraron diez especies de hormigas: una de los géneros *Cephalotes*, *Monomorium*, *Dorymyrmex*, *Crematogaster*, *Solenopsis* y *Paratrechina* y dos especies de los géneros *Pseudomyrmex* y *Camponotus*. Cinco de ellas se asociaron al consumo de NEF y de elaiosoma y dos especies únicamente al NEF (Tabla 2). También se colectaron tres morfoespecies de herbívoros, el lepidóptero *E. hegesia* y dos morfoespecies de coleópteros (Tabla 2).

El análisis de agrupamiento de la comunidad de hormigas asociadas a *T. velutina* en las diferentes poblaciones agrupó a Cuicatlán y Chamela como las poblaciones más parecidas, este grupo a su vez fue el más cercano a la población de Troncones, a su vez estas tres poblaciones tuvieron una comunidad de hormigas parecida con la población de Sontecomapan. La Mancha fue la población cuya comunidad de hormigas resultó ser menos parecida a las demás ($r = 0.62$; $P = 0.039$; Fig. 5; Tabla 2). La proporción de hormigas que respondieron positivamente al daño artificial fue significativamente diferente entre poblaciones ($P = 0.006$; Fig. 6). En particular, las hormigas de Troncones resultaron ser diez veces más agresivas que las de Chamela ($P = 0.03$). No hubo diferencias significativas entre las otras poblaciones ($P > 0.1$).

El análisis de agrupamiento basado en la comunidad de insectos herbívoros tuvo una significancia estadísticamente marginal. Este agrupó a Sontecomapan, Cuicatlán y Chamela como las poblaciones más parecidas, seguidas a la misma distancia de

Troncones. La Mancha fue la población con una comunidad de insectos herbívoros distinta ($r = 0.72$; $P = 0.059$; Fig. 7; Tabla 2).

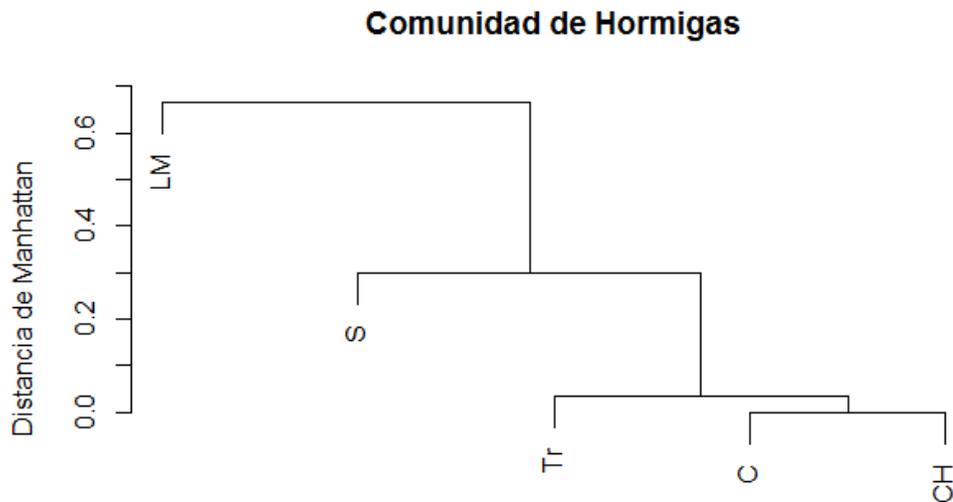


Figura 5. Agrupamiento de las poblaciones Chamela (CH), Cuicatlán (C), Troncones (Tr), Sontecomapan (S) y La Mancha (LM) de acuerdo a su comunidad de hormigas.

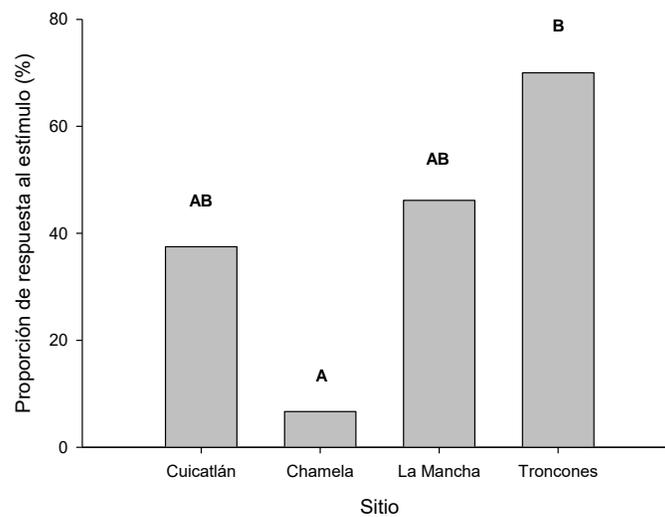


Figura 6. Proporción de hormigas que respondieron positivamente al daño foliar artificial. Letras distintas indican diferencias significativas entre las poblaciones.

Comunidad de Herbívoros

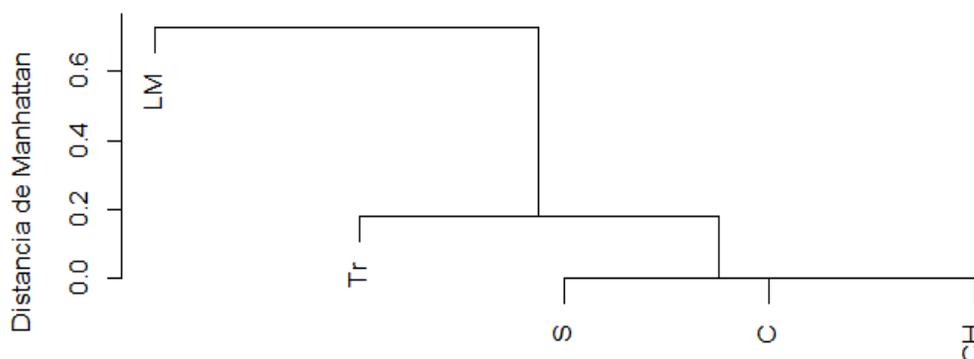


Figura 7. Agrupamiento de las poblaciones Chamela (CH), Cuicatlán (C), Troncones (Tr), Sontecomapan (S) y La Mancha (LM) de *T. velutina* de acuerdo a su comunidad de herbívoros.

Tabla 2. Especies de hormigas y morfoespecies de herbívoros asociados a *T. velutina* en cada población. La información del recurso alimenticio al que están asociadas las hormigas se obtuvo de Cuautle *et al.* (2005) y de las referencias de ese estudio.

Estado	Población	Especie de hormigas	Recurso alimenticio	Morfoespecie de herbívoros
Jalisco	Chamela	<i>Camponotus sp2.</i>	-	<i>Euptoieta hegesia</i>
Jalisco	Chamela	<i>Monomorium minimum</i>	NEF y elaiosoma	Coleóptero negro
Jalisco	Chamela	<i>Camponotus planatus</i>	NEF y elaiosoma	-
Jalisco	Chamela	<i>Brachymyrmex sp.</i>	NEF y elaiosoma	-
Jalisco	Chamela	<i>Crematogaster crinosa</i>	-	-
Jalisco	Chamela	<i>Crematogaster curvispinosa</i>	NEF y elaiosoma	-
Jalisco	Chamela	<i>Crematogaster torosa</i>	-	-
Jalisco	Chamela	<i>Pseudomyrmex sp3.</i>	-	-
Jalisco	Chamela	<i>Pseudomyrmex ferruginea</i>	-	-
Jalisco	Chamela	<i>Solenopsis sp.</i>	NEF	-
Jalisco	Chamela	<i>Aphaenogaster sp.</i>	-	-
Oaxaca	Cuicatlán	<i>Crematogaster sp.</i>	NEF y elaiosoma	<i>E. hegesia</i>
Oaxaca	Cuicatlán	<i>Monomorium minimum</i>	NEF y elaiosoma	Coleóptero negro
Oaxaca	Cuicatlán	<i>Paratrechina sp.</i>	-	Larva de lepidóptero 4
Oaxaca	Cuicatlán	<i>Pseudomyrmex sp1.</i>	-	-

Continuación de la Tabla 2.

Estado	Población	Especie de hormigas	Recurso alimenticio	Morfoespecie de herbívoros
Oaxaca	Cuicatlán	<i>Pseudomyrmex sp3.</i>	-	-
Veracruz	La Mancha	<i>Camponotus planatus</i>	NEF y elaiosoma	Molusco
Veracruz	La Mancha	<i>Camponotus mucronatus</i>	-	<i>E. hegesia</i>
Veracruz	La Mancha	<i>Camponotus claviscapus</i>	-	-
Veracruz	La Mancha	<i>Camponotus novogranadensis</i>	-	-
Veracruz	La Mancha	<i>Camponotus sp.</i>	-	Larva de lepidóptero 1
Veracruz	La Mancha	<i>Camponotus sp2.</i>	-	Larva de lepidóptero 2
Veracruz	La Mancha	<i>Cephalotes sp.</i>	NEF	Ortóptero
Veracruz	La Mancha	<i>Dorymyrmex sp.</i>	-	-
Veracruz	La Mancha	<i>Monomorium minimum</i>	NEF y elaiosoma	Larva de lepidóptero 3
Veracruz	La Mancha	<i>Lachnomyrmex sp.</i>	-	Coleóptero negro
Veracruz	La Mancha	<i>Paratrechina longicornis</i>	NEF y elaiosoma	-
Veracruz	La Mancha	<i>Brachymyrmex sp.</i>	NEF y elaiosoma	-
Veracruz	La Mancha	<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	NEF y elaiosoma	-
Veracruz	La Mancha	<i>Pseudomyrmex sp.</i>	-	-
Veracruz	La Mancha	<i>Pseudomyrmex sp2.</i>	-	-
Veracruz	La Mancha	<i>Pseudomyrmex sp3.</i>	-	-
Veracruz	La Mancha	<i>Pseudomyrmex sp4.</i>	-	-
Veracruz	La Mancha	<i>Dorymyrmex bicolor</i>	NEF y elaiosoma	-
Veracruz	Sontecomapan	<i>Brachymyrmex sp.</i>	NEF y elaiosoma	<i>E. hegesia</i>
Veracruz	Sontecomapan	<i>Monomorium minimum</i>	NEF y elaiosoma	-
Veracruz	Sontecomapan	<i>Camponotus sp</i>	-	-
Veracruz	Sontecomapan	<i>Dorymyrmex bicolor</i>	NEF y elaiosoma	-
Veracruz	Sontecomapan	<i>Solenopsis sp.</i>	NEF	-
Guerrero	Troncones	<i>Cephalotes sp.</i>	NEF	<i>E. hegesia</i>
Guerrero	Troncones	<i>Monomorium minimum</i>	NEF y elaiosoma	-
Guerrero	Troncones	<i>Dorymyrmex bicolor</i>	NEF y elaiosoma	-
Guerrero	Troncones	<i>Pseudomyrmex sp3.</i>	-	Coleóptero gris
Guerrero	Troncones	<i>Pseudomyrmex sp5.</i>	-	-
Guerrero	Troncones	<i>Crematogaster sp2.</i>	NEF y elaiosoma	Coleóptero negro
Guerrero	Troncones	<i>Camponotus novogranadensis</i>	-	-

Continuación de la Tabla 2.

