



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

**POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS**

Instituto de Ecología

DISYUNTIVA EVOLUTIVA ENTRE LA RESISTENCIA  
Y LA TOLERANCIA A LOS HERBÍVOROS EN  
*Datura stramonium*

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A:

**EUNICE KARIÑO BETANCOURT**

DIRECTOR DE TESIS: DR. JUAN S. NÚÑEZ FARFÁN

MÉXICO, D. F.

MARZO 2009



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



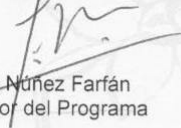
**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
**Director General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 19 de enero de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **KARIÑO BETANCOURT EUNICE** con número de cuenta **507007256** con la tesis titulada "**Disyuntiva evolutiva entre la resistencia y la tolerancia a los herbívoros en *Datura stramonium***", realizada bajo la dirección del **DR. JUAN NÚÑEZ FARFÁN**.

Presidente: DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI  
Vocal: DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA  
Secretario: DR. JUAN NÚÑEZ FARFÁN  
Suplente: DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA  
Suplente: DR. ISAIAS HAZARMABE SALGADO UGARTE

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

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a, 26 de Febrero de 2009.

  
Dr. Juan Núñez Farfán  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar me gustaría expresar mi agradecimiento a mi tutor el Dr. Juan Núñez Farfán por haber conducido de manera excelente este trabajo. Gracias Juan por el tiempo dedicado, por todas las clases y explicaciones recibidas. Sin tu dirección y apoyo este proyecto no habría concluido exitosamente.

Al Dr. Isaías Salgado Ugarte, por todas las clases de estadística que me fueron de gran utilidad, gracias por tu orientación y por las precisiones que mejoraron este trabajo.

Al Dr. Raúl Cueva del Castillo le agradezco sus valiosas observaciones, la seriedad y puntualidad con la que conté durante el desarrollo de mi trabajo.

A los miembros de mi Jurado: Dr. Juan E. Fornoni Agnelli y al Dr. Pedro Luis Valverde Padilla porque sus revisiones enriquecieron sustancialmente este trabajo.

Al consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico brindado para la realización de este trabajo.

A SEP-CONACYT (81490) por el apoyo financiero brindado para la realización del proyecto: Evolución de la defensa en plantas contra sus enemigos naturales, del cual forma parte el presente trabajo.

Al Centro de Productos de Desarrollo Biótico (CEPROBI-IPN), en Ticumán, Morelos por proporcionar sus instalaciones para el establecimiento del experimento.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por el apoyo económico brindado para la conclusión de este trabajo.

Y a la Dra. Graciela García Guzmán quien facilitó el medidor de área foliar.

A mi mamá Irma Elena Betancourt Aguilar y mi hermana Ariadna Kariño Betancourt quienes me han impulsado en todos mis proyectos y me han brindado su amor y comprensión. Gracias por todas las llamadas que me hacían sentirme no tan lejos de casa. Gracias por estar siempre conmigo, por todo su apoyo, por tenerme paciencia, por todas las cosas que han hecho por mi, ustedes son el motor de todo cuanto me propongo realizar. Gracias a mis tíos Yolanda Betancourt Aguilar, Miguel Ángel Gutiérrez Domínguez y a mi primo Rodrigo Gutiérrez Betancourt, quienes me han apoyado siempre, han sido parte de mis proyectos, han compartido conmigo éxitos y también han estado en los momentos difíciles. Gracias por todo el apoyo y amor que he recibido de ustedes siempre.

A César García Robles, gracias por todo el amor y comprensión, por ser quien me trajo alegrías y me tuvo paciencia en los momentos de estrés. Gracias por acompañarme en todo este camino, por preocuparte por mí, por darme ánimos, por hacerme de comer cuando llegaba tarde o tenía mucha tarea, por ayudarme en el conteo de frutos y tricomas. Gracias por brindarme tu casa cuando necesité donde quedarme, hiciste que las cosas fueran más fáciles de lo que parecían y sin tu presencia esta etapa no hubiera sido tan feliz.

A mis compañeros, Iván Camargo, Edson Sandoval, Mariana Chávez, Pilar Suárez, Lilibeth Toledo, Guillermo Castillo, Alejandro Cisneros, Laura L. Cruz, Rafael Bello, Alfredo Montero, Vania Jiménez, Rosalinda Tapia, Elsa Esquivel, Rafael Torres, Armando López, y Jesús Vargas, les agradezco por su invaluable ayuda para llevar a cabo el trabajo de campo bajo el tremendo sol de Ticumán, por las semillas contadas, por su compañía, por todas sus palabras de apoyo, por las clases que tomamos juntos y las tareas que padecemos juntos, por todos esos buenos ratos, por el “comer –comer”, por las veces que fuimos a hacer ejercicio, por todas las sugerencias y comentarios de cada uno de ustedes que aportaron mucho a este trabajo. A Armando le agradezco el tiempo dedicado a la germinación de las plantas en el invernadero y por esas primeras salidas a Ticumán. De manera especial agradezco a Vani, por su compañía y apoyo durante todo el tiempo que compartimos juntas. Gracias por las platicas mañaneras y el buen humor, tu presencia fue muy importante para mi.

A todo el equipo de fut del instituto por los buenos momentos que pasamos, por las victorias y derrotas, a Ana, Guadalupe, Denisse, Margarita, Liz, Pau, Vania, Lili, Rene y todos (as), los que nos reuníamos los sábados para olvidarnos un poco del trabajo y las presiones de la semana e íbamos un rato jugar.

A todos mis amigos de la Universidad: Ana Lilia, Jona, Raúl, Leslie, Mauricio, Vianney, Sandra, Bere, Gustavo y Chucho gracias por su amistad y los gratos momentos compartidos. Especialmente gracias a Anahí, que me brindo un lugar en donde quedarme cuando lo necesité y con su ejemplo me impulsó a seguir estudiando.

## **CONTENIDO**

Agradecimientos	<i>iii</i>
Índice de Figuras	<i>vii</i>
Índice de Tablas	<i>ix</i>
Resumen	<i>xi</i>
Abstract	<i>xii</i>
<b>I. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
1.1 Evidencia empírica de los <i>trade-offs</i>	4
<b>II. OBJETIVOS</b>	<b>7</b>
2.1 Objetivo general	7
2.2 Objetivos particulares	7
2.3 Hipótesis	7
<b>III. SISTEMA DE ESTUDIO</b>	<b>8</b>
<b>IV. ÁREA DE ESTUDIO</b>	<b>11</b>
<b>V. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>12</b>
5.1 Reproducción en invernadero	12
5.2. Trasplante y aplicación del tratamiento	12
5.3 Toma de datos y colecta de material biológico	13
5.4 Estimación de daño foliar por herbívoros	14
5.5 Evaluación del efecto del tratamiento	14
5.6 Estimación de la resistencia	15
5.7 Estimación de la densidad de tricomas	15
5.7.1 Conteo de tricomas foliares	15
5.7.2 Relativización de tricomas foliares	16

5.8 Evaluación de la densidad de tricomas como componente de la resistencia	17
5.9 Estimación de la tolerancia	18
5.10 Estimación de varianzas genéticas y heredabilidades	18
5.11 Estimación de costos para la resistencia	19
5.12 Estimación de la selección natural	20
5.13 Evaluación del <i>trade-off</i>	21
<b>VI. RESULTADOS</b>	22
6.1 Efecto del daño foliar	22
6.2 Varianza genética y heredabilidad	24
6.3 Densidad de tricomas foliares como componente de la resistencia	28
6.4 Análisis de selección natural	29
6.5 Análisis de costos	30
6.6 Correlación genética entre la resistencia y la tolerancia (Correlación genética)	32
<b>VII. DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN</b>	33
<b>VIII. LITERATURA CITADA</b>	39

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. *Datura stramonium* Ticumán, Mor., 2006.

Figura 2. *Epitrix párvula*. Es un pequeño coleóptero (menos de 1cm de largo) de la familia Chrysomelidae que se alimenta de hojas y tallos de *Datura stramonium* y otras solanáceas (Núñez-Farfán & Dirzo, 1994).

Figura 3. *Lema trilineata*. Es un pequeño coleóptero de la familia Chrysomelidae conocido con el nombre común de “escarabajo de la papa”. La hembra deposita los huevos en el envés de la hoja, las larvas son gregarias y pasan sus diferentes estadios en la planta de la cual se alimenta. Es un consumidor especialista que se alimenta las hojas y tallos de *Datura stramonium* y otras solanáceas. (Núñez-Farfán & Dirzo, 1994).

Figura 4. *Sphenarium purpurascens*. Es un insecto ortóptero de la familia de los pirgomórfidos conocido con el nombre común de “chapulin de milpa”. Mide en promedio 2cm de largo, completa todos sus estadios (ninfa-adulto) en las plantas de las cuales se alimenta (Lemus, 1995 L.). Es un consumidor de tallos y hojas muy abundante de *Datura stramonium* (Núñez-Farfán, 1991).

Figura 5. *Trichobaris sp.* Es un coleóptero de la familia Curculionidae que se alimenta de los frutos de *Datura stramonium* y puede completar su ciclo de vida sobre la planta, todos los estados larvarios suceden dentro del fruto. Los frutos que tienen un daño intenso no llegan a abrir (Cabrales, 1991).

Figura 6. Ubicación de Ticumán, Morelos.

Figura 7. Parcela experimental en Ticumán Morelos, 2006.

Figura 8. Hoja con daño correspondiente al individuo 12.6 en el grupo control. *Datura stramonium*.

Figura 9. Muestra de hojas correspondientes al individuo 6.13 en el grupo control. *Datura stramonium*.

Figura 10. Campos de observación dentro de la hoja.

Figura 11. Campos de observación empleados para la relativización de tricomas.

Figura 12. Tricoma simple de *Datura stramonium*.

Figura 13. Posible tricoma glandular de *Datura stramonium*.



Figura 14. Regresión lineal hipotética de la adecuación y la proporción de daño foliar realizada con las réplicas de un genotipo/familia. El intercepto  $a$ , representa la adecuación en ausencia de daño e indica la influencia de otros factores ambientales. La pendiente estimada  $b$ , es una medida operacional de la tolerancia al daño foliar.

Figura 15. Cada línea representa la regresión entre la adecuación y el daño foliar de un genotipo hipotético. 1) Indica una pendiente mayor a cero y representa sobrecompensación al daño, 2) indica una pendiente igual a cero y representa tolerancia completa y 3) indica una pendiente menor a cero y representa subcompensación al daño o tolerancia incompleta.

Figura 16. Relación entre adecuación y un carácter de resistencia en ausencia de daño foliar. A) Representa una relación positiva entre el carácter de resistencia y la adecuación e indica ausencia de costos para la resistencia, B) representa una relación negativa entre el carácter de resistencia y la adecuación, indica costos para la resistencia ya que a mayor número de tricomas, menor es el beneficio recibido por la planta en términos de adecuación.

Figura 17. Porcentaje de daño foliar por herbivorismo entre el grupo control y al que se le aplicó el insecticida ( $\pm EE$ ) en plantas de *Datura stramonium* ( $P = 0.0170$ ).

Figura 18. Valores promedio de (a) la densidad de tricomas foliares y (b) la resistencia general, en familias de *Datura stramonium* del grupo control y sin insecticida (sin réplica). Cada barra corresponde al promedio familiar ( $\pm EE$ ) de cada carácter, la variación entre los promedios de cada familia indica varianza genética. Densidad de tricomas foliares ( $P < 0.001$ ) y resistencia general ( $P = 0.036$ ).

Figura 19. Tolerancia al herbivorismo en *Datura stramonium*, población de Ticumán, Morelos; cada línea corresponde a la regresión entre el daño foliar relativo (variable transformada) y la adecuación relativa, la pendiente de la regresión representa la tolerancia de cada genotipo una pendiente menor a cero indica subcompensación al daño o tolerancia incompleta, una pendiente mayor a cero indica sobrecompensación al daño.

Figura 20. Selección direccional sobre la densidad tricomas foliares de *Datura stramonium* en la población de Ticumán, Morelos. Relación entre densidad de tricomas foliares (escala logarítmica) y la adecuación relativa en presencia de herbívoros  $P < .001$ .

Figura 21. Ausencia de costos para la densidad de tricomas foliares de *Datura stramonium* en la población de Ticumán, Morelos. Relación entre la densidad de tricomas foliares (escala logarítmica) y la adecuación relativa en ausencia de herbívoros  $P < .001$ .

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. ANDEVA (con igualdad de varianzas) del daño por herbívoros en plantas de *Datura stramonium* en la población de Ticumán, Morelos.

Tabla 2. Análisis de varianza de caracteres de vigor, reproductivos y de resistencia; (I) indica el grupo con insecticida y (0) indica el grupo control (ambiente con herbívoros) en plantas de *Datura stramonium*.

Tabla 3. Análisis de varianza del daño foliar relativo producido por herbívoros. La familia es un factor aleatorio y el bloque un factor fijo. Un efecto significativo de la familia ( $P < 0.05$ ) indica que existe varianza genética. El análisis se realizó con las plantas del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica, en familias de *Datura stramonium*. Los valores en negritas indican una  $P < 0.05$ .

Tabla 4. Análisis de varianza de caracteres de vigor. La familia es un factor aleatorio y el bloque un factor fijo. Un efecto significativo de la familia ( $P < 0.05$ ) indica que existe varianza genética. El análisis se realizó con las plantas del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica, en familias de *Datura stramonium*. Los valores en negritas indican una  $P < 0.05$ .

Tabla 5. Análisis de varianza de caracteres reproductivos y adecuación. La familia es un factor aleatorio y el bloque un factor fijo. Un efecto significativo de la familia ( $P < 0.05$ ) indica que existe varianza genética. El análisis se realizó con las plantas del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica, en familias de *Datura stramonium*. Los valores en negritas indican una  $P < 0.05$ .

Tabla 6. Análisis de varianza de caracteres de resistencia. La familia es un factor aleatorio y el bloque un factor fijo. Un efecto significativo de la familia ( $P < 0.05$ ) indica que existe varianza genética. El análisis se realizó con las plantas del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica, en familias de *Datura stramonium*. Los valores en negritas indican una  $P < 0.05$ .

Tabla 7. Heredabilidad ( $h^2$ ) de los caracteres de resistencia en *Datura stramonium*. Los intervalos de confianza se calcularon con 28 familias y un  $\alpha = 0.05$ .

Tabla 8. Análisis de covarianza para la tolerancia de las plantas de *Datura stramonium*, la variable independiente es la familia y la covariable el daño foliar relativo. La variable de respuesta es la adecuación relativa. La interacción entre familia y el daño foliar relativo indica diferencias entre las familias para compensar el daño foliar y se interpreta como varianza genética para la tolerancia.

Tabla 9. Correlación fenotípica entre el daño foliar relativo, la densidad de tricomas foliares y la adecuación relativa, en plantas de *Datura stramonium* del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica. Los valores en negritas indican una  $P < 0.05$ .

Tabla 10. Correlación genotípica entre el daño foliar relativo, la densidad de tricomas foliares y la adecuación relativa, en plantas de *Datura stramonium* del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica. Los valores en negritas indican una  $P < 0.05$ .

Tabla 11. Regresión múltiple de la adecuación relativa como función de la resistencia general y densidad de tricomas foliares de *Datura stramonium* en la población de Ticumán, Morelos. El análisis se realizó con las plantas del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica. Se presenta el ANOVA de la regresión. El coeficiente  $\beta_1$  indica el gradiente de selección direccional; el coeficiente  $\gamma$  indica el gradiente de selección disruptiva o estabilizadora; los valores en negritas indican una  $P < 0.05$ .

Tabla 12. ANOVA de la regresión lineal entre la resistencia general, la densidad de tricomas foliares (variables independientes) y la adecuación relativa ( $w$ ) (variable dependiente) en las plantas *Datura stramonium* con insecticida en la población de Ticumán, Morelos. Los valores en negritas indican una  $P < 0.05$ .

Tabla 13. Correlación genética entre la tolerancia, la resistencia general, y la densidad de tricomas foliares en plantas de *Datura stramonium* en la población de Ticumán, Morelos.

## Resumen

Los herbívoros constituyen un agente selectivo en la evolución de la defensa en las plantas; para enfrentar a sus enemigos naturales las plantas pueden emplear dos estrategias básicas de defensa: la resistencia y la tolerancia, ambas reducen los costos debidos al herbivorismo, pero sólo la resistencia promueve una respuesta co-evolutiva por parte de sus consumidores, al tener un efecto negativo en la adecuación de estos. Teóricamente se ha sugerido que la tolerancia y la resistencia son estrategias redundantes y pueden ser además mutuamente excluyentes, favoreciendo la evolución de una de ellas pero no de ambas; existe poca evidencia que apoya la idea de un *trade-off* entre la resistencia y la tolerancia a los herbívoros. La detección de una correlación negativa entre la resistencia y la tolerancia, podría depender de los caracteres empleados para estimar la resistencia. En el presente estudio se evaluó la relación de la resistencia y un componente de esta (la densidad de tricomas foliares) con la tolerancia, en una población experimental (en Ticumán, Morelos) de *Datura stramonium*. Se emplearon metodologías derivadas de la genética cuantitativa y el análisis de la selección natural, para abordar la dinámica evolutiva de las estrategias de defensa contra los herbívoros. Se detectó varianza genética para la resistencia general y la densidad de tricomas, así como selección direccional positiva sobre la densidad de tricomas. Los resultados de esta investigación sugieren que los tricomas foliares son un componente de la resistencia, y debido su alta heredabilidad ( $h^2$ ) no presentan restricciones para su evolución. Sin embargo, no se detectó varianza genética para la tolerancia, por lo cual no hay potencial evolutivo para dicha estrategia de defensa. No se encontró una correlación negativa entre la resistencia (resistencia general y tricomas foliares) y la tolerancia. Los resultados del estudio no apoyan la hipótesis de un compromiso entre las estrategias de defensa contra los herbívoros. Es posible que la variación en la tolerancia se vea restringida por los bajos niveles de daño foliar observados {i.e la mayoría de los genotipos caen dentro del rango de compensación (<10%)}. No se descarta la detección de un *trade-off* entre la resistencia y la tolerancia en Ticumán, debido a la variabilidad que tiene la expresión de la resistencia y la tolerancia en función de la abundancia de enemigos naturales.

## Abstract

Herbivores can constitute a selection agent for the evolution of plant defenses. To cope with their natural enemies plants have evolved two defensive strategies: resistance and tolerance. Both reduce cost of herbivory, but only resistance promotes a co-evolutionary response in the consumers, due to its negative impact on fitness herbivores. Theoretically, it has been suggested that tolerance and resistance can be defensively redundant and also can be mutually exclusive, promoting the evolution of one of them, but not both. There is a little evidence that supports the trade-off between resistance and tolerance. It has been suggested that the detection of such a negative correlation between resistance and tolerance could depend upon the character employed to estimate resistance. In this study, I evaluated the relationship between resistance and a specific resistance trait (foliar trichome) to tolerance, in an experimental population (Ticumán, Morelos) of *Datura stramonium*. I used quantitative genetics tools, combined with the analysis of natural selection to assess the evolution of defense strategies against the herbivores. Genetic variation for general resistance (1-relative damage) and trichome density was detected. A positive directional selection on trichome density was detected. The results suggest that foliar trichomes are a resistance component and also have evolutionary potential due to the high  $h^2$  found in the population. However I did not find a negative correlation between resistance and tolerance. The results of the study do not support the trade-off hypothesis. It is possible that the detection of genetic variation in tolerance was precluded due to the low levels of damage observed in this study {i.e, most of genotypes had damage values within the range of compensation (<10%)}. The detection of a trade-off does not discard in Ticumán, Morelos due to the variability that has the expression of the resistance and the tolerance depending on the abundance of natural enemies.

## I. INTRODUCCIÓN

Una de las metas de la ecología evolutiva es entender las causas del origen y mantenimiento de la variación en los caracteres de importancia ecológica, la cual nos permite explicar los patrones de covariación, así como sus implicaciones en la evolución de las adaptaciones (Cheverud, 1984; Tilman, 1990). La co-evolución antagonista es considerada el proceso más importante detrás del desarrollo y mantenimiento de las adaptaciones, en las interacciones tróficas entre las plantas y los herbívoros (Ehrlich & Raven, 1964). Al nivel de población, la teoría co-evolutiva predice que los procesos dinámicos de adaptaciones y contra-adaptaciones de caracteres involucrados en la interacción entre especies dan lugar a la adaptación local (Seeger, 1992; Thompson, 1994; Nuismer *et al.*, 1999). El proceso co-evolutivo en la interacción entre especies puede verse limitado por 1) reducción de la variación genética en los caracteres involucrados en la interacción, 2) disyuntivas evolutivas ó “*Trade-offs*” entre los caracteres relacionados con la adecuación y que median la interacción (*e.g.*, Rausher, 2001), 3) flujo genético entre poblaciones de diversos ambientes, en los loci que contribuyen a la expresión fenotípica del carácter adaptativo (*e.g.*, Thompson, 1994), o 4) ausencia de presiones de selección recíproca entre especies (Janzen, 1980).

Se considera que los *trade-offs* son el resultado de una covarianza genética negativa entre caracteres, que puede conducir a la evolución de estrategias divergentes o a la combinación de caracteres en diferentes poblaciones o especies (Fineblum & Rausher, 1995).

Las plantas poseen dos estrategias básicas de defensa contra sus herbívoros o patógenos: la resistencia y la tolerancia (Strauss & Agrawal, 1999). Las plantas resistentes pueden reducir la cantidad de daño por herbívoros o patógenos mediante la posesión de defensas químicas y físicas (Ehrlich & Raven, 1964; Berenbaum *et al.* 1986). Por otra parte, las plantas tolerantes amortiguan el impacto negativo del daño en su adecuación, una vez que ha ocurrido el herbivorismo (Rausher, 1992; Stowe *et al.*, 2000). Los caracteres de resistencia que reducen la adecuación de los enemigos naturales (antibiosis) pueden afectar potencialmente la variación genética de los mismos (Underwood & Rausher, 2000). En

contraste con la resistencia, la tolerancia no fomenta una respuesta co-evolutiva de sus enemigos naturales porque aparentemente no tiene un efecto negativo sobre las poblaciones de éstos (Stinchcombe *et al.*, 2001; Rosenthal & Kotanen, 1994; Strauss & Agrawal, 1999; Rausher, 2001).

A diferencia de la resistencia, la tolerancia no evita el herbivorismo pero le permite a la planta compensar el daño producido por sus enemigos naturales. Sin embargo, al igual que la resistencia, la tolerancia reduce los costos del herbivorismo. Los caracteres de resistencia incluyen espinas, tricomas y una gran diversidad de compuestos químicos. Se sabe que al menos en algunos casos los herbívoros han seleccionado plantas con niveles elevados de resistencia (Berenbaum *et al.*, 1986; Simms & Rausher, 1989; Mauricio & Rausher, 1997; Shonle & Bergelson, 2000). Desde el punto de vista ecológico esto tiene sentido, ya que los caracteres que protegen a la planta debieran favorecerse por selección siempre que los herbívoros pueden reducir la adecuación de las plantas de las cuales se alimentan (Morrow & La Marche, 1978; Marquis, 1984).

Si los costos de la herbivoría pueden ser reducidos por la tolerancia, la selección sobre los caracteres de resistencia será débil o incluso seleccionada en contra cuando la resistencia fuera costosa, dado que ciertos niveles de daño pudieran ser parcial o completamente compensados por la tolerancia (Abrahamson & Weis, 1997).

Tanto la tolerancia como la resistencia de las plantas podrían representar alternativas costosas y redundantes para enfrentar a sus enemigos (Simms & Triplett, 1994; Fineblum & Rausher, 1995; Mauricio *et al.*, 1997; Fornoni *et al.*, 2004a), por lo tanto, se esperaría observar una correlación genética negativa entre ambas estrategias dentro de las poblaciones (Simms & Triplett, 1994; Fineblum & Rausher, 1995).

Varios autores han argumentado que, teóricamente, la resistencia y la tolerancia deberían covariar negativamente, de tal manera que la evolución de ambas estrategias podría estar limitada debido a sus costos asociados (Fineblum & Rausher, 1995) por lo que se esperaría que estas estrategias involucraran un *trade-off* disyuntiva en la evolución de la defensa en plantas (van der Meijden *et al.*, 1988). Existen varias aproximaciones teóricas que tratan de responder a la pregunta de si la resistencia y la tolerancia son realmente mutuamente excluyentes y cómo puede ocurrir la evolución de dichas estrategias. La idea crucial de la argumentación se basa en qué tanto la posesión de la tolerancia

completa así como de la resistencia tienen costos significativos en términos de adecuación, y que los caracteres involucrados en ambas estrategias presumiblemente implican un costo total más grande que la posesión de sólo una estrategia.

Algunos autores como Fineblum & Rausher (1995), Mauricio *et al.* (1997), Tiffin & Rausher (1999) han simulado distintos escenarios de asignación de la defensa (T y R) bajo los cuales las estrategias defensivas pueden ser mantenidas (Fineblum & Rausher, 1995). Los modelos desarrollados por Abrahamson & Weis (1997), Jaremo *et al.* (1999), Roy & Kirchner (2000) y Tiffin (2000), hacen predicciones considerando la forma y magnitud de la selección natural actuando en la tolerancia y los caracteres de resistencia. Fineblum & Rausher (1995) demostraron teóricamente que un tipo específico de costo ecológico, una correlación genética negativa entre la resistencia y la tolerancia, puede producir selección disruptiva en ambas estrategias y conducir a la evolución de una de ellas, pero no de ambas. Aun en la ausencia de dicha correlación, es posible que el patrón de selección en la tolerancia y la resistencia pudiera favorecer la evolución de una, pero no de ambas (Mauricio *et al.*, 1997). No obstante, teóricamente, la tolerancia y la resistencia no son necesariamente excluyentes y las plantas podrían poseer estrategias mixtas de defensa (Fornoni *et al.*, 2004a).

Sin embargo, la detección de *trade-offs* podría depender del tipo de caracteres involucrados en la resistencia, ya que el inverso del daño (medida que se emplea frecuentemente para estimar la resistencia) podría estar compuesta por varios caracteres que pudiesen establecer diferentes relaciones con la tolerancia (Stowe, 1998). Algunos trabajos han aportado evidencia empírica que apoya esta idea; Strauss *et al.* (2003) por ejemplo, reporta para *Raphanus raphanistrum* una relación negativa y significativa entre la concentración de glucosinolatos y la tolerancia, no así para la densidad de tricomas y la tolerancia. Sin embargo este tipo de trabajos son escasos, Leimu & Koricheva (2006) realizaron una revisión que evalúa si la relación entre ambas estrategias defensivas difiere (en magnitud y dirección) dependiendo de las formas en las que se estima la resistencia en plantas cultivadas y silvestres. Para el caso de las silvestres, sólo tres de las 17 correlaciones utilizadas en el análisis corresponden a estudios que emplearon caracteres específicos de resistencia, el análisis indica que la correlación promedio entre la tolerancia y caracteres específicos de resistencia (ver Mauricio *et al.*, 1997 y Strauss *et al.*, 2003) fue



negativa y significativa, aunque de poca magnitud; por el contrario, la correlación promedio entre la resistencia general (1- daño relativo) y la tolerancia no fue significativa. Los resultados del meta-análisis no son concluyentes debido a los pocos estudios realizados con plantas silvestres. No obstante, es posible que existan correlaciones genéticas negativas entre tolerancia y caracteres individuales de resistencia, y no necesariamente con la resistencia general, y que la detección de un *trade-off* en la defensa dependa de los caracteres empleados para estimar la resistencia (Leimu & Koricheva, 2006). Por lo cual se requieren más estudios empíricos que evalúen la relación entre las estrategias de defensa de las plantas, así como entre los caracteres involucrados en éstas.