Estado	Población	Especie de hormigas	Recurso alimenticio	Morfoespecie de herbívoros
Guerrero	Troncones	<i>Camponotus planatus</i>	NEF y elaiosoma	-
Guerrero	Troncones	<i>Solenopsis invicta</i>	-	-
Guerrero	Troncones	<i>Paratrechina longicornis</i>	NEF y elaiosoma	-

Trayectorias ontogenéticas de los atributos defensivos y la herbivoría

No se detectaron diferencias significativas en el porcentaje de área foliar consumida entre estadios ontogenéticos, pero sí se encontró efecto de la población ($\chi^2 = 6.62$, g. l. = 1, $P = 0.01$; Fig. 8). Las plantas de Troncones perdieron casi el doble de tejido foliar que las plantas de La Mancha. En contraste, el área foliar consumida (mm^2) fue diferente entre estadios ontogenéticos ($\chi^2 = 16.96$, g. l. = 2, $P < 0.001$), las plantas juveniles perdieron casi cuatro veces más área foliar que las plántulas ($P = 0.03$; Fig. 8). También hubo efecto significativo de la interacción del estadio ontogenético y la población sobre el área foliar consumida ($\chi^2 = 8.84$, g. l. = 2, $P = 0.012$; Fig. 8); las plantas reproductivas de Troncones perdieron dos veces más área foliar que las plantas reproductivas de La Mancha ($P = 0.037$).

Para los análisis de las diferencias en el daño foliar entre las poblaciones para cada estadio ontogenético se retiraron los datos atípicos de la base de datos. Las plántulas de Troncones tuvieron 7.5 veces mayor proporción de área foliar consumida que las de La Mancha ($\chi^2 = 7.7$, g. l. = 1, $P = 0.005$; Fig. 9). Las plantas juveniles de Cuicatlán, La Mancha y Troncones y no difirieron significativamente en la proporción de área foliar consumida ($\chi^2 = 3.02$, g. l. = 2, $P = 0.22$). En contraste, sí se observaron diferencias poblacionales en la proporción de área foliar consumida en las plantas reproductivas ($\chi^2 = 18.04$, g. l. = 4, $P = 0.001$). Las plantas de Troncones tuvieron 3.3 veces mayor proporción de área foliar consumida que las de Cuicatlán ($P = 0.001$), 2.5 veces mayor que las de Chamela ($P = 0.006$) y dos veces más que las plantas de La Mancha ($P = 0.03$; Fig. 9). El análisis del área

foliar consumida arrojó el mismo patrón que las diferencias poblacionales por estadio ontogenético (Fig. 9).

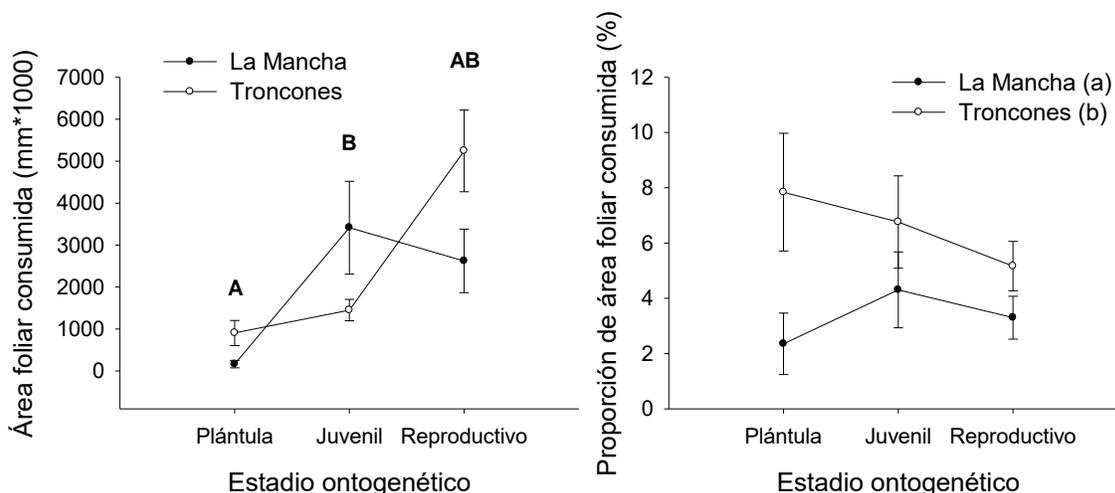


Figura 8. Cambios ontogenéticos en el área foliar consumida (izquierda) y en la proporción de área foliar consumida (derecha) en plantas de *Turnera velutina* de Mancha y Troncones. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre estadios ontogenéticos. Las letras minúsculas distintas junto al nombre de la población denotan diferencias significativas entre poblaciones. (La Mancha: 12 plántulas, 14 juveniles y 30 reproductivos; Troncones: 21 plántulas, 30 juveniles y 27 reproductivos).

Defensa directa

Potencial cianogénico

Se observó un efecto significativo del estadio ontogenético sobre el potencial cianogénico (concentración de HCN; $\chi^2 = 34.97$, g. l. = 2, $P < 0.001$). Las plántulas tuvieron 3.5 veces más HCN que las reproductivas ($P < 0.001$) y tres veces más que las juveniles ($P < 0.001$; Fig. 10).

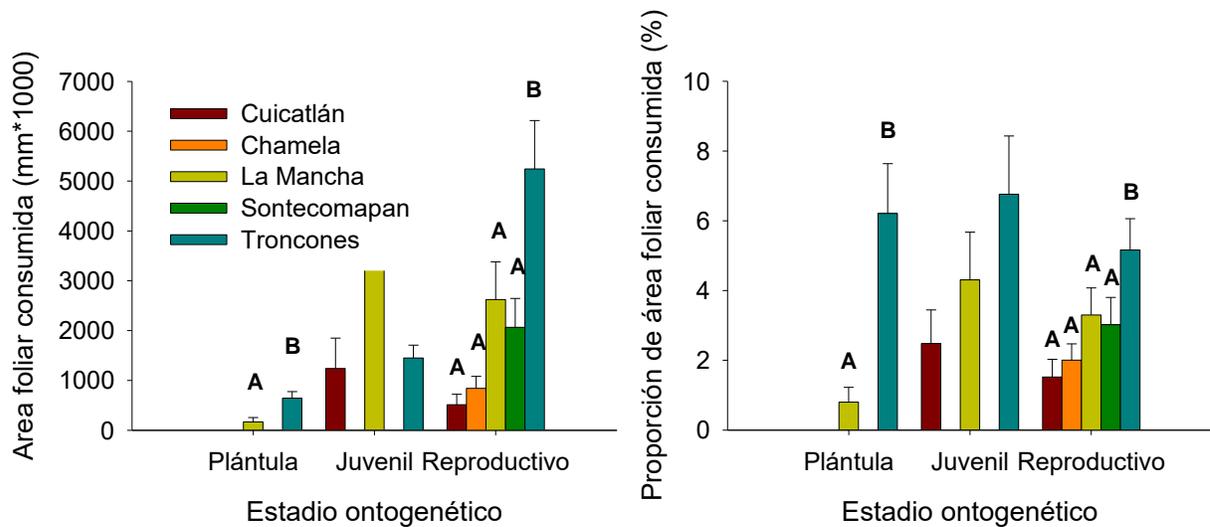


Figura 9. Área foliar consumida (izquierda) y proporción del área foliar consumida (derecha) de todas las poblaciones muestreadas, *i.e.* Cuicatlán, Chamela, La Mancha, Sontecomapan y Troncones, por estadio ontogenético. Letras distintas indican diferencias significativas entre poblaciones dentro del mismo estadio ontogenético. Tamaños de muestra: Plántulas: 14 de La Mancha y 29 de Troncones; juveniles: 7 de Cuicatlán, 29 de La Mancha y 21 de Troncones; reproductivas: 28 de Cuicatlán, 29 de Chamela, 30 de La Mancha, 30 de Sontecomapan y 27 de Troncones.

La proporción de plantas acianogénicas incrementó durante el desarrollo de las plantas con respecto de la proporción de plantas cianogénicas en las tres poblaciones muestreadas. En las plantas juveniles hubo más individuos acianogénicos en La Mancha (70%) que en Troncones (27.77%) y Cuicatlán (8.33%; $\chi^2 = 9.78$, $P = 0.007$; Fig. 11). En las plantas reproductivas de La Mancha hubo gran proporción de plantas acianogénicas (61.9%) en comparación con Troncones (23.07%) y Cuicatlán (26.66%; $\chi^2 = 9.21$, $P = 0.01$; Fig. 11).

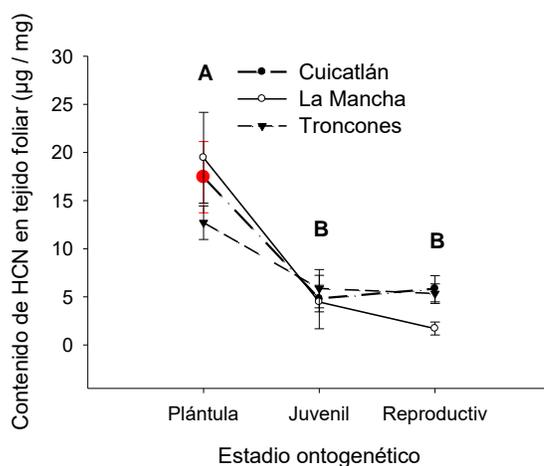


Figura 10. Trayectoria ontogenética del contenido de HCN en el tejido foliar de las plantas de *T. velutina* de Cuicatlán, La Mancha y Troncones. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre estadios ontogenéticos. El punto rojo indica que esos datos fueron tomados de plantas cuyas semillas, provenientes de Cuicatlán, fueron germinadas en invernadero. Tamaños de muestra: La Mancha: 28 plántulas, 10 juveniles y 21 reproductivas; Troncones: 28, 18 y 26 respectivamente; Cuicatlán: 3, 12 y 30 respectivamente.

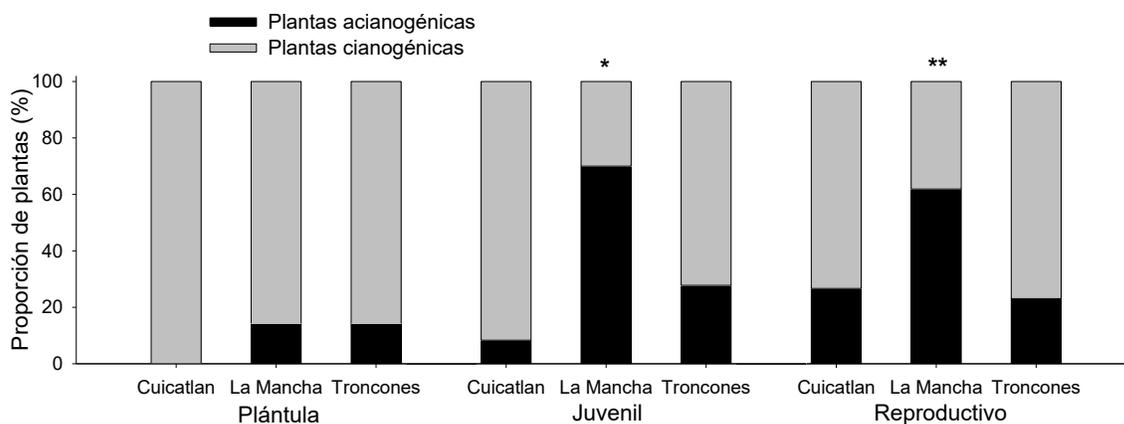


Figura 11. Cianogénesis de *T. velutina* en Cuicatlán, La Mancha y Troncones por estadio ontogenético. El asterisco indica diferencias significativas en la proporción de plantas cianogénicas y acianogénicas entre poblaciones dentro del estadio ontogenético sobre el que se encuentre el asterisco.

El contenido de HCN fue significativamente distinto entre poblaciones en las plantas juveniles ($\chi^2 = 10.47$, $g. l. = 3$, $P = 0.01$; Fig. 12a), las de Troncones tuvieron 5.8 veces mayor contenido de HCN que las de Sontecomapan. También hubo diferencias

significativas poblacionales en la concentración de HCN en de las plantas reproductivas ($\chi^2 = 40.24$, *g. l.* = 4, $P < 0.001$; Fig. 12a), específicamente las plantas de Cuicatlán tuvieron 2.9 veces mayor concentración de HCN que las de Chamela ($P = 0.007$) y 3.5 veces más que las de Sontecomapan ($P = 0.003$); las plantas de Troncones a su vez tuvieron 5.3 veces más HCN que las de Chamela y 4.4 veces más que las de Sontecomapan ($P < 0.001$; Fig. 12a).

Tricomas

La densidad de tricomas foliares cambió a través de la ontogenia de las plantas ($\chi^2 = 35.99$, *g. l.* = 2, $P < 0.001$; Fig. 13). En particular, las reproductivas tuvieron 6.6 veces mayor densidad de tricomas que las plántulas ($P = 0.017$) y 2.6 veces más que las juveniles ($P < 0.001$). También hubo un efecto significativo de la población ($\chi^2 = 72.1$, *g. l.* = 2, $P < 0.001$), las plantas de Troncones tuvieron 6.6 veces menos tricomas foliares que las de Cuicatlán y 2.3 veces menos que las de La Mancha ($P < 0.001$), las últimas a su vez tuvieron 2.8 veces menor densidad de tricomas que las de Cuicatlán ($P = 0.038$).

La comparación de la densidad de tricomas por estadio ontogenético entre poblaciones no arrojó diferencias significativas en las plántulas. Pero sí hubo diferencias entre poblaciones dentro del estadio juvenil ($\chi^2 = 55.93$, *g. l.* = 3, $P < 0.001$; Fig. 12b), específicamente, las plantas de Cuicatlán tuvieron 2.2 veces mayor densidad de tricomas que las de Sontecomapan y 6.7 veces más que las de Troncones ($P < 0.001$), a su vez, las plantas de estas últimas dos poblaciones también tuvieron menos tricomas que las de La Mancha (5.8 veces; $P = 0.011$; y 1.9 veces; $P < 0.001$ respectivamente). Asimismo, las plantas de Troncones tuvieron 2.9 veces menor densidad de tricomas foliares que las de Sontecomapan ($P = 0.02$). También hubo diferencias significativas en las plantas reproductivas ($\chi^2 = 79.52$, *g. l.* = 4, $P < 0.001$; Fig. 12b), las plantas de Chamela tuvieron mayor densidad de tricomas que las demás poblaciones, superando a las de Cuicatlán por 1.48 veces ($P < 0.001$), a las de La Mancha por 2.5 veces ($P = 0.022$), a las de Sontecomapan por 3.8 veces ($P < 0.001$) y las de Troncones por 5.7 veces ($P < 0.001$); la segunda población con más tricomas foliares fue Cuicatlán, que superó a las plantas de La

Mancha por 1.7 veces, a las de Sontecomapan por 2.5 veces y a las de Troncones por 3.8 veces ($P < 0.001$; Fig. 12b).

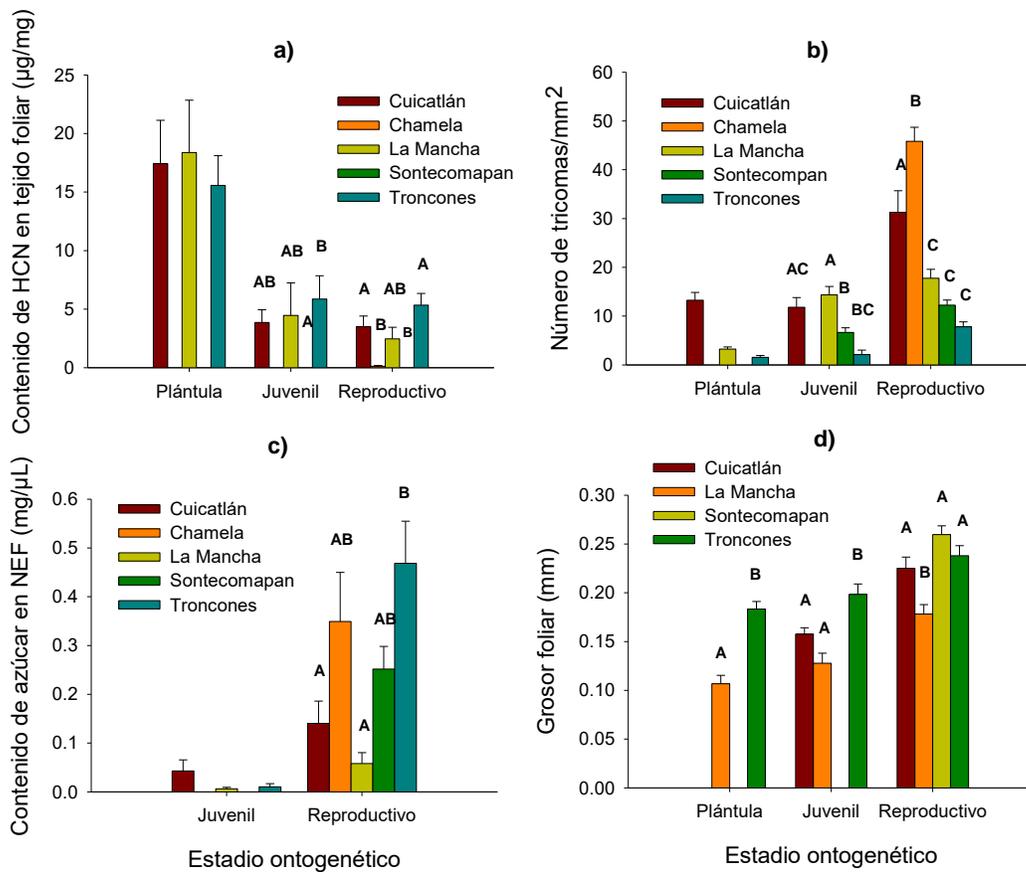


Figura 12. a) Concentración de HCN en el tejido foliar por estadio ontogenético de *T. velutina* por población. Letras distintas indican diferencias significativas entre poblaciones dentro del mismo estadio ontogenético. Se retiraron los valores atípicos de la base de datos. b) Densidad de tricomas foliares por estadio ontogenético. Letras distintas indican diferencias significativas entre poblaciones dentro del mismo estadio ontogenético. c) Concentración de azúcar en NEF de las plantas de las cinco poblaciones por estadio ontogenético. Letras distintas indican diferencias significativas entre poblaciones dentro del mismo estadio ontogenético. d) Grosor foliar de las plantas de Cuicatlán, La Mancha, Sontecomapan y Troncones. Letras distintas indican diferencias significativas entre poblaciones dentro del mismo estadio ontogenético. Tamaños de muestra: plántulas: 3 provenientes de semillas de Cuicatlán germinadas en invernadero, 30 de La Mancha, y 30 de Troncones; juveniles: 11 de Cuicatlán, 10 de La Mancha, 22 de Sontecomapan, y 18 de Troncones; reproductivas: 29 de Cuicatlán, 26 de Chamela, 22 de La Mancha, 29 de Sontecomapan, y 26 de Troncones.

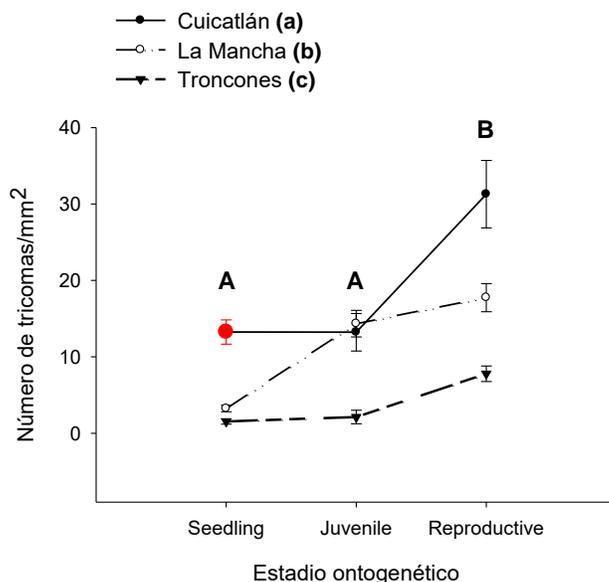


Figura 13. Trayectorias ontogenéticas de la densidad de tricomas en plantas de Cuicatlán, La Mancha y Troncones. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los estadios ontogenéticos. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre poblaciones. El punto en color rojo indica que esos datos fueron tomados de plantas cuyas semillas se colectaron en la población de Cuicatlán y fueron germinadas en invernadero. Tamaños de muestra: La Mancha: 30 plántulas, 8 juveniles y 17 reproductivos; Troncones: 30, 19 y 28 respectivamente.

Grosor foliar

El grosor de las hojas fue significativamente diferente entre poblaciones ($\chi^2 = 57.29$, g. l. = 1, $P < 0.001$; Fig. 14), las plantas de Troncones fueron casi dos veces más gruesas que las de La Mancha. También hubo efecto del estadio ontogenético ($\chi^2 = 71.72$, g. l. = 2, $P < 0.001$); las hojas de las plantas reproductivas ($P < 0.001$) y de las juveniles ($P < 0.001$) resultaron más gruesas que las hojas de las plántulas 1.5 y 1.3 veces respectivamente (Fig. 14).