### 1.1 EVIDENCIA EMPÍRICA DE LOS *TRADE-OFFS*

Se han empleado diversos estimadores tanto para la resistencia como para la tolerancia. Muchos estudios han medido a la tolerancia como: 1) la diferencia proporcional entre plantas dañadas y no dañadas, 2) la altura de la planta, 3) el peso seco, y 4) la adecuación o la pendiente de la regresión entre el daño y la adecuación. La resistencia ha sido medida tanto como 1-daño relativo (=resistencia total), antibiosis (=inverso del desempeño de los herbívoros), antixenosis (=inverso de la densidad de herbívoros), o como el valor de un carácter de resistencia específico, ya sea químico o estructural (Leimu & Koricheva, 2006).

Se ha reportado una asociación negativa entre la tolerancia y la resistencia al daño en el meristemo apical en la planta *Ipomoea purpurea* (Fineblum & Rausher, 1995). Sin embargo, algunos estudios no han detectado un *trade-off* en las poblaciones naturales, (Simms & Triplett 1994; Mauricio *et al.*, 1997; Tiffin & Rausher, 1999; Roy & Kirchner, 2000; Stinchcombe & Rausher, 2002; Strauss *et al.*, 2002; Leimu & Koricheva, 2006), como en el caso de Sánchez-Peña *et al.* (2006) que reporta para *S. lycopersicum* variación significativa en el nivel de incidencia de mosquita blanca y en la densidad de tricomas en invernadero, dentro y entre poblaciones, pero no encuentra evidencia de correlación negativa entre resistencia y tolerancia. No obstante, varios estudios han encontrado variación genética para la resistencia y la tolerancia; como Mauricio *et al.* (1997) que reporta para *Arabidopsis thaliana*, pequeña herbácea ruderal, que posee dos caracteres de resistencia; compuestos químicos secundarios (glucosinolatos) y tricomas que cubren hojas

y tallos, que existe varianza genética para la tolerancia y resistencia, y selección direccional para ambos caracteres de resistencia; no obstante, no se detectaron costos de la tolerancia, ni correlación genética entre la tolerancia con ninguno de los dos caracteres de resistencia. Una revisión reciente de la literatura indica que existe poca evidencia de correlaciones genéticas negativas entre tolerancia y resistencia, sin embargo en poblaciones naturales cuando caracteres defensivos específicos (químicos o físicos) son usados como estimadores de la resistencia se han encontrado en algunos casos correlaciones negativas significativas (Leimu & Koricheva, 2006). Existe evidencia de variación en caracteres defensivos entre poblaciones (Gómez & Zamora, 2000; Valverde *et al.*, 2001; Fornoni *et al.*, 2004b). En *Solanum-Bemisia* en el Noroeste de México la densidad de tricomas en la hoja es un componente de la resistencia contra los herbívoros, además se ha detectado diferencias entre poblaciones en este carácter (Sánchez- Peña *et al.*, 2006).

Los tricomas, han sido empleados en estudios sistemáticos, fisiológicos y ecológicos. Según su función se reconocen tres grupos: 1) como adaptaciones al medio físico, 2) como mecanismo de defensa físico-químico contra patógenos o depredadores y 3) como parte del control fisiológico e intercambio de productos entre la planta y el ambiente (Gual, 1998). Según su forma se clasifican en simples, fasciculados, estrellados y capitados (Hardin, 1990); y debido a su origen ontogénico se clasifican en glandulares y epidérmicos (Carlquist, 1958).

En otra especie de la misma familia (Solenaceae) *Datura wrightii*, se presentan dos fenotipos de tricomas; algunos individuos están cubiertos por tricomas cortos no glandulares, mientras que otros se encuentran cubiertos por dos tipos de tricomas multicelulares, glandulares y no glandulares (van Dam *et al.*, 1999; Hare & Elle 2001). Hare & Elle (2003) reportan un efecto diferenciado de los tricomas glandulares sobre los diferentes herbívoros de *D. wrightii*; se observa resistencia (debida al exudado de los ésteres de glucosa) para *Bemisia argentifolii* (mosquita blanca), dos especies de escarabajo “pulga” *Epitrix hirtipennis* y *E. subcrinita* y *Trichobaris compacta* (gusano del café) se observa resistencia debida al exudado de los ésteres de glucosa; mientras que para *Lema trilineata* (escarabajo de la papa) no se observa resistencia.

En el caso de la especie de estudio *Datura stramonium*, en la población de Ticumán, Morelos, se ha detectado que los tricomas son un componente de la resistencia (Valverde *et al.*, 2001), así como costos de la tolerancia (Fornoni *et al.*, 2003). Existe varianza genética en ambas estrategias (potencial evolutivo) y una correlación negativa entre la resistencia general (1-daño relativo) y la tolerancia (Fornoni *et al.*, 2003). Por estas razones, se eligió a la población de Ticumán para evaluar el *trade-off* entre la resistencia y/o un componente de ésta (tricomas foliares) y la tolerancia.

## II. OBJETIVOS

Con base en las predicciones teóricas de los modelos sobre la evolución de la resistencia en plantas contra sus enemigos naturales, particularmente herbívoros, y con la evidencia empírica, el presente estudio tiene como objetivos:

### 2.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar la existencia de un *trade-off* entre la resistencia o un componente de ésta (tricomas foliares) y la tolerancia en una población natural de *Datura stramonium*, con la finalidad de determinar el potencial evolutivo de la defensa.

### 2.2 OBJETIVOS PARTICULARES

- Evaluar la relación entre la resistencia general y el valor fenotípico de la densidad de tricomas foliares.
- Estimar la variación genética en tolerancia, resistencia general y densidad de tricomas foliares.
- Estimar la selección (magnitud y dirección) sobre la resistencia (resistencia general y densidad de tricomas foliares) y la tolerancia a los herbívoros.
- Evaluar la existencia de una correlación negativa entre la resistencia (resistencia general y densidad de tricomas) y la tolerancia a los herbívoros.

### 2.3 HIPÓTESIS

(1) Debido a que la resistencia y la tolerancia son funcionalmente redundantes, (2) a los costos asociados a ambas estrategias defensivas, y (3) a que los tricomas son un componente de la resistencia (Valverde *et al.*, 2001), se predice una correlación genética negativa entre la tolerancia y la resistencia o un componente de ésta (tricomas foliares).

### III. SISTEMA DE ESTUDIO

El sistema de estudio lo constituye la especie *Datura stramonium* (Figura 1), una planta anual de amplia distribución (Weaver & Warwick, 1984), conocida en México con el nombre vulgar de “toloache”, es una hierba ruderal, robusta, que sólo se reproduce por semillas y pertenece a la familia de las Solanáceas. Tiene la raíz tupida, superficial, muy ramificada; los tallos macizos, huecos, erectos, hasta de 200 cm de altura, ramificados dicotómicamente, de glabros a puberulentos, cuyo color varía de verde a púrpura; las hojas tardías son alternas simples y pecioladas; los pecíolos miden más de 12 cm de longitud; la lámina mide de 5 a 25 cm de largo y de 4 a 25 cm de ancho, su forma varía de oval a elíptica, aguda, de cuneada a subcordada en la base, borde lobulado, su superficie va de glabra a puberulenta, verde oscura en el haz; las hojas suelen ser fuertemente olorosas. Las flores son actinomorfas, solitarias, se encuentran sobre pedúnculos cortos que se localizan en las orquillas del tallo ramificado; el cáliz es tubular, de 3 a 5 cm de longitud con 5 dientes desiguales; la corola es tubular o de forma de trompeta, borde pentadentado, de 5 a 10 cm de longitud, de color blanco o púrpura; tiene 5 anteras bilobuladas. El fruto es ovoide, erecto, de 3 a 7 cm de longitud y 2 a 5 cm de ancho, es dehiscente, regularmente con 4 valvas; tetralocular excepto la parte más alta que es bilocular, se encuentra densamente cubierta por espinas más o menos iguales hasta de 15 mm, aunque en raras ocasiones son lisas. Las semillas son de color café oscuro a negras, son planas, reniformes, de superficie irregular; miden de 3 a 4 mm de longitud por 2 a 3 mm de ancho (Weaver y Warwick, 1984).



Figura 1. *Datura stramonium* Ticumán, Mor., 2006.

Esta especie se encuentra comúnmente en habitats perturbados y no perturbados, así como en zonas de cultivo (Weaver & Warwick, 1984; Núñez-Farfán & Dirzo, 1994). En poblaciones que se encuentran en el centro de México, las hojas son consumidas frecuentemente por dos insectos especialistas, *Epitrix parvula* (Figura 2) y *Lema trilineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) (Figura 3) (Núñez-Farfán & Dirzo, 1994), por el herbívoro generalista *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) (Figura 4) que consumen tejido foliar, así como por *Trichobaris sp.* (Coleoptera: Curculionidae) consumidor de frutos (Figura 5). *Datura stramonium* posee compuestos secundarios (tropano-alcaloides) y tricomas como componentes de la resistencia (Shonle & Bergelson, 2000; Valverde *et al.*, 2001).



Figura 2. *Epitrix pàrvula*. Es un pequeño coleóptero (menos de 1cm de largo) de la familia Chrysomelidae que se alimenta de hojas y tallos de *Datura stramonium* y otras solanáceas (Núñez-Farfàn, & Dirzo, 1994).



Figura 3. *Lema trilineata*. Es un pequeño coleóptero de la familia Chrysomelidae conocido con el nombre común de "escarabajo de la papa". La hembra deposita los huevos en el envés de la hoja, las larvas son gregarias y pasan sus diferentes estadios en la planta de la cual se alimentan. Es un consumidor especialista que se alimenta de las hojas y tallos de *Datura stramonium* y otras solanáceas.(Núñez-Farfàn & Dirzo, 1994).



Figura 4. *Sphenarium purpurascens*. Es un insecto ortóptero de la familia de los pirgomórfidos conocido con el nombre común de "chapulin de milpa". Mide en promedio 2cm de largo, completa todos sus estadios (ninfa-adulto) en las plantas de las cuales se alimenta (Lemus, 1995 L.). Es un consumidor de tallos y hojas muy abundante de *Datura stramonium* (Núñez-Farfàn, 1991).



Figura 5. *Trichobaris sp.* Es un coleóptero de la familia Curculionidae que se alimenta de los frutos de *Datura stramonium* y puede completar su ciclo de vida sobre la planta, todos los estados larvarios suceden dentro del fruto. Los frutos que tienen un daño intenso no llegan a abrir (Cabral, 1991).

#### IV. ÁREA DE ESTUDIO

Sitio de estudio: Ticumán, municipio de Tlaltizapán de Zapata, estado de Morelos (18° 47'39" N y 99° 06' 14" O) (Figura 6), localizado a una altitud de 990 m.s.n.m.; el tipo de vegetación es selva baja caducifolia; tiene un promedio anual de precipitación de 954.4 mm y una temperatura promedio anual de 24 ° C (INEGI, 2002).



Figura 6. Ubicación de Ticumán, Morelos.



## V. MATERIALES Y METODOS

### 5.1 REPRODUCCIÓN EN INVERNADERO

Entre los meses de agosto y septiembre del 2006 se germinaron en invernadero un promedio de 100 semillas de frutos de diferentes individuos (100 individuos) procedentes de Ticumán, Morelos. Las plantas germinadas de cada fruto forman una familia genética/genotipo; cada planta dentro de una familia comparte  $\frac{1}{2}$  de la varianza genética y se les denomina hermanos maternos. De las plantas germinadas en el invernadero se seleccionaron aquellas familias que contaban con al menos 18 individuos. Se obtuvieron 55 familias de hermanos maternos con 18 réplicas por familia, sumando un total de 990 individuos.

### 5.2 TRASPLANTE Y APLICACIÓN DEL TRATAMIENTO

A finales del mes de octubre se realizó el trasplante de los 990 individuos en una parcela experimental en la población de Ticumán, Morelos, con un diseño de bloques aleatorizados (tres bloques) (Figura 7). La mitad de las plantas de cada familia fue asignada aleatoriamente al tratamiento de insecticida sistémico (Furadán 2000), estableciendo un grupo de plantas sin la presencia de herbívoros, y un grupo de plantas expuesto al herbivorismo natural (grupo control). El tratamiento permite evaluar si la selección afecta el carácter de defensa putativo, al comparar su expresión en el grupo control y el grupo con insecticida, donde no se espera un beneficio de la variación en la resistencia. También permite evaluar los costos de la tolerancia, ya que en el grupo con insecticida se incurre en la asignación a la tolerancia sin la expresión de los beneficios de ésta.

Debido al alto grado de depredación sufrido en las tres primeras semanas posteriores al trasplante, el tamaño de la población se redujo casi a la mitad y se perdieron cinco genotipos de los 55 originales, desbalanceando el número de individuos por genotipo y bloque, de manera que el tratamiento (insecticida) fue aplicado únicamente a 17 familias (entre 8-18 individuos por familia). El tratamiento se aplicó de manera aleatoria a la mitad de los individuos de cada familia tres semanas y media después al trasplante; estableciendo un grupo control de individuos sometidos a herbivorismo (0) y un grupo de plantas sin

herbívoros (I). A las 33 familias restantes no se les aplicó insecticida y se hará referencia a éstas como el grupo sin réplica.



Figura 7. Parcela experimental en Ticumán Morelos, 2006.

### 5.3 TOMA DE DATOS Y COLECTA DE MATERIAL BIOLÓGICO

Entre los meses de diciembre (2006) y febrero (2007) se realizaron tres muestreos en intervalos de 20 a 25 días con una duración de dos días cada uno. Se cuantificó y midió: 1) la altura total de la planta, 2) el diámetro del tallo, 3) el número de ramificaciones (caracteres que indican el vigor de la planta); así como el número de 4) flores y 5) frutos (caracteres reproductivos). En el mes de febrero se realizó la colecta del material biológico. De los 990 individuos sembrados originalmente, se obtuvo un total de 228 individuos (50 genotipos), que sobrevivieron hasta el día de la colecta. Se tomó una muestra aleatoria de al menos 20 hojas por individuo, y se colectó de frutos por planta; las hojas fueron prensadas, las muestras se etiquetaron y posteriormente se secaron en el invernadero.