El grosor foliar de las plántulas fue significativamente distinto entre poblaciones ($\chi^2 = 20.59$, g. l. = 1, $P < 0.001$; Fig. 12d), las de La Mancha tuvieron hojas 1.7 veces menos gruesas que las de Troncones. Las plantas juveniles de Troncones también fueron las más gruesas, tuvieron hojas 1.2 veces más gruesas que las de Cuicatlán y 1.5 veces más

gruesas que las de La Mancha ($\chi^2 = 27.21$, *g. l.* = 2, $P < 0.001$; Fig. 12d). Asimismo, las hojas de las plantas reproductivas de La Mancha fueron 1.4 veces más delgadas que las de Sontecomapan ($\chi^2 = 35.88$, *g. l.* = 3, $P < 0.001$), 1.3 veces que las de Troncones ($P < 0.001$) y 1.2 veces que las de Cuicatlán ($P < 0.02$); mientras que las plantas de Sontecomapan tuvieron 1.1 veces mayor grosor foliar que las de Cuicatlán ($P = 0.024$; Fig. 12d).

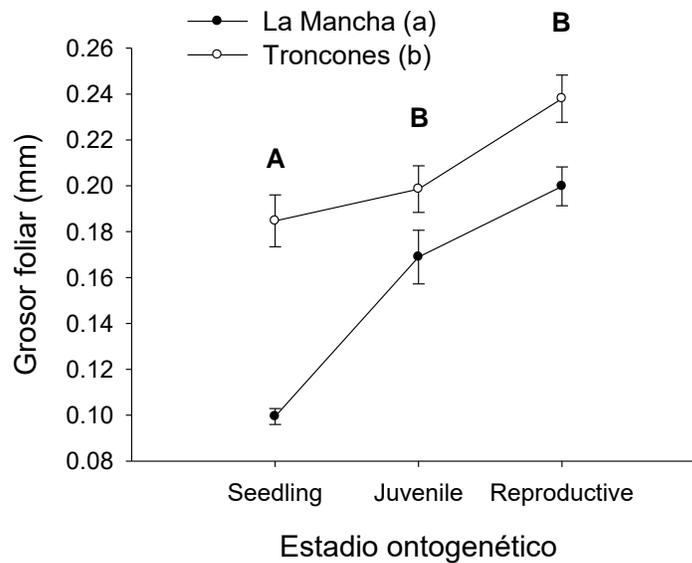


Figura 14. Trayectoria ontogenética del grosor foliar de las plantas de La Mancha y Troncones. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre estadios ontogenéticos. Letras minúsculas distintas indica diferencias significativas entre poblaciones. Tamaños de muestra: La Mancha: 30 plántulas, 9 juveniles y 24 reproductivas; Troncones 30, 24 y 30 respectivamente.

Defensa indirecta

Azúcar en el NEF

El azúcar contenido en el NEF fue diferente durante la ontogenia de las plantas ($\chi^2 = 19.5$, *g. l.* = 1, $P < 0.001$; Fig. 15). Las plantas juveniles produjeron 10.5 veces menos azúcar en el NEF que las plantas reproductivas (fig. 15).

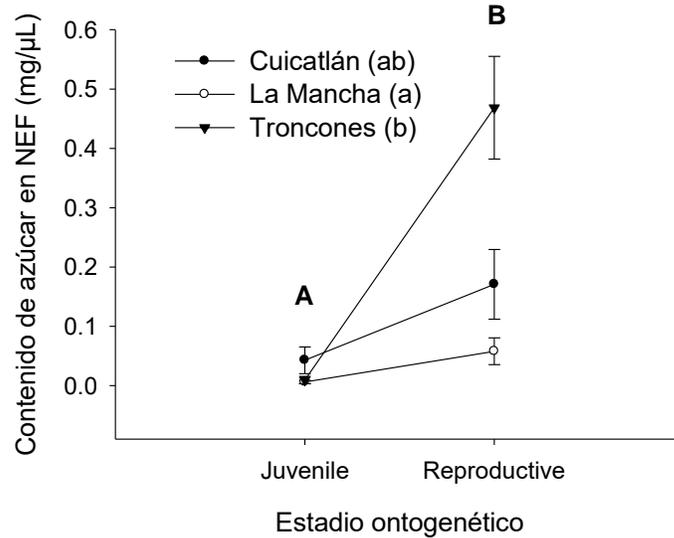


Figura 15. Trayectoria ontogenética del contenido de azúcar en NEF de las plantas de Cuicatlán, La Mancha y Troncones. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre estadios ontogenéticos. Letras minúsculas distintas denotan diferencias significativas entre poblaciones. Tamaños de muestra: Cuicatlán: 11 juveniles y 29 reproductivas; La Mancha: 16 juveniles y 14 reproductivas; y Troncones: 17 juveniles y 27 reproductivas.

No hubo diferencias significativas en el contenido de azúcar en el NEF entre las plantas juveniles de Cuicatlán, La Mancha y Troncones ($\chi^2 = 4.91$, $g. l. = 2$, $P = 0.085$; Fig. 12c). Sin embargo, en las plantas reproductivas el contenido de azúcar en el NEF fue significativamente diferente entre las poblaciones ($\chi^2 = 20.88$, $g. l. = 4$, $P < 0.001$). Específicamente las plantas de Troncones tuvieron 4.6 veces más azúcar en el NEF que las plantas de Cuicatlán ($P = 0.001$) y ocho veces más que las de La Mancha ($P = 0.005$; Fig. 12c).

Trayectorias ontogenéticas y crecimiento en el jardín común

El estadio ontogenético mostró diferencias significativas en cuanto al área foliar consumida ($\chi^2 = 4.05$, $g. l. = 1$, $P = 0.044$). Específicamente, las plantas juveniles tuvieron 2.83 veces mayor área foliar consumida que las plántulas. En contraste, el porcentaje de

área foliar consumida no estuvo explicado por el estadio ontogenético, la población de origen, ni por la interacción de ambas variables ($\chi^2 = 1.79$, *g. l.* = 2, *P* = 0.408; Fig. 16).

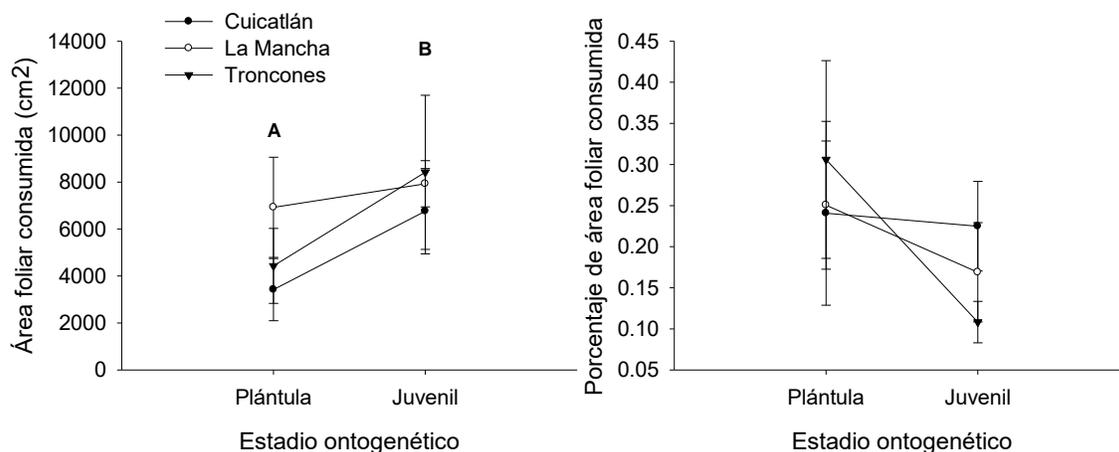


Figura 16. Trayectoria ontogenética del área foliar consumida (izquierda) y de la proporción del área foliar consumida por individuo (derecha) de acuerdo a su población de origen. Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre estadios ontogenéticos. Tamaños de muestra: Cuicatlán: 11 plántulas y 21 juveniles; La Mancha: cinco plántulas y 15 juveniles; y Troncones: 8 plántulas y 17 juveniles.

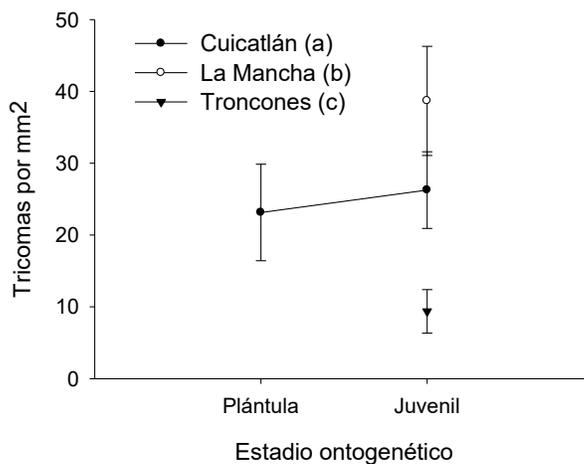


Figura 17. Trayectoria ontogenética de la densidad de tricomas foliares de las plantas del jardín común de acuerdo a su población de origen. Letras minúsculas distintas indican que hubo diferencias significativas entre poblaciones. Tamaños de muestra: Cuicatlán: 6 plántulas y 15 juveniles; La Mancha: 0 plántulas y 11 juveniles; Troncones; 0 plántulas y 14 juveniles.

Defensa directa

Hubo efecto de la interacción entre la población de origen y el estadio ontogenético sobre la densidad de tricomas foliares de las plantas del jardín común ($\chi^2 = 27.73$, $g. l. = 3$, $P < 0.001$; Fig. 17). En específico, las plantas juveniles de Cuicatlán y de La Mancha tuvieron respectivamente 2.7 y 4.1 veces mayor densidad de tricomas foliares que las juveniles de Troncones ($P < 0.001$; Fig. 17). También hubo diferencias poblacionales ($\chi^2 = 27.49$, $g. l. = 2$, $P < 0.001$), siendo las plantas de Troncones las que tuvieron 4.3 veces menos tricomas por cm^2 que las de La Mancha y 2.8 veces menos que las de Cuicatlán ($P < 0.001$; Fig. 17).

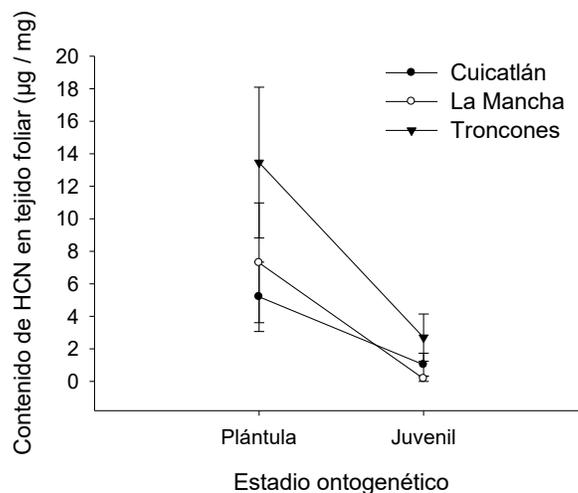


Figura 18. Trayectoria ontogenética de la concentración de HCN en el tejido foliar de las plantas del jardín común por población. Tamaños de muestra: Cuicatlán: 9 plántulas y 13 juveniles; La Mancha: 3 plántulas y 10 juveniles; y Troncones: 5 plántulas y 12 juveniles.

En la comparación del contenido de HCN en el tejido foliar de las plantas del jardín común no hubo efecto de la población de origen, el estadio ontogenético, ni la interacción de ambas variables ($\chi^2 = 0.21$, $g. l. = 2$, $P = 0.899$; Fig. 18).

Defensa indirecta

No hubo suficientes individuos que llegaran al estadio ontogenético reproductivo para el último muestreo realizado en el presente estudio, por lo tanto no se incluyó la variable del

estadio ontogenético en el modelo de la comparación del contenido de azúcar en el NEF. Para el análisis fueron retirados los datos extremos de cada población. Únicamente se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones de origen ($\chi^2 = 14.29$, *g. l.* = 3, $P = 0.002$). Las plantas de Cuicatlán y de La Mancha produjeron NEF con 0.0034 y 0.00012 veces mayor contenido de azúcar respectivamente que las de Troncones, las cuales no produjeron azúcar en NEF (Fig. 19).

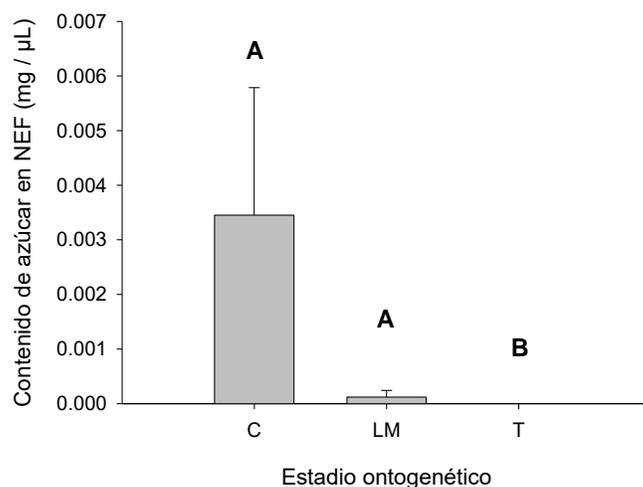


Figura 19. Contenido de azúcar en NEF de las plantas juveniles del jardín común. Letras distintas indican diferencias significativas. Tamaños de muestra: (C) Cuicatlán: $n = 10$; (LM) La Mancha: $n = 9$; y (T) Troncones: $n = 4$.

El análisis del crecimiento de las plantas del jardín común no se encontró efecto de ninguna variable, *i.e.* población de origen, estadio ontogenético o la interacción de dichas variables, sobre la altura de la planta ($\chi^2 = 1.07$, *g. l.* = 2, $P = 0.58$; Fig. 20). El diámetro del tallo se vio afectado la población ($\chi^2 = 7.59$, *g. l.* = 2, $P = 0.022$). Las plantas de Troncones tuvieron tallos 1.4 veces más delgados que las de La Mancha ($P = 0.018$; Fig. 20).

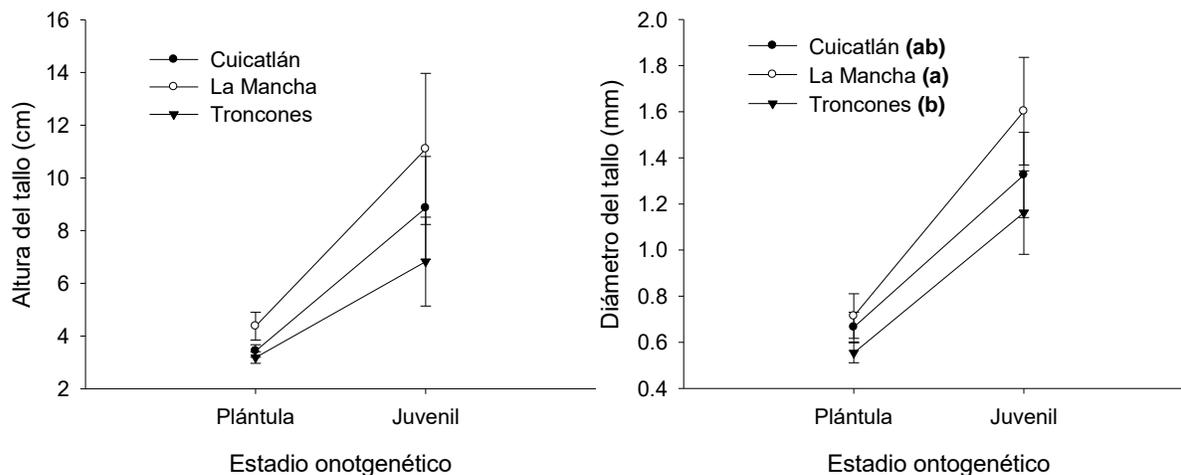


Figura 20. Crecimiento de las plantas del jardín común a través de su desarrollo de acuerdo a su población de origen, longitud (izquierda) y diámetro del tallo (derecha). Letras distintas indican diferencias significativas entre poblaciones. Tamaños de muestra: Cuicatlán: 11 plántulas y 23 juveniles; La Mancha: 5 plántulas y 16 juveniles; y Troncones: 8 plántulas, y 18 juveniles.

Discusión

El presente estudio es el primero en comparar las trayectorias ontogenéticas de diferentes atributos defensivos entre distintas poblaciones de una planta. Se obtuvieron los patrones completos de los atributos defensivos de contenido de HCN y densidad de tricomas foliares de plantas de *T. velutina* de Cuicatlán, La Mancha y Troncones, y del contenido de azúcar en NEF y grosor foliar para La Mancha y Troncones (Fig. 21). Hubo diferencias en las trayectorias ontogenéticas de la defensa entre las poblaciones, tal como se ha reportado previamente (Ochoa López *et al.*, 2015). Se encontró que en la población de La Mancha, las plántulas de *T. velutina* únicamente expresaron defensa química (HCN; Fig. 21), mientras que la estrategia defensiva de las plantas reproductivas consistió en una combinación de defensas físicas (tricomas foliares y dureza foliar), defensa biótica (azúcar en el NEF), pero no química (Fig. 21). En contraste, en las poblaciones de Cuicatlán y Troncones se observaron diferencias en la defensa química de las plantas reproductivas

(Fig. 12) que sugieren que el patrón ontogenético defensivo de *T. velutina* depende de las condiciones ambientales y del contexto comunitario con el que interactúa (Fig. 21).

Variación geográfica en las trayectorias ontogenéticas de la defensa de T. velutina

La trayectoria ontogenética defensiva de *T. velutina* no coincide con el patrón encontrado por Barton y Koricheva (2010) para las plantas leñosas, ya que las autoras mencionan que las plántulas producen defensas químicas y su expresión sigue aumentando hasta llegar a un pico máximo siendo reproductivas, posteriormente comienza a decaer con la senescencia de la planta. En todas las poblaciones del presente estudio las plantas de *Turnera velutina* produjeron HCN, evidencia de la producción de glucósidos cianogénicos como parte de la defensa química (Francisco y Pimienta Pinotti; 2000; Ochoa-López *et al.*, 2015). Dicho compuesto se produjo en mayor cantidad en el tejido de las plántulas, las plantas juveniles redujeron su producción y la misma casi desapareció en el estadio reproductivo (Fig. 11). Sin embargo, esta trayectoria fue variable dentro y entre poblaciones, ya que en todas las poblaciones hubo individuos reproductivos que produjeron HCN (Fig. 12), algo que había sido reportado para la especie hermana *T. ulmifolia* (Schappert y Shore, 1995). En Cuicatlán y Troncones hubo mayor proporción de plantas reproductivas que mantuvieron su potencial cianogénico en comparación con la población de La Mancha (Fig. 12). Esto se ve reflejado en el patrón no lineal de la trayectoria ontogenética de la producción de HCN de las primeras dos poblaciones, en contraste con la reducción constante de este compuesto en las plantas de la población de La Mancha (Fig. 21).

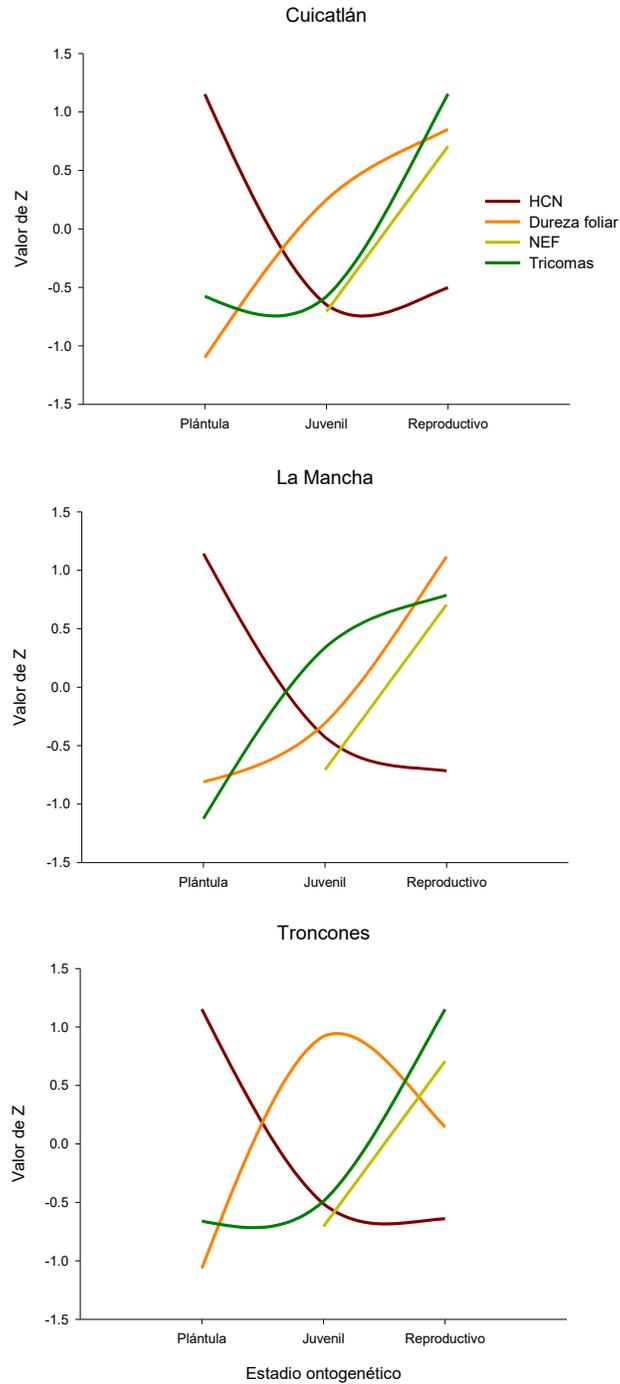


Figura 21. Resumen de los patrones de las trayectorias ontogenéticas de los atributos defensivos estudiados en plantas de *T. velutina* de Cuicatlán, La Mancha y Troncones.