#### 5.4 ESTIMACIÓN DE DAÑO FOLIAR POR HERBÍVOROS

Para la estimación del daño foliar se empleó la muestra de 20 hojas por individuo. Mediante un medidor de área foliar (Winfolia) se calculó el área total (sin daño) y el área dañada que corresponde al número de hoyos o de área faltante en la hoja (Figura 8), en el caso de que la planta contase con menos de 20 hojas, el análisis se realizó con todas las hojas de la planta (Figura 9). Se empleó un total aproximado de 3500 hojas.



Figura 8. Hoja con daño correspondiente al individuo 12.6 en el grupo control. *Datura stramonium*

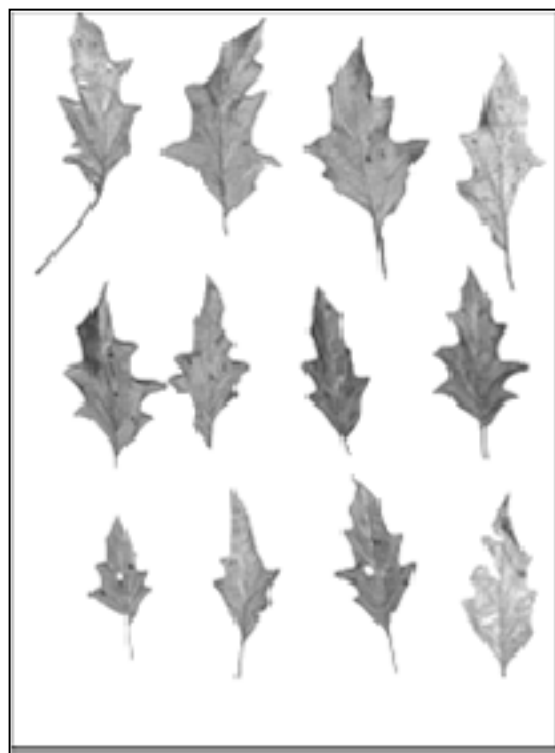


Figura 9. Muestra de hojas correspondientes al individuo 6.13 en el grupo control. *Datura stramonium*

#### 5.5 EVALUACIÓN DEL EFECTO DEL TRATAMIENTO

Para evaluar si el tratamiento (insecticida) tuvo un efecto significativo se realizó un análisis de varianza donde el tratamiento fue el factor (fijo) y el daño relativo la variable de respuesta.

## 5.6 ESTIMACIÓN DE LA RESISTENCIA

La resistencia general por individuo se estimó como:  $R = 1 - \text{daño relativo}$  (Núñez-Farfán & Dirzo, 1994). El daño relativo se estimó como el área dañada entre el área total de cada hoja.

## 5.7 ESTIMACIÓN DE LA DENSIDAD DE TRICOMAS

### 5.7.1 *Conteo de tricomas foliares*

Para la estimación de la densidad de tricomas se seleccionó una muestra de 10 hojas por individuo; para cada hoja se establecieron cinco campos de observación ( $1.7\text{mm}^2$  cada campo); 1: la base de la venación central, 2: borde derecho, 3: borde izquierdo 4: posición alejada de la base de la venación central y 5: en el mesófilo, de manera que quedaran representadas las diversas superficies/variantes presentes en la hoja (Figura 10). Mediante un microscopio de disección se contó el número de tricomas foliares presentes en cada campo (para cada una de las hojas estimó previamente el área total y el área dañada por herbívoros).

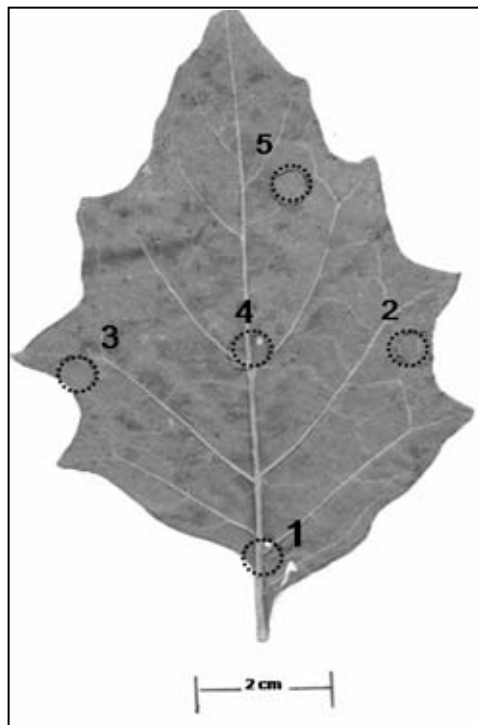


Figura 10. Campos de observación dentro de la hoja.

### 5.7.2 Relativización de tricomas foliares

Se cuantificaron un total de 11400 campos de observación aproximadamente, que corresponden a 5 campos por hoja x 10 hojas por planta x 228 plantas. Para los análisis subsecuentes se seleccionaron los tres primeros campos de observación debido a que estos agrupaban la mayor cantidad de tricomas dentro de la hoja. Se sumó el número de tricomas de los tres primeros campos por hoja (Figura 11), que corresponden a un área de  $5.1\text{cm}^2$  ( $1.7\text{cm}^2 \times 3$ ). La densidad de tricomas foliares se estimó como:  $Dt = (nt \times At) / 5.1\text{cm}^2$ ; donde:  $nt$  = no. de tricomas foliares,  $At$  = Área total de la hoja (sin daño), para corregir diferencias en el tamaño de la hoja. En el caso de que la hoja tuviera un área menor a  $5.1\text{cm}^2$ , la relativización se realizó sólo sumando el área de dos campos de observación ( $3.4\text{cm}^2$ ) ó en su caso solo uno ( $1.7\text{cm}^2$ ); sin embargo en algunos casos se observaron hojas pequeñas que tenían un área menor a  $1.7\text{cm}^2$ , dado lo cual no se realizó la relativización, pues se supuso que el número de tricomas observados corresponde al número total de tricomas que posee la hoja.

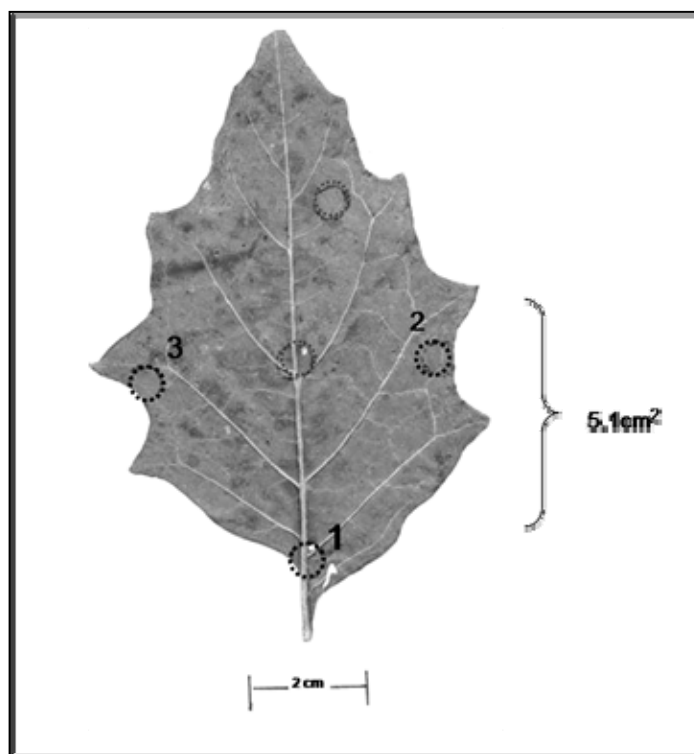


Figura 11. Campos de observación empleados para la relativización de tricomas

## 5.8 EVALUACIÓN DE LA DENSIDAD DE TRICOMAS COMO COMPONENTE DE LA RESISTENCIA

Se observaron dos tipos de tricomas: simples (Figura 12) y aparentemente glandulares (Figura 13); sin embargo, al no haberse realizado un análisis apropiado de éste último, para corroborar que se tratara de un indumento derivado de una glándula, no se tuvo la certeza de que fueran dos tricomas foliares diferentes, y por lo tanto los análisis estadísticos se realizaron únicamente con el tricoma foliar simple. Para evaluar la función del tricoma foliar como componente de la resistencia, se realizó una correlación entre los promedios por individuo de la densidad de tricomas foliares, la resistencia general, el daño relativo y la adecuación relativa con las plantas del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica. La adecuación relativa individual ( $w_i$ ) se estimó como el número de frutos por planta entre la media de la población ( $\bar{w}$ ) (Lande & Arnold, 1983).



Figura 12. Tricoma simple de *Datura stramonium*.

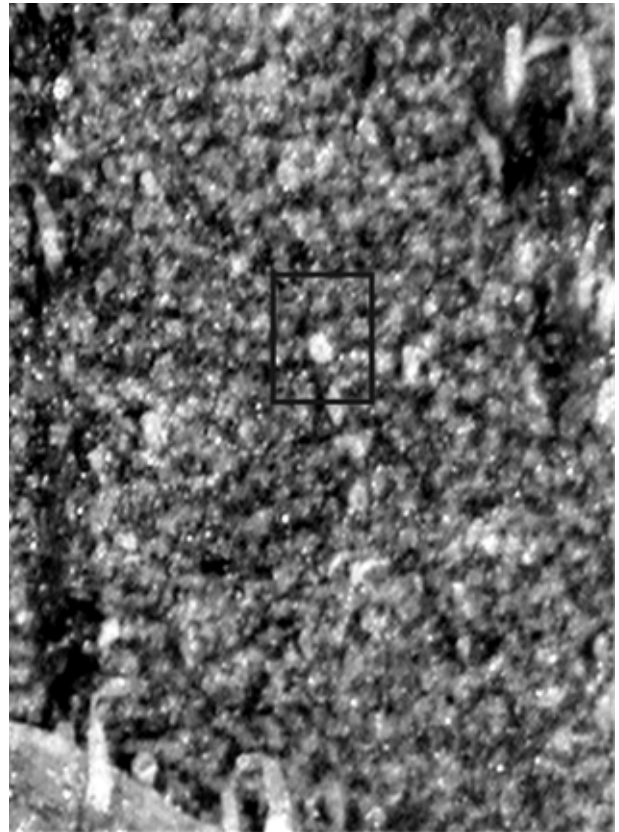


Figura 13. Posible tricoma glandular de *Datura stramonium*.

## 5.9 ESTIMACIÓN DE LA TOLERANCIA

La tolerancia se estimó como la pendiente de la regresión entre la adecuación relativa individual *versus* el daño recibido por herbívoros (Figura 14), con las plantas del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica. Se obtuvo una pendiente para cada familia debido a que la tolerancia es una propiedad del genotipo (Mauricio *et al.*, 1997). Una pendiente de 0 indica tolerancia completa, una pendiente positiva indica sobrecompensación del daño (tolerancia alta) y una pendiente negativa indica subcompensación del daño (tolerancia incompleta) (Figura 15).



Figura 14. Regresión lineal hipotética de la adecuación y la proporción de daño foliar realizada con las réplicas de un genotipo/familia. El intercepto  $a$ , representa la adecuación en ausencia de daño e indica la influencia de otros factores ambientales. La pendiente estimada  $b$ , es una medida operacional de la tolerancia al daño foliar.

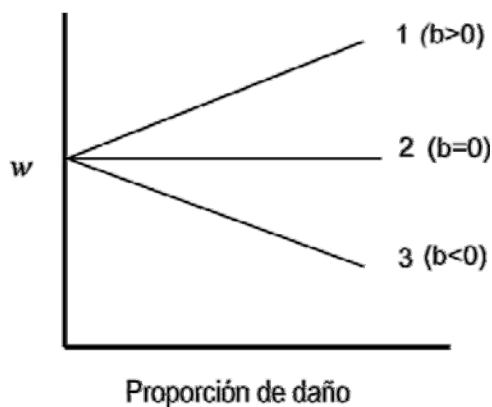


Figura 15. Cada línea representa la regresión entre la adecuación y el daño foliar de un genotipo hipotético. 1) Indica una pendiente mayor a cero y representa sobrecompensación al daño, 2) indica una pendiente igual a cero y representa tolerancia completa y 3) indica una pendiente menor a cero y representa subcompensación al daño o tolerancia incompleta.

## 5.10 ESTIMACIÓN DE VARIANZAS GENÉTICAS Y HEREDABILIDADES

La varianza genética se divide en varianza aditiva y no aditiva (varianza de dominancia y varianza de interacción). La varianza genética aditiva es la varianza debida a los efectos aditivos de los genes y es la causa del parecido entre los padres y sus descendientes. Debido a que los herbívoros son la fuerza de selección no se esperaría que en el grupo con insecticida hubiera varianza genética, por lo que el análisis de varianza genética aditiva se realizó con el grupo control y las plantas que tampoco recibieron la aplicación de insecticida (sin réplica), en este último grupo se seleccionaron a las familias que contaban

con al menos tres individuos para la realizaron del análisis (Falconer & Mckay, 1995). La estimación de variación genética aditiva para los caracteres de vigor, reproductivos y de resistencia (resistencia general y densidad de tricomas) se realizó mediante un análisis de varianza con la familia como factor aleatorio, el bloque como factor fijo, y cada uno de los caracteres como variable de respuesta. La varianza genética aditiva de la tolerancia fue estimada mediante un análisis de covarianza donde la variable de respuesta es la adecuación relativa, la variable independiente es la familia y la covariable es el daño foliar. La interacción entre familia\*daño foliar indica diferencias entre las familias (genotipos) para compensar el daño debido al herbivorismo, si está interacción es significativa, se afirma que hay varianza genética para la tolerancia.