La estrategia defensiva de las plántulas dependió exclusivamente de la producción de HCN, evidencia de que en dicho estadio *T. velutina* expresa menos atributos

relacionados con la defensa como lo propusieron Boege y Marquis (2005), aunque los mismos autores presentan evidencias que indican que en este estadio las plantas son capaces de compensar por completo el daño recibido por herbívoros. Aun así, en condiciones naturales la tasa de mortalidad más alta es en este estadio (S. Ochoa-López datos no publicados), lo que puede explicar la baja densidad de plántulas encontrados en algunas poblaciones. Se ha propuesto que las plántulas, al tener como única fuente de energía la almacenada en la semilla y los cotiledones, debería disminuir su defensa conforme se agotan dichas reservas, hasta llegar a ser prácticamente nula antes de alcanzar una mayor talla que les permita adquirir más recursos (Boege y Marquis, 2005). Sin embargo, hubo plántulas en el presente estudio que no tenían cotiledones y que aun así produjeron HCN, lo que sugiere que obtuvieron recursos energéticos de otra fuente. En la población de Troncones la dureza de las hojas fue mayor que en La Mancha (Fig. 10), esta característica está relacionada con tasas fotosintéticas altas que le permiten a la planta tener recursos disponibles para la producción de compuestos químicos (Yun y Taylor, 1986; Sagers, 1992) como los glucósidos cianogénicos. Es posible que en La Mancha y Cuicatlán las plántulas tengan otra fuente de energía que les permite producir los glucósidos cianogénicos, *i.e.* el suelo de dichas poblaciones podría contener mayor cantidad de nutrientes y/o de mejor calidad que el de Troncones. Por esta razón, sería conveniente realizar estudios de la calidad del suelo en las poblaciones.

Las plántulas de La Mancha tuvieron menor proporción de área foliar consumida (la cual representa la proporción de tejido perdido, en relación con el área fotosintética total por hoja de cada planta) que las plántulas de Troncones. Sin embargo, no hubo diferencias significativas en el área foliar consumida, expresada en cm^2 (que es un estimador de la cantidad de tejido vegetal que consumen los herbívoros), entre las plántulas de La Mancha y Troncones (Fig. 11), y tampoco hubo diferencias significativas en el tamaño de las hojas. Esto sugiere que debe existir algún mecanismo que impide que el tejido foliar que están consumiendo los herbívoros en La Mancha tenga menor impacto sobre las plantas que en Troncones. También es probable que las plantas de dicha

población hayan expresado características relacionadas con la tolerancia, ya que Ochoa-López *et al.* (2015) encontraron que en condiciones de invernadero las plántulas de *T. velutina* expresaron mayor tolerancia que las juveniles y reproductivas mediante un crecimiento compensatorio. Es necesario un estudio que ayude a corroborar si las plántulas de La Mancha expresan alguna característica asociada a la tolerancia en condiciones naturales.

Por otro lado, las trayectorias ontogenéticas de la densidad de tricomas (Fig. 9) y la dureza foliar (Fig. 10) coinciden con el patrón encontrado por Barton y Koricheva (2010) para la defensa física de las plantas leñosas, que indica que durante el estadio juvenil comienza a aumentar dicha defensa hasta llegar al estadio reproductivo. En un estudio reciente, López-Carretero *et al.* (2016) encontraron que durante la época húmeda las plantas arbustivas con baja densidad de tricomas foliares y alta dureza foliar son preferidas por los herbívoros para su consumo. Este patrón es similar al que se encontró en Troncones. La densidad de tricomas foliares de dicha población fue la más baja (Fig. 9). Aunque la comunidad de herbívoros asociados a *T. velutina* fue diferente entre las poblaciones (Fig. 7), no hubo diferencias significativas en el área foliar que consumieron entre La Mancha y Troncones (Fig. 8).

Las plantas reproductivas de Troncones tuvieron mayor área foliar consumida que las de La Mancha (Fig. 8). El análisis de agrupamiento relacionó la comunidad de herbívoros de dicha población con las de Sontecomapan, Cuicaltán y Chamela, pero si la densidad de herbívoros es mayor en Troncones, explicaría los niveles elevados de daño foliar en esta localidad. Sin embargo, es indispensable medir dicha característica en las poblaciones para saber si está correlacionada con el daño foliar que reciben las plantas. Llama la atención que en Troncones se observó una alta proporción de plantas cianogénicas durante los estadios juvenil y reproductivo de *T. velutina*, con hojas más gruesas y con mayor producción de azúcar en el NEF que en las demás poblaciones (Figs. 10, 14 y 15). Es probable que la inversión energética que realizan las plantas reproductivas de Troncones como estrategia defensiva tenga un costo reproductivo, como ocurre en *T.*

ulmifolia, donde las poblaciones cianogénicas producen menos flores que las poblaciones acianogénicas (Schappert y Shore, 2000). En el futuro, sería recomendable medir la adecuación de las plantas cianogénicas y acianogénicas para conocer si existe un costo de mantener la expresión de la defensa química a lo largo de la vida de las plantas.

El estudio de la comunidad de hormigas mutualistas demostró que en todas las poblaciones se encontró al menos una especie de hormiga asociada al NEF y a las semillas de *T. velutina*. Una de las especies asociada a ambos recursos es *Camponotus planatus*, aunque tiene una relación más fuerte con el NEF que con el elaiosoma de las semillas (Cuautle *et al.*, 2005 y sus referencias). Y también es una de las especies que se ha clasificado como dominante en la relación con el NEF de la comunidad de plantas en La Mancha (Dáttilo *et al.*, 2014). Aunque en el presente estudio no se tomó en cuenta la identidad de las hormigas en el experimento de agresividad, no se observó gran actividad agresiva por parte de *C. planatus* (obs. pers.). Es probable que la forma en que se midió la agresividad de las hormigas en el presente estudio no haya sido la mejor para medir su conducta defensora. Es necesario conocer la identidad de las hormigas más eficientes en la defensa de *T. velutina*. Se esperaría que las hormigas asociadas a ambos recursos (*i.e.*, NEF y elaiosoma) mostraran una conducta más agresiva, al depender de dos recursos valiosos desde el punto de vista energético.

Trayectorias ontogenéticas defensivas y crecimiento en el jardín común

No hubo diferencias significativas en la cantidad de tejido foliar que consumieron los herbívoros en plántulas y plantas juveniles provenientes de distintas poblaciones establecidas en el jardín común que se situó en La Mancha, lo que sugiere la expresión de plasticidad fenotípica de los atributos relacionados con la palatabilidad del tejido, o la capacidad de los herbívoros de comer las hojas de *T. velutina* independientemente de los niveles de defensa de la planta. Los análisis de los distintos tipos de defensa sugieren la segunda opción, pues las plantas de Troncones volvieron a presentar la densidad más baja de tricomas foliares (Fig. 17), lo que implica que es un carácter poco plástico a pesar de los

cambios en las condiciones ambientales. El contenido de HCN en el tejido foliar no fue afectado por ninguna de las variables, aunque sí se observó una tendencia a que las plántulas tuvieran mayor HCN que las plantas juveniles (Fig. 18). Sin embargo, este resultado debe tomarse con cautela, pues el tamaño de muestra para estos análisis fue muy reducido (nueve plantas para Cuicatlán, tres para La Mancha y cinco para Troncones). Es necesario aumentar el tamaño de muestra de las plántulas en el jardín común para conocer si la producción de glucósidos cianogénicos de *T. velutina* es plástica o no.

Algo muy interesante fue que las plantas juveniles de Troncones no produjeron azúcar en el NEF, a diferencia de las de Cuicatlán y La Mancha (Fig. 21). Sin embargo en las poblaciones naturales se observaron las diferencias significativas en la producción de azúcar en las plantas reproductivas, por lo que será interesante obtener los datos cuando las plantas lleguen a dicho estadio ontogenético.

Se midieron características relacionadas con el crecimiento de las plantas en el jardín común para saber si las condiciones ambientales afectaron su desempeño y solo se observaron diferencias en el diámetro del tallo entre Troncones y La Mancha, estas últimas con tallos más anchos que las primeras, lo que tiene sentido al estar las últimas en su población nativa.

Conclusiones

El presente estudio es el primero que aporta información sobre la variación geográfica en la comunidad de organismos mutualistas (hormigas defensoras) y antagonistas (herbívoros), y su efecto sobre las trayectorias ontogenéticas de atributos de defensa directa e indirecta y de herbivoría de una planta.

Este estudio también aporta evidencias sobre la no linealidad de las trayectorias ontogenéticas de la defensa de las plantas y respecto a que las trayectorias de diferentes atributos defensivos tienen distintos patrones, sugiriendo y apoyando la hipótesis de la presencia de *switches* ontogenéticos en la estrategia defensiva de *T. velutina* (Boege y Marquis, 2005; Ochoa-López, 2015).

También se hace evidente la importancia de la identidad de las especies mutualistas y antagonistas de una planta, pues puede ayudar a comprender patrones de la expresión de atributos defensivos en diferentes poblaciones. Sin embargo, es indispensable tomar en cuenta la densidad de las especies interactuantes para futuros acercamientos en el campo de las interacciones planta-herbívoro.

Finalmente, este constituye el primer estudio en estimar la plasticidad fenotípica de las trayectorias ontogenéticas defensivas de *T. velutina*. Aunque no es posible afirmar si las trayectorias ontogenéticas defensivas son plásticas, los resultados sugieren que los atributos de defensa física no lo son. Sin embargo, aunque los experimentos de jardín común son muy informativos para conocer la expresión e plasticidad fenotípica de cualquier característica de un organismo, es necesario trabajar con tamaños de muestra más grandes para poder observar claramente si hay diferencias en la expresión de los atributos de interés. Asimismo, sería interesante tener réplicas experimentales con plantas donde se excluya los insectos mutualistas, otras donde se excluya la comunidad de herbívoros y un tercer tratamiento donde sean excluidos todos los organismos interactuantes para saber si la interacción con alguna o ambas comunidades determina la producción de las defensas en *T. velutina*.

Literatura citada

- Agrawal, A. A. 1998. Leaf damage and associated cues induce aggressive ant recruitment in a neotropical ant-plant. *Ecology*. **6**: 2100-2112.
- Agrawal, A. A., S. Y. Strauss y M. J. Stout. 1999. Costs of induced responses and tolerance to herbivory in male and female fitness components of wild radish. *Evolution*. **4**: 1093-1104.
- Agren, J. y D. W. Schemske. 2012. Reciprocal transplants demonstrate strong adaptive differentiation of the model organism *Arabidopsis thaliana* in its native range. *New Phytologist*. **4**: 1112-1122.
- Arbo, M. M. 2004. Turneraceae (Turnera family). En: Smith, N., S. A. Mori, A. Henderson, D. Wm, Stevenson y S. V. Heald (Eds.). Flowering plants of the Neotropics. Princeton University Press, E.U.A. 616 pp.
- Arbo, M. 2005. Systematic studies in Turnera (Turneraceae) III. Series Anomalae and Turnera. *Bonplandia*. **14**:115-318
- Ayres, M. P. 1993. Global change, plant defense, and herbivory. En: Kareiva, P. M., J. G. Kingsolver, y R. B. Huey (Eds.). Biotic Interactions and Global Change. Sinauer Associates Inc., E.U.A. 480 pp.
- Barton, K.E. 2013. Ontogenetic patterns in the mechanisms of tolerance to herbivory in *Plantago*. *Annals of Botany*. **112**: 711-720.
- Barton, K. E. y J. Koricheva. 2010. The ontogeny of plant defense and herbivory: Characterizing general patterns using meta-analysis. *The American Naturalist*. **175**: 481-193.
- Bentley, B. L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology*. **57**: 815:820.

- Boege, K. 2005. Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany*. **92**: 1632-1640.
- Boege, K. y R. J. Marquis. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution*. **8**: 441-448.
- Boege, K., R. Dirzo, D. Siemens y P. Brown. 2007. Ontogenetic switches from plant resistance to tolerance: minimizing costs with age? *Ecology Letters*. **10**: 177-187.
- Boege, K., K. E. Barton y R. Dirzo. 2011. Chapter 7: Influence of tree ontogeny on plant-herbivore interactions. En: Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function. Meinzer, F. C., B. Lachenbruch y T. E. Dawson (Eds.) Springer Science+Business Media B. V, E.U.A. 514 pp.
- Boege, K. y D. Carmona. 2012. IV. Interacciones entre múltiples especies. En: del Val, E. y K. Boege (coords.). Ecología y evolución de las interacciones bióticas. F.C.E. México. 275 pp.
- Bronstein, J. L., R. Alarcón y M. Geber. 2006. The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytologist*. **172**: 412-428.
- Cavender-Bares, J. y F. A. Bazzaz. 2000. Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia*. **124**: 8-18.
- Clement, L. A, S. C. W. Köppen, W. A. Brand y M. Heil. 2008. Strategies of a parasite of the ant-*Acacia* mutualism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **62**: 953-962.
- Cuautle, M., V. Rico-Gray y C. Díaz-Castelazo. 2005. Effects of ant behavior and presence of extrafloral nectaries on seed dispersal of the Neotropical myrmecochore *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae). *Biological Journal of the Linnean Society*. **86**: 67-77.

- Dáttilo, W., C. Díaz-Castelazo y V. Rico-Gray. 2014. Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant-plant networks. *Biological Journal of the Linnean Society*. **113**: 405-414.
- Daolin, D. J. A. Winsor, M. Smith, A. DeNicco y A. G. Stephenson. 2007. Resistance and tolerance to herbivory changes with inbreeding and ontogeny in a wild gourd (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany*. **1**: 84-92.
- Del-Claro, K., V. Rico-Gray, H. M. Torezan-Silingardi, E. Alvez-Silva, R. Fagundes, D. Lange, W. Dáttilo, A. A. Vilela, A. Aguirre y D. Rodriguez-Morales. 2016. Loss and gains in ant-plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. *Insect Societies*. **2**: 207-221.
- Dirzo, R. 1980. Experimental studies on slug-plant interactions I. The acceptability of thirty plant species to the slug *Agriolimax caruanae*. *Journal of Ecology*. **58**: 981-998.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. En: Dirzo, R. y J. Sarukhan (Eds.) *Perspectives on plant population ecology*. Sinauer, E.U.A. 496 pp.
- Dirzo, R., E. González Soriano y R. C. Vogt. 1997. Introducción general. En: González Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México, 647 pp.
- Fiala, B. 1992. Food bodies and their significance for obligate ant-association in the tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. **110**: 61-75.
- Farnsworth, E. 2004. Hormones and shifting ecology throughout plant development. *Ecological Society of America*. **85**: 5-15.
- Fernandes Pereira, M. y J. R. Trigo. 2013. Ants have a negative rather than a positive effect on extrafloral nectaried *Crotalaria pallida* performance. *Acta Oecologica*. **51**: 49-53.

- Fornoni, J., J. Núñez-Farfán y P. L. Valverde. 2003a. Evolutionary ecology of tolerance to herbivory: advances and perspectives. *Comments on Theoretical Biology*. **8**: 643-663.
- Fornoni, J., P. L. Valverde y J. Núñez-Farfán. 2003b. Quantitative genetics of plant tolerance and resistance against natural enemies of two natural populations of *Datura stramonium*. *Evolutionary Ecology Research*. **5**: 1049-1065.
- Fornoni, J., P. L. Valverde y J. Núñez-Farfán. 2004. Population variation in the cost and benefit of tolerance and resistance against herbivory in *Datura stramonium*. *Evolution*. **58**: 1696-1704.
- Francisco, I. A. y M. H. Pimienta Pinotti. 2000. Cyanogenic glycosides in plants. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. **5**: 487-492.
- Gallagher, L., G. F. Somers, D. M Grant y D. M Seliskar. 1988. Persistent differences in two forms of *Spartina alterniflora*: a common garden experiment. *Ecology*. **4**: 1005-1008.
- García-Oliva, F. A. Camou y J. M. Maass. 2002. El clima de la region central de la costa del Páccífico mexicano. En: Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (Eds.). Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM, México, 568 pp.
- Gatti, M. G., P. I. Campanello y G. Goldstein. 2011. Growth and leaf production in the tropical palm *Euterpe edulis*: light conditions versus developmental constraints. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. **206**: 742-748.
- Hayden, K. J. e I. M. Parker. 2002. Plasticity in cyanogenesis of *Trifolium repens* L.: inducibility, fitness costs and variable expression. *Evolutionary Ecology Research*. **4**: 155-168.

- Heil, M. 2011. Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science*. **4**: 191-200.
- INAFED. Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal. 2016. Enciclopedia de los Municipios y Delegaciones de México. San Juan Bautista Cuicatlán. Disponible en: [http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM20oaxaca/municipios/20177a.html] Consultado en enero del 2016.
- Kaufman, L y P. J. Rousseeuw. 1990. Finding groups: An Introduction to Cluster Analysis. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York, 368 pp.
- Kiers, E. T., T. M. Palmer, A. R. Ives, J. F. Bruno y J. L. Bronstein. 2010. Mutualisms in a changing world: an evolutionary perspective. *Ecology Letters*. **13**: 1459-1474.
- López-Carretero, A., K. Boege, C. Díaz-Castelazo, A. Domínguez y V. Rico-Gray. 2016. Influence of plant resistance traits in selectiveness and species strength in a tropical plant-herbivore network. *American Journal of Botany*. **8**: 1-13
- Miller, T. E. X. 2014. Plant size and reproductive state affect the quantity and quality of rewards to animal mutualists. *Journal of Ecology*. **102**: 496-507.
- Ochoa López, S. 2013. Caracterización de las trayectorias otogenéticas de la defense y tolerancia de *Turnera velutina* y su variación genética. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Ochoa-López, S., N. Villamil, P. Zedillo-Avelleyra y K. Boege. 2015. Plant defence as a complex and changing phenotype throughout ontogeny. *Annals of Botany*. **116**: 797-806.
- Painter, R. H. 1958. Resistance of plants to insects. *Annual Review of Entomology* **3**: 367-390.

- Palmer, T. M. y A. K. Brody. 2007. Mutualism as reciprocal exploitation: African plant-ants defend foliar but not reproductive structures. *Ecology*. **88**: 3004-3011.
- Pringle, E. G., R. Dirzo y D. M. Gordon. 2011. Indirect benefits of symbiotic coccoids for an ant-defended myrmecophytic tree. *Ecology*. **92**: 37-46.
- Quintero, C. y M. D. Bowers. 2012. Changes in plant chemical defenses and nutritional quality as a function of ontogeny in *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae). *Oecologia*. **168**: 471-481.
- Quintero, C., K. E. Barton y K. Boege. 2013. The ontogeny of plant indirect defenses. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. **15**: 245-254.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Roy, B. A y C. P. H. Mulder. 2014. Pathogens, herbivores, and phenotypic plasticity of boreal *Vaccinium vitis-idaea* experiencing climate change. *Ecosphere*. **5**: 1-19.
- Rudgers, J. A., 2004. Enemies of herbivores can shape plant traits: selection in a facultative ant-plant mutualism. *Ecology*. **85**: 192-205.
- Sagers, C. L. 1992. Manipulation of host plant quality: herbivores keep leaves in the dark. *Functional Ecology*. **6**: 741-743.
- Sánchez Lieja, L. O. 2006. Fenología invertida en *Jacquinia nervosa*: un mecanismo de escape de la herbivoría en una selva estacional. Tesis de Maestría. UNAM, México.
- Schappert, P. J. y J. S. Shore. 1995. Cyanogenesis in *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae). I. Phenotypic distribution and genetic variation for cyanogenesis on Jamaica. *Heredity*. **74**: 392-404.

- Schappert, P. J. y J. S. Shore. 1999. Effects of cyanogenesis polymorphism in *Turnera ulmifolia* on *Euptoieta hegesia* and potential *Anolis* predators. *Journal of Chemical Ecology*. **25**: 1455-1479.
- Schappert, P. J. y J. S. Shore. 2000. Cyanogenesis in *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae): II. Developmental expression, heritability and cost of cyanogenesis. *Evolutionary Ecology Research*. **2**: 337-352.
- SEMARNAT. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Sistema Nacional de Trámites. 2008. Proyecto Casa Lebow. Disponible en: [http://sinat.semarnat.gob.mx/dgiraDocs/documentos/gro/estudios/2008/12GE2008T0027.pdf] Consultado en enero del 2016.
- Stevens, M. T., S. C. Brown, H. M. Bothwell y J. P. Bryant. 2016. Biogeography of Alaska paper birch (*Betula neolaskana*): latitudinal patterns in chemical defense and plant architecture. *Ecology*. **2**: 494-502.
- Strauss, S. Y., J. A. Rudgers, J. A. Lau y R. E. Irwin. 2002. Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*. **17**: 278-285.
- Strong, D. R., Jr. y T. S. Ray, Jr. 1975. Host tree location behavior of a tropical vine (*Monstera gigantea*) by skototropism. *Science*. **190**: 804-806.
- Sultan, S. E. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*. **44**: 363 – 383.
- Sultan, S. E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science*. **12**: 537-542.
- Thompson, J. N. 2005. The geographic mosaic of coevolution. The University of Chicago Press, Chicago, 444 pp.
- Torres-Hernández, L. V. Rico-Gray y C. Castillo-Guevara y J. A. Vergara. 2000. Effect of nectar-foraging ants and wasps on the reproductive fitness of *Turnera ulmifolia*

- (Turneraceae) in a coastal sand dune in Mexico. *Acta Zoológica Mexicana*. **81**: 13-21.
- Travieso-Bello, A. C. y A. Campos. 2006. Los componentes del paisaje. En: Moreno-Casasola, P. (Ed.). Entornos veracruzanos: la costa e La Mancha. Instituto de Evología, A. C., México, 576 pp.
- Truyens, S. M. M. Arbo y J. S. Shore. 2005. Phylogenetic relationships, chromosome and breeding system evolution in *Turnera* (Turneraceae): influences from its sequence data. *American Journal of Botany*. **92**: 1749-1758.
- del Val, E. 2012. II. Herbivoría. En: del Val, E. y K. Boege (Coords.). Ecología y evolución de las interacciones bióticas. F.C.E., México, 275 pp.
- Villamil Buenrostro, N. 2012. Caracterización de las trayectorias ontogenéticas de la defensa contra herbívoros en *Turnera ulmifolia*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 93 pp.
- Villamil, N., J. Márquez-Guzmán y K. Boege. 2013. Understanding ontogenetic trajectories of indirect defence: ecological and anatomical constraints in the production of extrafloral nectaries. *Annals of Botany*. **112**: 701-709.
- Weiner, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. **4**: 207-215.
- Werner, E. E. y J. F. Gilliam. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **15**: 393-425.
- Wiedemuth, K., J. Müller, A. Kahlau, S. Amme, H. Mock, A. Grzam, R. Hell, K. Egle, H. Beschow y K. Humbeck. 2005. Successive maturation and senescence of individual leaves during barley whole plant ontogeny reveals temporal and spatial regulation of photosynthetic function in conjunction with C and N metabolism. *Journal of Plant Physiology*. **162**: 1226-1236.