La heredabilidad ( $h^2$ ) de los caracteres fenotípicos se calculó obteniendo los componentes de varianza a partir de un ANOVA:  $h^2 = 2\sigma^2_{\text{hembras}}/\sigma^2_{\text{total}}$ , donde  $\sigma^2_{\text{hembras}}$  es el componente de varianza esperado atribuible a las hembras y la varianza total ( $\sigma^2_{\text{total}}$ ) es  $\sigma^2_{\text{total}} = \{\sigma^2_{\text{hembras}} + \sigma^2_{\text{error}}\}$  (Falconer & Mackay, 1995). Se calculó el intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ) de la  $h^2$  de la resistencia general y la densidad de tricomas mediante la técnica paramétrica conocida como “Jackknife”. Esta técnica permite obtener pruebas de *t*-Student e intervalos de confianza de un parámetro estadístico (es decir  $h^2$ ) cuya distribución se desconoce (ver aplicación en Sokal & Rohlf, 1995).

La detección de varianza genética indica potencial evolutivo, y adquiere relevancia al tratarse de los caracteres de defensa (resistencia y tolerancia), puesto que la hipótesis del *trade-off* se basa en la idea de que ambas estrategias implican un costo para la planta. Sin embargo, al no encontrarse varianza genética la detección de costos no es relevante en términos evolutivos, de manera que el análisis de costos se realizó una vez detectada varianza genética para los caracteres de resistencia y/o la tolerancia.

### 5.11 ESTIMACIÓN DE COSTOS PARA LA RESISTENCIA

Los costos para la resistencia se estimaron mediante la regresión lineal de: 1) la resistencia general y la adecuación relativa ( $w_i$ ), así como de: 2) la densidad de tricomas foliares y la adecuación relativa ( $w_i$ ); el análisis se realizó con los individuos que recibieron la aplicación del insecticida, ya que en ausencia del agente selectivo (herbívoros), los beneficios de la resistencia y los caracteres asociados a ésta, no serían expresados y sólo se



expresarían sus costos (Simms & Rausher 1987). Una pendiente negativa indica costos para la resistencia general y/o para la densidad de tricomas foliares respectivamente (Figura 16).

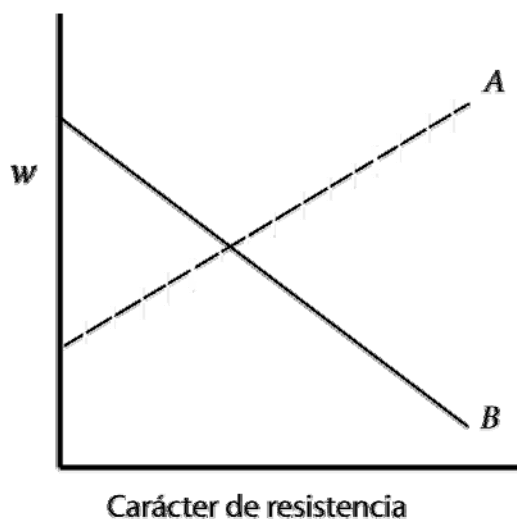


Figura 16. Relación entre adecuación y un carácter de resistencia en ausencia de daño foliar. A) Representa una relación positiva entre el carácter de resistencia y la adecuación e indica ausencia de costos para la resistencia, B) representa una relación negativa entre el carácter de resistencia y la adecuación, indica costos para la resistencia ya que a mayor número de tricomas, menor es el beneficio recibido por la planta en términos de adecuación.

## 5.12 ESTIMACIÓN DE LA SELECCIÓN NATURAL

Para estimar la selección natural sobre los caracteres de resistencia se realizó un análisis de regresión múltiple lineal para selección direccional y múltiple cuadrática para selección no lineal: disruptiva ó estabilizadora con las plantas del grupo control y las expuestas al herbivorismo (sin réplica). La variable de respuesta es la adecuación individual relativa ( $w_i$ ),  $\beta_i$  es el gradiente de selección sobre el carácter  $x_i$ ;  $\gamma_{ii}$  es el gradiente de selección estabilizadora (negativa) o disruptiva direccional (positiva); y  $\gamma_{ij}$  es el gradiente de selección correlativa sobre los caracteres  $x_i$  y  $x_j$  (i.e. resistencia y tolerancia). Es de interés particular la comparación de la magnitud de la selección sobre el carácter defensivo en el ambiente con herbívoros y sin herbívoros (i.e. resistencia, densidad de tricomas y tolerancia). Los análisis de regresión múltiple lineal y cuadrática se realizaron por separado para evitar la correlación entre los coeficientes lineales ( $\beta$ ) y cuadráticos ( $\gamma$ ) (Lande & Arnold, 1983). Para los análisis de selección se estandarizaron  $\{ (x_i - \bar{x}) / \sigma \}$  las variables

de resistencia y densidad de tricomas. La estandarización permite que los gradientes de selección estimados sean comparables en unidades de desviación estándar de las variables sin transformar (Lande & Arnold, 1983; Núñez-Farfán, 1991). La selección natural sobre la tolerancia se estimó mediante una regresión lineal, entre los promedios familiares de la adecuación relativa del grupo control y las plantas expuestas al herbivorismo (sin réplica) *versus* la tolerancia (pendiente) de cada familia (Weinig *et al.*, 2003).

### 5.13 EVALUACIÓN DEL *TRADE-OFF* (CORRELACIÓN GENÉTICA)

Para evaluar la posible existencia de una correlación genética entre la resistencia y la tolerancia, se utilizó un análisis de correlación entre los promedios familiares de ambos caracteres de resistencia (resistencia general y densidad de tricomas foliares) y la tolerancia de cada familia.

### TRANSFORMACIÓN DE VARIABLES

Para cada una de las variables se evaluó su distribución y se realizaron las transformaciones apropiadas para mejorar su normalidad. Para la altura, diámetro del tallo, no. de flores y frutos, así como para la densidad de tricomas se empleó el logaritmo ( $\log x_i + 1$ ); para la resistencia y el daño relativo se empleó el arcoseno de la raíz cuadrada de la variable ( $\arcsen\sqrt{x_i}$ ). Las plantas muertas fueron tomadas como datos perdidos.

Se realizó una prueba de razón de varianzas, para evaluar si existían diferencias significativas entre las varianzas del grupo control y con insecticida para la variable de daño relativo.

## VI. RESULTADOS

### 6.1 EFECTO DEL DAÑO FOLIAR

Las plantas de *Datura stramonium* mostraron un promedio de altura (media  $\pm$  desviación estándar) de  $28.1 \pm 14.2$  cm, la mayor altura registrada fue de 80 cm. En promedio cada planta tuvo  $5 \pm 6$  flores y  $5 \pm 7$  frutos; el mayor número de flores registrado fue de 37 y el mayor número de frutos fue de 43, registrados ambos en plantas del grupo control (ambiente con herbívoros); gran parte de las plantas que alcanzaron la mayor altura y para las que se registraron más de 20 flores pertenecen también al grupo control. La mayor densidad de tricomas ( $211 \times 1.7 \text{ cm}^2$ ) también fue registrada en el grupo control.

El 92% de los individuos recibió algún tipo de daño foliar. El análisis de varianza indicó que existen diferencias significativas en la cantidad de daño experimentado por las plantas del grupo control y con insecticida ( $F_{1,135} = 5.839$ ,  $P = 0.017$ ), por lo que se puede afirmar que el tratamiento tuvo un efecto significativo sobre la cantidad de daño foliar (Tabla 1). Las plantas que recibieron la aplicación del insecticida sufrieron significativamente menos daño que aquellas que no lo recibieron. (Figura 17). La prueba de razón de varianzas realizada previamente, no indicó que existieran diferencias significativas entre las varianzas del grupo control y con insecticida, para la variable de daño foliar ( $F_{69,68} = 1.15$ ,  $P = 0.56$ ), por lo cual, el análisis de varianza se realizó suponiendo que las varianzas de ambos tratamientos eran comparables.

Tabla 1. ANDEVA (con igualdad de varianzas) del daño por herbívoros en plantas de *Datura stramonium* en la población de Ticumán, Morelos.

Fuente de Variación	GL	SC	CM	F	P
Tratamiento	1	0.052	0.052	5.839	<b>0.017</b>
Error	135	1.213	0.008		
Total	136	1.265			<b>R<sup>2</sup> = 0.04</b>

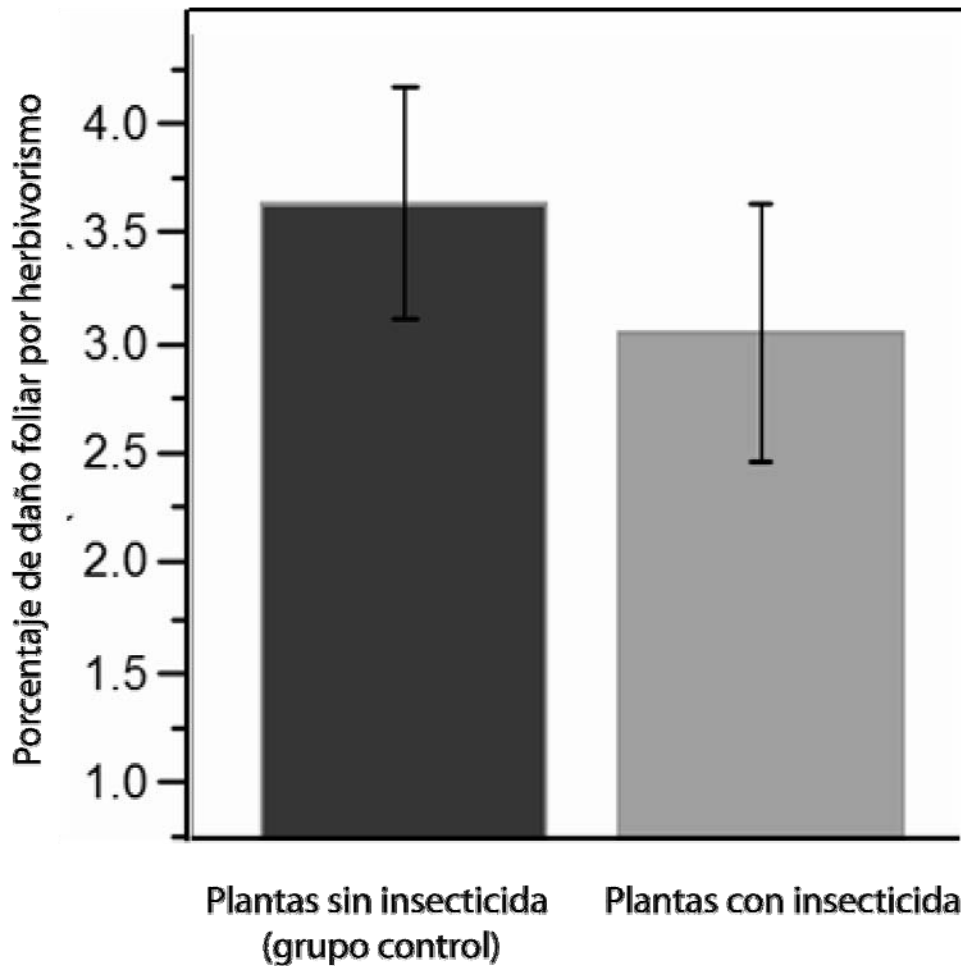


Figura 17. Porcentaje de daño foliar por herbivorismo entre el grupo control y al que se le aplicó el insecticida ( $\pm EE$ ) en plantas de *Datura stramonium* ( $P = 0.0170$ )

Sin embargo, a pesar haberse registrado los valores más altos prácticamente para todos los caracteres medidos (de vigor, reproductivos y de resistencia) en el grupo control, no se observaron diferencias significativas debidas al tratamiento para ninguno de los caracteres; en otras palabras el herbivorismo no tuvo un efecto significativo, que en el caso particular de los tricomas foliares adquiere relevancia pues indica que no hay inducción en la defensa por parte de los herbívoros (Tabla 2).

Tabla 2. Análisis de varianza de caracteres de vigor, reproductivos y de resistencia; (I) indica el grupo con insecticida y (0) indica el grupo control (ambiente con herbívoros) en plantas de *Datura stramonium*.

Caracter	$\bar{x}_{(I)} \pm EE$	$\bar{x}_{(0)} \pm EE$	F	P
Altura de la planta	5.541(0.063)	5.552(0.060)	0.015	0.899
Diámetro del tallo	1.962(0.051)	1.941(0.048)	0.091	0.762
No. de ramificaciones	1.965(0.094)	1.999(0.089)	0.066	0.797
No. de flores	1.866(0.092)	1.949(0.088)	0.395	0.530
No. de frutos	1.606(0.107)	1.575(0.102)	0.042	0.836
Densidad de tricomas foliares	3.845(0.071)	3.855(0.068)	0.010	0.9184

## 6.2 VARIANZA GENÉTICA Y HEREDABILIDAD

Se detectó varianza genética aditiva para el daño foliar relativo (Tabla 3) y el número de flores (Tabla 5). También se detectó varianza genética aditiva para los dos caracteres de resistencia estimados: resistencia general y densidad de tricomas foliares (Tabla 6 y Figura 18), siendo este último carácter el que presenta una mayor heredabilidad (Tabla 7).