- Wikelski, M., L. Spinney, W. Schelsky, A. Scheuerlein y E. Gwinner. 2003. Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes. *Proceedings of the Royal Society of London*. **270**: 2383-2388.
- Young, T. P, M. L. Stanton y c. E. Christian. 2003. Effects of natural and simulated herbivory on spine lengths of *Acacia drepanolobium* in Kenya. *Oikos*. **1**: 171-179.
- Yun, J. I. y S. E. Taylor. 1986. Adaptive implications of leaf thickness for sun- and shade-grown *Abutilon theophrasti*. *Ecology*. **5**: 1314-1318.
- Zhang, B. K. A. Segreaves, H. Xue, R. Nie, W. Li y X. Yang. 2016. Adaptation to different host plant ages facilitates insect divergence without a host shift. *Proceedings of the Royal Society*. **282**: 1-9.

ANEXOS

Cuicatlán

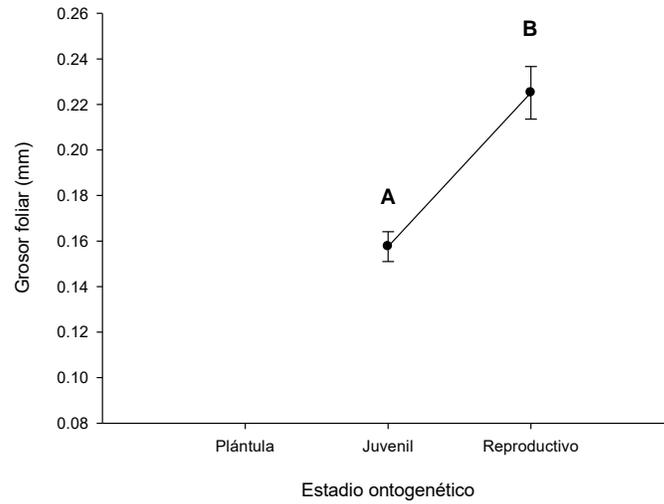


Figura 1. Grosor foliar en las hojas de plantas juveniles y reproductivas de Cuicatlán. Letras distintas indican diferencias significativas entre los estadios ontogenéticos. Tamaños de muestra: plantas juveniles $n = 12$ y reproductivas $n = 30$.

Sontecomapan

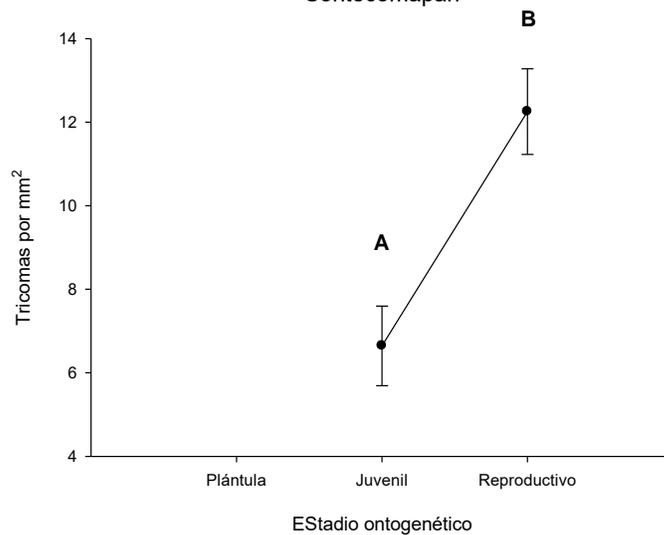


Figura 2. Densidad de tricomas foliares expresada por individuos juveniles y reproductivos de Sontecomapan. Letras distintas indican diferencias significativas entre los estadios ontogenéticos. Tamaños de muestra: 22 juveniles y 30 reproductivos.

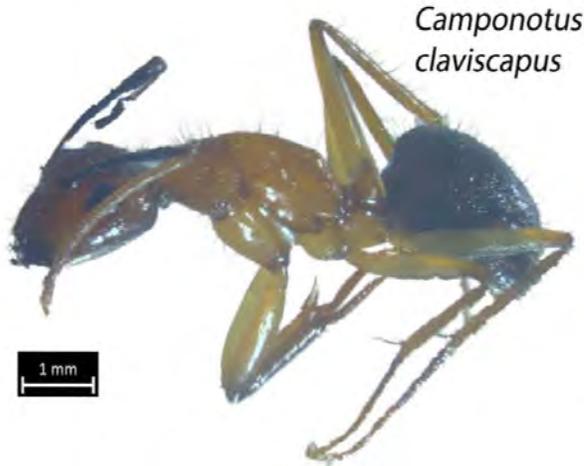
Catálogo de hormigas interactuantes con *T. velutina*



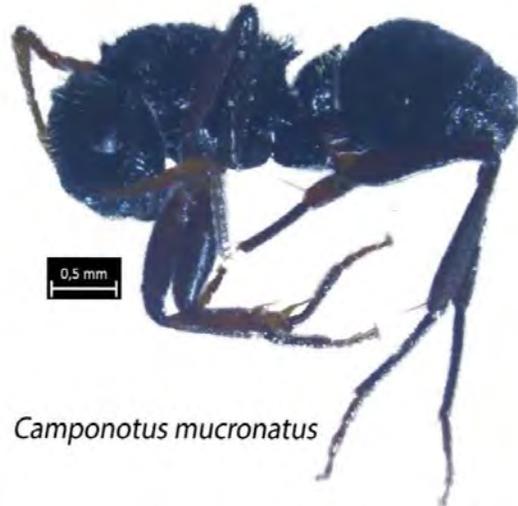
Aphaenogaster sp.



Brachymyrmex sp.



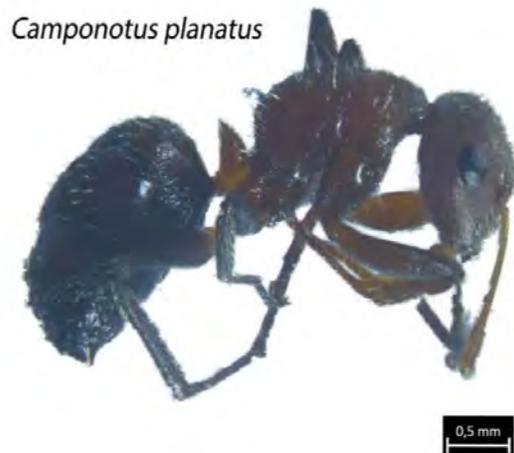
Camponotus claviscapus



Camponotus mucronatus



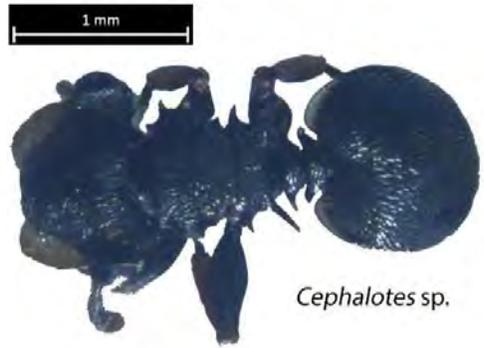
Camponotus novogranadensis



Camponotus planatus



Camponotus sp. 2



Cephalotes sp.



Crematogaster sp. 2



Crematogaster sp. 3



Crematogaster sp.



Dorymyrmex sp.

Lachnomyrmex sp.



Monomorium sp.



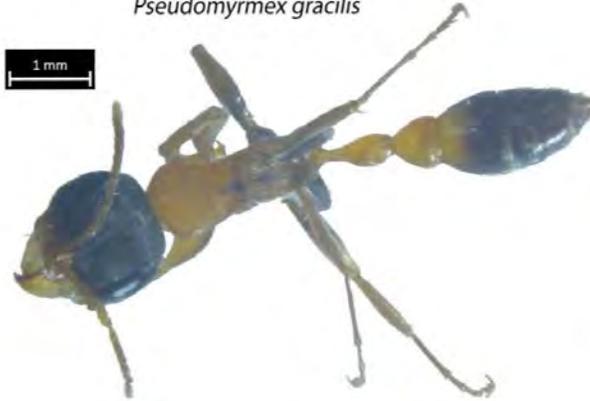
Paratrechina longicornis



Pseudomyrmex ferruginea



Pseudomyrmex gracilis



Pseudomyrmex sp. 3

Pseudomyrmex sp. 3



Pseudomyrmex sp. 4



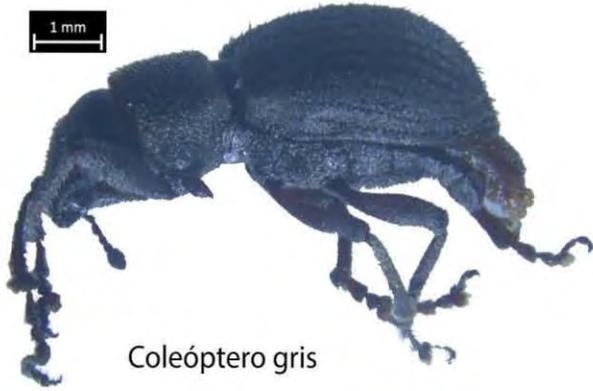
Solenopsis sp.



Pseudomyrmex sp.2



Catálogo de herbívoros de *T. velutina*



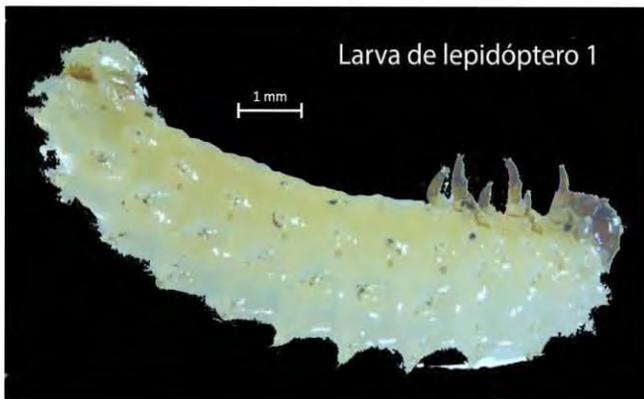
Coleóptero gris



Coleóptero de flores



Escarabajo negro



Larva de lepidóptero 1



Euptoieta hegesia



Larva de lepidóptero 4



Molusco

Ortóptero