Tabla 3. Análisis de varianza del daño foliar relativo producido por herbívoros. La familia es un factor aleatorio y el bloque un factor fijo. Un efecto significativo de la familia ( $P < 0.05$ ) indica que existe varianza genética. El análisis se realizó con las plantas del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica, en familias de *Datura stramonium*. Los valores en negritas indican una  $P < 0.05$

Fuente de Variación	GL	SC	CM	F	P
Familia	27	0.598	0.353	0.038	<b>0.038</b>
Bloque	2	0.009	0.013	0.424	0.424
Error	97	0.766	0.007	1.585	
Total	126	1.129			$R^2 = 0.32$

Tabla 4. Análisis de varianza de caracteres de vigor. La familia es un factor aleatorio y el bloque un factor fijo. Un efecto significativo de la familia ( $P < 0.05$ ) indica que existe varianza genética. El análisis se realizó con las plantas del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica, en familias de *Datura stramonium*. Los valores en negritas indican una  $P < 0.05$

Fuente de variación	GL	Altura de la planta		Diámetro del tallo		No. de ramificaciones	
		F	P	F	P	F	P
Familia	27	1.438	0.101	1.535	<b>0.066</b>	1.31	0.17
Bloque	2	4.422	<b>0.014</b>	8.453	<b>0.0007</b>	9.173	<b>0.0002</b>
Error	97						
Total	126						

Tabla 5. Análisis de varianza de caracteres reproductivos y adecuación. La familia es un factor aleatorio y el bloque un factor fijo. Un efecto significativo de la familia ( $P < 0.05$ ) indica que existe varianza genética. El análisis se realizó con las plantas del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica, en familias de *Datura stramonium*. Los valores en negritas indican una  $P < 0.05$

Fuente de variación	GL	No. de flores		No. de frutos		Fitness relativo ( $w_i$ )	
		F	P	F	P	F	P
Familia	27	1.811	<b>0.02</b>	1.08	0.38	1.021	0.45
Bloque	2	6.044	<b>0.02</b>	6.917	<b>0.001</b>	3.021	0.053
Error	87						
Total	116						

Tabla 6. Análisis de varianza de caracteres de resistencia. La familia es un factor aleatorio y el bloque un factor fijo. Un efecto significativo de la familia ( $P < 0.05$ ) indica que existe varianza genética. El análisis se realizó con las plantas del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica, en familias de *Datura stramonium*. Los valores en negritas indican una  $P < 0.05$

Fuente de variación	GL	Resistencia general		Densidad de tricomas foliares	
		F	P	F	P
Familia	27	1.668	<b>0.036</b>	3.117	<b>&lt;0.001</b>
Bloque	2	0.857	0.427	4.489	<b>0.01</b>
Error	97				
Total	126				

Tabla 7. Heredabilidad ( $h^2$ ) de los caracteres de resistencia en *Datura stramonium*. Los intervalos de confianza se calcularon con 28 familias y un  $\alpha = 0.05$ .

Caracter	$h^2$	Intervalo inferior	Intervalo superior
Resistencia general	0.259	0.433	0.846
Densidad de tricomas foliares	0.641	0.174	0.342

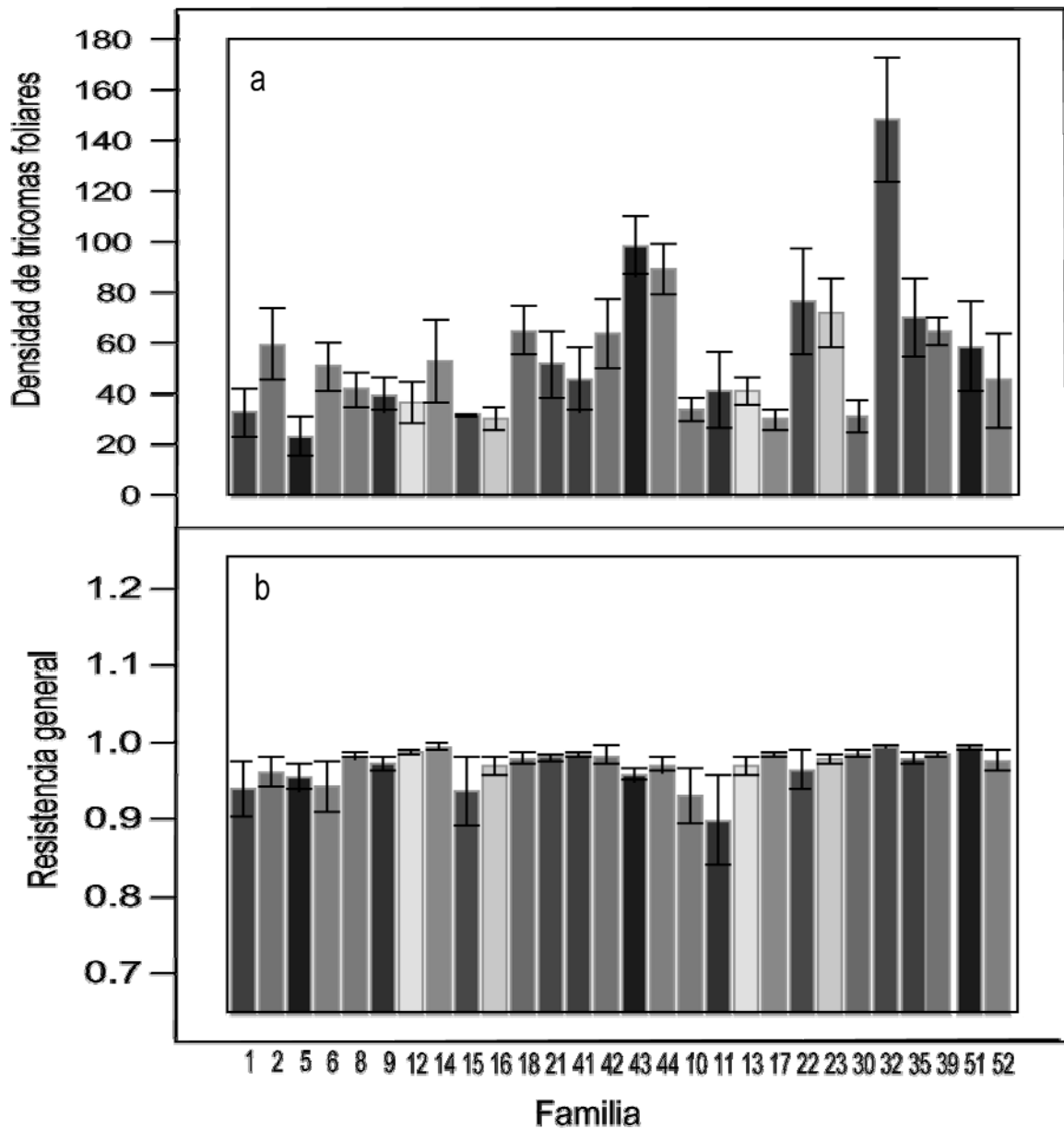


Figura 18. Valores promedio de (a) la densidad de tricomas foliares y (b) la resistencia general, en familias de *Datura stramonium* del grupo control y sin insecticida (sin réplica). Cada barra corresponde al promedio familiar ( $\pm EE$ ) de cada carácter, la variación entre los promedios de cada familia indica varianza genética. Densidad de tricomas foliares ( $P < 0.001$ ) y resistencia general ( $P = 0.036$ ).

En la población estudiada se observaron tanto genotipos capaces de aumentar la adecuación después de haber sufrido daño foliar, como genotipos para los cuales el daño tuvo un efecto negativo, reduciendo de manera notable la adecuación (Figura 19), sin embargo a pesar de observarse dicha variación, no se detectó varianza genética significativa para la tolerancia (Tabla 8).

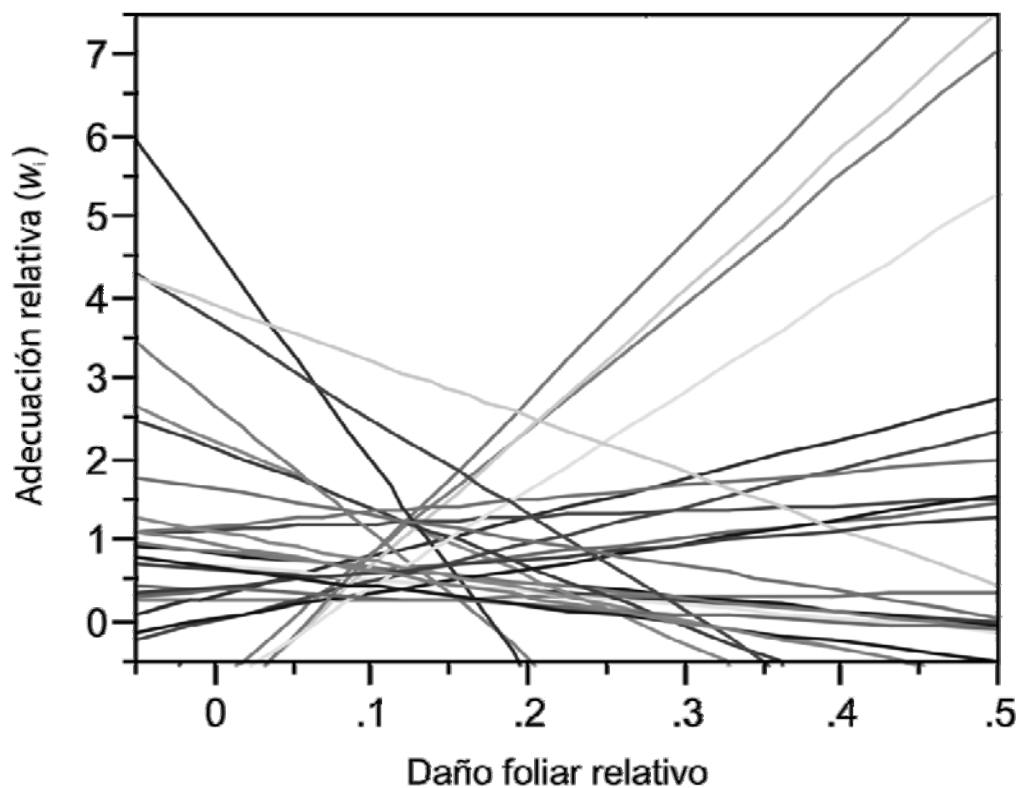


Figura 19. Tolerancia al herbivorismo en *Datura stramonium*, población de Ticumán, Morelos; cada línea corresponde a la regresión entre el daño foliar relativo (variable transformada) y la adecuación relativa, la pendiente de la regresión representa la tolerancia de cada genotipo una pendiente menor a cero indica subcompensación al daño o tolerancia incompleta, una pendiente mayor a cero indica sobrecompensación al daño.

Tabla 8. Análisis de covarianza para la tolerancia de las plantas de *Datura stramonium*, la variable independiente es la familia y la covariable el daño foliar relativo. La variable de respuesta es la adecuación relativa. La interacción entre la familia y daño foliar relativo indica diferencias entre las familias para compensar el daño foliar y se interpreta como varianza genética para la tolerancia.

Fuente de Variación	GL	SC	CM	F	P
Familia	27	40.861	1.321	1.04	0.431
Daño relativo	1	0.071	0.052	0.049	0.824
Familia* Daño relativo	27	38.34	0.566	0.976	0.51
Error	71	103.249	1.454		
Total	126	184.301			$R^2 = 0.43$



### 6.3 DENSIDAD DE TRICOMAS FOLIARES COMO COMPONENTE DE LA RESISTENCIA

La correlación entre los promedios individuales y familiares de la densidad de tricomas foliares, la resistencia general y la adecuación relativa, sugiere que los tricomas son un carácter que confiere resistencia a la planta, además de tener un impacto positivo en la adecuación. Se encontró una correlación negativa entre el daño foliar y la densidad de tricomas foliares ( $r = -0.17$ ,  $P = 0.02$ ), lo cual indica que la presencia de los tricomas implica una disminución significativa del daño sufrido por el herbivorismo, además de relacionarse de manera positiva con la resistencia general y la adecuación relativa (Tabla 9). No obstante la única correlación genética significativa es la de la adecuación relativa con la densidad de tricomas foliares (Tabla 10).

Tabla 9. Correlación fenotípica entre el daño foliar relativo, la densidad de tricomas foliares y la adecuación relativa, en plantas de *Datura stramonium* del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica. Los valores en negritas indican una  $P < 0.05$ .

Variable X <sub>1</sub>	Variable X <sub>2</sub>	Coefficiente de correlación	No. de individuos	P
Adecuación relativa (w <sub>i</sub> )	Densidad de tricomas foliares	0.4597	160	<b>0.0000</b>
Daño foliar relativo	Densidad de tricomas foliares	-0.1730	160	<b>0.0287</b>
Resistencia general	Densidad de tricomas foliares	0.1742	160	<b>0.0276</b>
Adecuación relativa (w <sub>i</sub> )	Daño foliar relativo	-0.1252	160	0.1146

Tabla 10. Correlación genotípica entre el daño foliar relativo, la densidad de tricomas foliares y la adecuación relativa, en plantas de *Datura stramonium* del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica. Los valores en negritas indican una  $P < 0.05$ .

Variable X <sub>1</sub>	Variable X <sub>2</sub>	Coefficiente de correlación	No. de genotipos	P
Adecuación relativa (w <sub>i</sub> )	Densidad de tricomas foliares	0.534	40	<b>&lt;0.001</b>
Daño foliar relativo	Densidad de tricomas foliares	-0.212	40	0.187
Adecuación relativa (w <sub>i</sub> )	Daño foliar relativo	-0.123	40	0.448

#### 6.4 ANÁLISIS DE SELECCIÓN NATURAL

Se detectó selección direccional positiva sobre un componente de la resistencia (densidad de tricomas foliares) (Figura 20); sin embargo no se encontró selección direccional sobre la resistencia general. Tampoco se detectó selección no lineal (curvilínea) para ninguno de los caracteres de resistencia (resistencia general y densidad de tricomas foliares) (Tabla 11). El análisis de selección para la tolerancia no se presenta, ya que no resultó significativo.

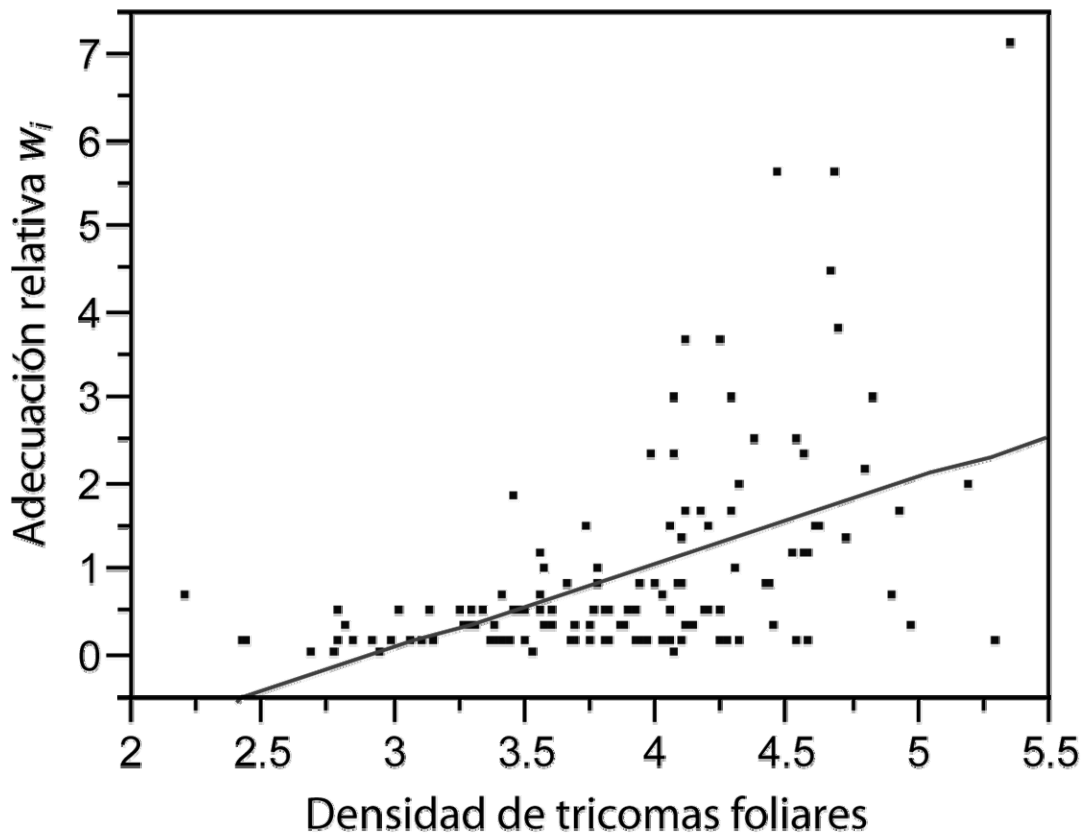


Figura 20. Selección direccional sobre la densidad tricomas foliares de *Datura stramonium* en la población de Ticumán, Morelos. Relación entre densidad de tricomas foliares (escala logarítmica) y la adecuación relativa en presencia de herbívoros  $P < .001$

Tabla 11. Regresión múltiple de la adecuación relativa como función de la resistencia general y la densidad de tricomas foliares de *Datura stramonium* en la población de Ticumán, Morelos. El análisis se realizó con las plantas del grupo control y las expuestas al herbivorismo sin réplica. Se presenta el ANOVA de la regresión. El coeficiente  $\beta_1$  indica el gradiente de selección direccional; el coeficiente  $\gamma$  indica el gradiente de selección disruptiva o estabilizadora, los valores en negritas indican una  $P < 0.05$ .

Caracter	$\beta_1$	<i>t</i>	<i>P</i>	Anova del modelo de regresión múltiple lineal	$\gamma$	<i>t</i>	<i>P</i>	Anova del modelo de regresión múltiple cuadrática
Resistencia general	0.536 (0.784)	0.68	0.497	F = 22.99 <i>P</i> = <0.0001 R <sup>2</sup> = 0.22	0.012 (0.037)	0.33	0.74	F = 12.05 <i>P</i> = <0.0001 R <sup>2</sup> = 0.23
Densidad de tricomas foliares	0.512 (0.784)	6.54	<b>&lt;0.0001</b>		-0.059 (0.040)	-1.46	0.146	

## 6.5 ANÁLISIS DE COSTOS

El análisis de costos para los caracteres de resistencia se realizó en el grupo que se aplicó el insecticida (ausencia de herbívoros). No se detectaron costos significativos tanto para la resistencia general, como para la densidad de tricomas foliares, la relación entre la resistencia general y la adecuación no es significativa (Tabla 12). Sin embargo, la relación entre la densidad de tricomas y la adecuación de las plantas con insecticida es significativa y positiva, sugiriendo que los tricomas tienen un efecto positivo sobre la adecuación aún en ausencia de herbívoros (Tabla 13 y Figura 21).

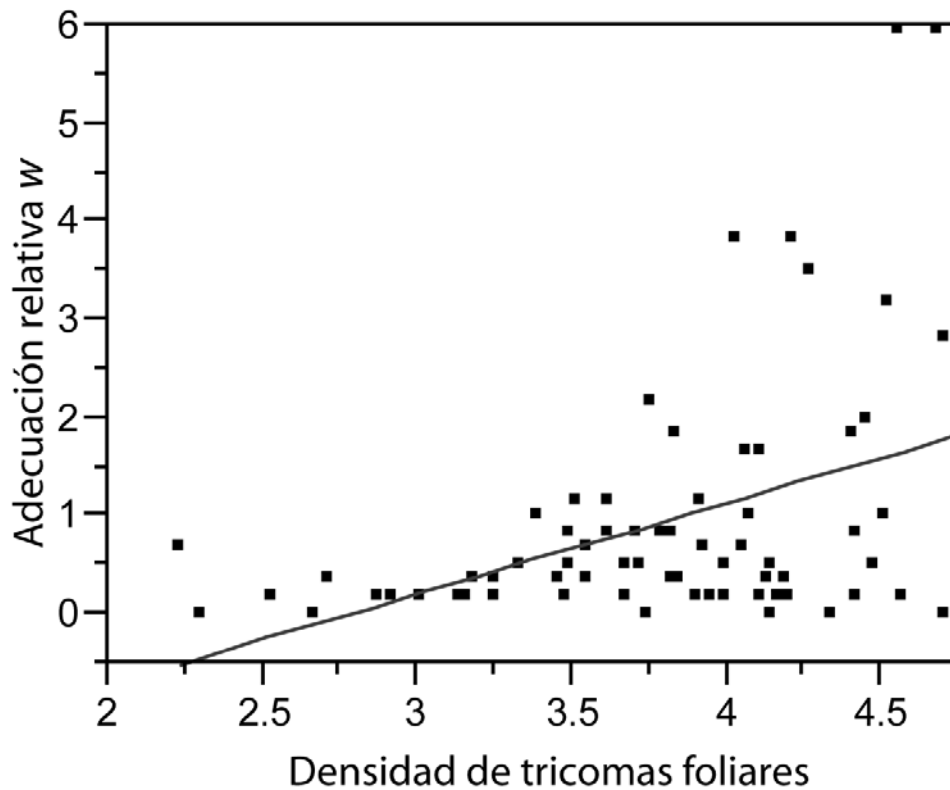


Figura 21. Ausencia de costos para la densidad de tricomas foliares de *Datura stramonium* en la población de Ticumán, Morelos. Relación entre la densidad de tricomas foliares (escala logarítmica) y la adecuación relativa en ausencia de herbívoros  $P < .001$

Tabla 12. ANOVA de la regresión lineal entre la resistencia general, la densidad de tricomas foliares (variables independientes) y la adecuación relativa ( $w$ ) (variable dependiente) en las plantas *Datura stramonium* con insecticida en la población de Ticumán, Morelos. Los valores en negritas indican una  $P < 0.05$ .

Fuente de variación	GL	Resistencia general		Densidad de tricomas foliares	
		$F$	$P$	$F$	$P$
Modelo	1	0.028	0.865	14.554	<b>&lt;0.001</b>
Error	66				
Tota	67				

## 6.6 CORRELACIÓN GENÉTICA ENTRE LA RESISTENCIA Y LA TOLERANCIA

La correlación entre los promedios familiares de los dos caracteres de resistencia estimados (densidad de tricomas y resistencia general) con la tolerancia; aunque negativa, no resultó significativa. La correlación entre la resistencia general y la densidad de tricomas tampoco fue significativa, aunque se dio en el sentido opuesto (Tabla 15).

Tabla 13. Correlación genética entre la tolerancia, la resistencia general, y la densidad de tricomas foliares en plantas de *Datura stramonium* en la población de Ticumán, Morelos.

<b>Variable 1</b>	<b>Variable 2</b>	<b>Correlación</b>	<b>No. de genotipos</b>	<b>P</b>
Densidad de tricomas foliares	Tolerancia	-0.1477	40	0.3632
Resistencia general	Tolerancia	-0.0241	40	0.8827
Resistencia general	Densidad de tricomas foliares	0.2134	40	0.1862

## VII. DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

El objetivo principal de esta investigación fue probar la existencia de una correlación genética negativa, entre la resistencia y/o un componente de ésta (densidad de tricomas) y la tolerancia a los herbívoros en *Datura stramonium*, en la población de Ticumán, Morelos, además de evaluar si el patrón de selección exhibido en esta población, favorecería el mantenimiento de la resistencia ó la tolerancia, pero no de ambas en la población de estudio.

Los resultados no apoyan la hipótesis del *trade-off* (Fineblum & Rahuser, 1995; Mauricio *et al.*, 1997) entre las estrategias defensivas (resistencia y tolerancia) en *Datura stramonium*. No se detectó una correlación significativa entre la resistencia general y la tolerancia, los tricomas foliares tampoco se correlacionaron de manera significativa con ésta. Se ha sugerido que el empleo de caracteres específicos como estimadores de resistencia, pudiera permitir la detección de un *trade-off*, aún cuando no se detectase una correlación significativa entre la resistencia general (inverso del daño) y la tolerancia (Leimu & Koricheva, 2006). Se sabe que *Datura stramonium* posee además de tricomas foliares, alcaloides derivados del tropano como caracteres específicos de resistencia (Shonle & Bergelson, 2000), y debido a que la relación de este último carácter y la tolerancia no ha sido evaluada, no debiera descartarse la detección de un compromiso entre la tolerancia y los tropano-alcaloides.

Los resultados de esta investigación apoyan la idea de que los tricomas foliares son un componente de la resistencia (Mauricio *et al.*, 1997; Elle *et al.*, 1999, Valverde *et al.*, 2001; Sánchez-Peña, 2006), tienen un efecto positivo sobre la adecuación relativa, ya que disminuyen el impacto de los herbívoros; esta relación se mantiene a nivel fenotípico y genotípico. Se detectó selección direccional positiva sobre la densidad de tricomas foliares, además de varianza genética y heredabilidad significativa para ambos caracteres de resistencia (resistencia general y densidad de tricomas foliares), por lo cual no hay una restricción para la evolución de la resistencia en esta población; sin embargo, no se detectó selección sobre la resistencia general. Una razón que puede explicar la ausencia de selección sobre la resistencia general, a pesar de detectarse selección sobre la densidad de tricomas foliares, es que en el caso de que la defensa sea constitutiva (no inducción), los caracteres específicos de resistencia no dependen de la cantidad de daño foliar para su

expresión y su efecto sobre la adecuación puede ser medido. Por el contrario, la estimación de la resistencia general sí depende de la cantidad de daño foliar experimentado, y si los niveles de daño son bajos es posible que no se detecte un efecto significativo de éste sobre la adecuación.

Otra razón que puede explicar el patrón de selección observado, es que la densidad de tricomas foliares estuviera correlacionada con otros caracteres que fueran objeto de la selección (Björkman & Anderson, 1990; Roy *et al.*, 1999); esta última consideración es importante puesto que el efecto de los tricomas foliares sobre la adecuación relativa es positivo, y ésta relación es significativa aún en ausencia de herbívoros/daño foliar (grupo que recibió la aplicación del insecticida), lo que sugiere que la densidad de tricomas foliares podría amortiguar a la planta de otro estrés ambiental (p.j. pérdida de agua). Existe evidencia empírica que demuestra que los tricomas además de constituir una barrera mecánica para los herbívoros (Baur *et al.*, 1991), y de ser un agente tóxico para estos (i.e., tricomas glandulares; Levine, 1973; Buta *et al.*, 1993), pueden reducir la absorción de radiación y disminuir la cantidad de calor sobre la superficie de la hoja (Ehleringer *et al.*, 1976; Vogelmann, 1993), reduciendo la pérdida de agua por evapotranspiración. Aunque la posibilidad de que los tricomas foliares tengan otra función además de la defensiva no se descarta, los resultados de esta investigación son consistentes con la idea de que los tricomas disminuyen el daño foliar, y están correlacionados positivamente con la resistencia general, aún cuando la defensa no sea la función primaria (i.e., es una exadaptación; Gould & Vrba, 1982).

El hecho de que los tricomas foliares tengan un efecto positivo sobre adecuación relativa en ausencia de herbívoros, sugiere también que los tricomas no implican un costo para la planta, ya que en ausencia del agente selectivo (herbívoros), los beneficios de la resistencia y los caracteres asociados a ésta no serían expresados al existir costos (Simms & Rausher, 1987). Además, los resultados sugieren que los herbívoros no inducen la producción de tricomas foliares. La inducción en la defensa ha sido utilizada como evidencia de que los caracteres asociados a ésta son costosos, debido a que la planta tiene que desviar recursos del crecimiento y/o reproducción hacia el incremento de los caracteres defensivos, una vez que sucede el daño (Coley *et al.*, 1985; Herms & Mattson, 1992). El presente estudio aporta evidencia que apoya la idea de que la defensa en *Datura*

*stramonium* es constitutiva (Shonle & Bergelson, 2000) y que la producción de tricomas no implica un costo para la planta, o al menos bajo los niveles de daño registrados en esta población no es posible la detección de éste. Estudios anteriores indican que bajos porcentajes de área foliar removida para inducir la defensa, no permiten la detección de ningún costo (Brown, 1988; Karban, 1993).

En el presente estudio los niveles de daño registrados se encuentran entre el 0.3% y el 33% por individuo, y entre el 0.04 y el 32% por hoja, niveles inferiores a lo reportado anteriormente para la misma especie (Valverde *et al.*, 2001). Es posible que bajo niveles de daño mayores, se detecten costos para la producción de tricomas foliares. En el presente trabajo no se detectó varianza genética significativa para la tolerancia, en oposición a lo reportado anteriormente para la misma población por Fornoni *et al.* (2003). Una posibilidad es que al existir selección en el pasado sobre este carácter defensivo, ésta hubiera fijado la tolerancia y erosionado la varianza genética; sin embargo esta explicación es poco probable, pues las condiciones ambientales puede limitar la expresión de la varianza genética en la tolerancia (Fornoni *et al.*, 2004a; Wise & Abrahanson, 2007).

Los factores abióticos pueden alterar la expresión de la tolerancia (Alward & Joern, 1993; Brook & Eran, 1992; Frazee & Marquis, 1994; Gertz & Bach, 1995; Hochwender *et al.*, 2000; Jacobs & Jonson, 1996; Nowatzki & Weiss, 1997; Oesterheld & McNaughton, 1991), por ejemplo, las plantas de *Brassica napus* que crecieron en el campo en condiciones de estrés hídrico, aunque tuvieron una menor adecuación en general, presentaron mayor tolerancia al herbivorismo que aquellas que no sufrieron estrés hídrico (Nowatzki & Weiss, 1997); en *Asclepias syriaca*, la variación en la habilidad de tolerar el daño fue mayor en condiciones altas de nutrientes (Hochwender *et al.*, 2000). Las condiciones bióticas también pueden alterar la expresión de la tolerancia, en Ticumán la detección de varianza genética ocurrió cuando el daño promedio alcanzó valores de  $21.65 \pm 0.07$  (media  $\pm$  desviación estándar) (ver Fornoni *et al.*, 2003). En poblaciones naturales de *Datura stramonium* se han reportado niveles de entre el 10 y 50% de daño foliar por hoja, también se ha reportado que es capaz de soportar niveles del 10% de daño foliar sin sufrir una reducción en la adecuación (Fornoni & Núñez-Farfán, 2000). En el presente estudio el 86% de los individuos que recibieron daño foliar, experimentaron menos del 10%, es posible que los bajos niveles de daño observados expliquen la falta de



variación genética para la tolerancia; debido a que el daño foliar no tuvo un efecto significativo sobre la adecuación relativa. Los bajos niveles de daño observados pueden deberse, no solo al efecto de los caracteres de resistencia sobre los herbívoros, si no también a la temporada del año en la que se estableció el experimento, (las temperaturas son mas bajas que en el resto del año), ya que ésta pudiera implicar una disminución en la abundancia de los herbívoros. Este factor podría limitar la expresión de una correlación negativa entre la resistencia y la tolerancia en la población de estudio, ya que existe evidencia empírica que sugiere que la variación espacial (diferentes poblaciones) en los niveles de daño puede alterar dicha correlación. Fornoni *et al.* (2003) realizaron un estudio comparativo entre dos poblaciones naturales de *Datura stramonium* (Ticumán y Sto. Domingo) que diferían en sus niveles promedio de daño por herbívoros, mediante trasplante recíprocos evaluaron la relación entre la resistencia y la tolerancia; para las plantas nativas de Ticumán que crecieron en su propia población, se reportó una correlación negativa entre la resistencia general y la tolerancia; sin embargo, no se detectó dicha correlación para los genotipos procedentes de Tucumán, creciendo en la población de Sto. Domingo; demostrando así, que la correlación entre la resistencia y la tolerancia puede variar dependiendo del ambiente (abundancia de herbívoros). A diferencia de lo encontrado por Fornoni *et al.* (2003), en el presente estudio no se detectó una correlación significativa entre la resistencia y la tolerancia; es posible que la variación temporal dentro de una población tenga un efecto significativo en la expresión de dicha correlación. Debido a que la expresión de la tolerancia y la resistencia (y los costos asociados) puede verse limitada por la cantidad de daño foliar (abundancia de herbívoros), la variabilidad en este factor pudiera ser la razón principal que explique la variación observada en la expresión del *trade-off*, en la población de Ticumán entre años.

La expresión del *trade-off* se basa en que tanto la posesión de la tolerancia completa, como de resistencia, tienen costos significativos en adecuación y que los caracteres involucrados en ambas estrategias implican un costo total más grande, que la posesión de sólo una estrategia. Teóricamente una correlación negativa entre la resistencia y la tolerancia podría verse limitada cuando:

- 1) Los costos de la tolerancia y la resistencia difirieran, ya sea que los costos de la tolerancia fueran muy altos y los de la resistencia muy bajos o viceversa (Fineblum, 1991;

Simms & Triplett, 1994); en el presente trabajo no se detectaron costos para la resistencia, este factor puede influir, limitando la expresión de un *trade off* entre la resistencia y la tolerancia a los herbívoros en *Datura stramonium*. Además la falta de varianza genética para la tolerancia evita la necesidad de estimar los costos de dicha estrategia de defensa, pues al no existir potencial evolutivo, la selección no debiera operar sobre este carácter y no se esperaría un cambio evolutivo en dicha estrategia de defensa.

2) Diferentes estrategias sean seleccionadas por distintas especies de herbívoros (Fritz & Simms, 1992; Thompson, 1994). Los herbívoros generalistas y especialistas pueden crear diferentes presiones de selección (Stowe, 1998; Tiffin, 2000). Esta consideración es importante ya que *Datura stramonium* es consumida por dos herbívoros especialistas y un generalista en poblaciones que se encuentran en el centro de México (Núñez-Farfán, 1991). Núñez-Farfán & Dirzo (1994) estimaron la variación de la resistencia a los herbívoros en dos especies consumidoras de *Datura stramonium*, una especialista (*Epitrix párvla*) y una generalista (*Sphenarium purpurascens*), en una población natural del valle de México, encontraron que el daño producido por la especie generalista y la especialista no se correlacionan de manera significativa, lo cual sugiere que la resistencia al daño producido por cada uno de los consumidores es independiente; no obstante, la posibilidad de que diferentes especies de herbívoros seleccionen diferentes estrategias de defensa, permanece aún inexplorada en la población de estudio.

Se ha indicado de manera teórica que los mecanismos detrás de la expresión del *trade-off* están relacionados con la variación en la adquisición de recursos o con la variación en la asignación de éstos a la defensa. Cuando la variación en asignación de recursos es mayor que la variación en adquisición, se predice una correlación negativa (Houle, 1991; Mole, 1994). Los patrones de asignación dependen principalmente de la frecuencia e intensidad del herbivorismo, así como del momento en el que éste sucede (Basey *et al.*, 1988; Boucher, 1985; Bryant & Julkuentiitto, 1995; Langenheim & Stubblebine, 1983; Schappert & Shore, 1995). En el presente trabajo la mitad de las plantas juveniles establecidas en la parcela experimental (que todavía no llegaban a la etapa reproductiva) sufrieron daño foliar y murieron (los datos de mortalidad no se emplearon para la realización de los análisis). Teóricamente las plantas juveniles, asignan más recursos a la resistencia que las plantas maduras, esta suposición depende del hecho de que las

plantas juveniles tengan una mortalidad más alta. Si la mortalidad juvenil determina la variación en defensa en la fase adulta, ésta (la mortalidad) podría ser un factor que explique la falta de varianza genética en la tolerancia (no amortiguaron el daño).

El patrón de selección observado en esta población debiera reducir la varianza genética y aumentar los niveles de resistencia, llevando a ésta a un pico adaptativo, favoreciendo a aquellos individuos con niveles altos de densidad de tricomas. Al no detectarse varianza genética para la tolerancia no existe potencial evolutivo para ésta, sin embargo, la detección de varianza genética para la tolerancia no se descarta.

Es importante mencionar que aunque la correlación entre la resistencia general y la tolerancia, así como la densidad de tricomas y la tolerancia no resultaron significativas, sí se dieron en el sentido esperado; ambos caracteres de resistencia se correlacionaron de manera negativa con la tolerancia; es posible que el poder estadístico de la prueba no sea lo suficientemente fuerte, y que para un número mayor de genotipos, dicha correlación resulte significativa. Además, los valores empleados para la estimación de la adecuación relativa (número de frutos), tienen un rango más limitado de variación que las semillas, otro indicador usualmente empleado para estimar la adecuación; es posible que empleando a las semillas como estimador de la adecuación, sea posible detectar el *trade-off*.

En conclusión, los resultados de esta investigación no apoyan la hipótesis de un compromiso entre las estrategias de defensa contra los herbívoros (Leimu & Koricheva, 2006), la evidencia indica que la resistencia y la tolerancia podrían evolucionar independientemente. El patrón de selección debiera reducir la varianza genética y aumentar los niveles de resistencia en la población. Los tricomas foliares son un componente de la resistencia, y debido su heredabilidad no presentan restricciones para su evolución, la selección debiera favorecer a aquellos individuos con niveles altos de densidad de tricomas. No se descarta la detección de un *trade-off* entre la resistencia y la tolerancia en Ticumán Morelos, debido a la variabilidad que tiene la expresión de la resistencia y la tolerancia en función de la abundancia de enemigos naturales.

## VIII. LITERATURA CITADA

- Abrahamson, W. G. & Weis, A. E. 1997. Evolutionary Ecology Across Three Trophic Levels: Golenrods, gall-makers and Natural enemies. Monographs in Population Biology No. 29, Princeton University.
- Alward, R. & Joern, A. 1993. Plasticity and overcompensation in grass responses to herbivory. *Oecologia* 95: 358-64.
- Berenbaum, M. R., Zangerl, A. R. & Nitro, J. K. 1986. Constrains on chemical coevolution: wild parsnip and the parsnip webworm. *Evolution* 40: 1215-1228.
- Basey, J., Jenkins, S., Busher P. 1988. Optimal central-place foraging by beavers: tree size selection in relation to defensive chemicals of quaking aspen. *Oecologia* 76:278-82.
- Baur, R., Blinder, S., Benz G. 1991. Nonglandular leaf trichomes as short-term inducible defense of the gray alder, *Alnus incana* (L), against the chrysomelid beetle, *Agelastica Alni* L. *Oecologia* 87: 219-226.
- Björkman, C. & Anderson, D. B. 1990. Trade-off among antiherbivore defences in South american blackberry (*Rubus bogotensis*). *Oecologia* 85: 247-249.
- Brook, K. D., Hearn A. B., Kelly C. F. 1992. Response of cotton, *Gossypium hirsutum* L., to damage by insect pests in Australia; manual simulation of damage. *J. Econ. Entomol.* 85: 1368-77.
- Brown, D. G. 1988. The cost of plant defense: an experimental analysis with inductible proteinase inhibitors in tomato. *Oecologia* 76: 476-470.

- Boucher, D.H. 1985. *The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution*. New York, NY: Oxford Univ. Press.
- Bryant, J. & Julkuentiitto, R. 1995. Ontogenetic development of chemical defense by seedling resin birch: energy-cost of defense production. *J. Chem. Ecol.* 21: 883-96
- Buta, J. G., Lusby, W. R., Neal, J. W., *et al.*, 1993. Sucrose esters from *Nicotianan gossei* active against the greenhouse whitefly *Trialeuroides vaporariorum*. *Phytochemistry* 32: 859-864.
- Cabrales, V. R. 1991. Demografía e historia natural de *Datura stramonium* L. en el Pedregal de San Ángel con algunas implicaciones evolutivas. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Carlquist, S. 1958 Leaf anatomy and ontogeny in *Argyrophium* and *Wilkesia* (Compositae). *Amer. Jour. Bot.* 44: 696-705.
- Chevarud, J. M. 1984. Quantitative genetics and developmental constrains on evolution by selection. *Journal of Theoretical Biology* 110: 155-171.
- Coley, P. D., Bryant, J. P. & Chapin III, F. S. 1985. Resource availability and plant antiherbivory defense. *Science* 230: 895-899.
- Ehleringer, J. R., Björkman, O. & Mooney, H. A. 1976. Leaf pubescence: effects on absorbance and photosynthesis in adesert shrub. *Science* 192: 376-377.
- Ehrlich, P. R. & Raven, P. H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.

- Elle, E., van Dam, N. M. & Hare, J. D. 1999. Cost of glandular trichomes, a “Resistance” character in *Datura wrightii* Reagel (Solanaceae). *Evolution* 53: 22-35.
- Falconer, D. S. & MacKay, T. F. C. 1995. Introduction to quantitative genetics. 4th ed. Longman, London.
- Fineblum, W. L. 1991. Genetic constraints on the evolution of resistance to host plant enemies. Doctoral dissertation, Duke University, Durham, NC.
- Fineblum W. L. & Rausher, M. D. 1995 Trade off between Resistance and tolerance to herbivore damage in a morning glory. *Nature* 377: 517-520.
- Fornoni, J. & Núñez-Farfán, J. 2000. Evolutionary Ecology of *Datura stramonium*: Genetic Variation and Costs for Tolerance to Defoliation. *Evolution* 54: 789-97.
- Fornoni, J., Valverde, P. L. & Núñez-Farfán, J. 2003. Quantitative genetics of plant tolerance and resistance against natural enemies in two natural populations of *Datura stramonium*. *Evol Ecol Res.* 5: 1049-1065.
- Fornoni, J., Núñez-Farfán, J., Valverde, P. L. & Rausher, M. D. 2004a. Evolution of mixed strategies of plant defense allocation against natural enemies. *Evolution* 58: 1685-1695.
- Fornoni, J., Valverde, P. L. & Núñez-Farfán, J. 2004b. Population variation in the cost and benefit of tolerance and resistance against herbivory in *Datura stramonium*. *Evolution* 58: 1696-1704.
- Frazer J. & Marquis, R. 1994. Environmental contributions to floral trait variation in *Chamaecrita-fasciculata* (Fabaceae, Caesalpionidae) *Am, J. Bot.* 81: 206-15.

- Fritz, R. S. & Simms, E. L. 1992. Plant resistance to herbivores: ecology, evolution, and genetics. Univ. of Chicago Press, Chicago, IL.
- Gertz A. K. & Bach, C. D. 1995. Effects of light and nutrients on tomato plant compensation for herbivory by *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae). *T. Lakes Entomol.* 27 : 217-22.
- Gómez, J. M. & Zamora, R. 2000. Spatial variation in selection. *Am. Nat* 155: 657-668
- Gould S. J. & Vrba E. S. 1982. Exaptation-a missing term in the science of form. *Paleobiology.* 8(1) 4-15.
- Gual, M. 1998. La familia Tiliaceade Juss. En el estado de Guerrero. Tesis Maestría Facultad de Ciencias UNAM, México, D.F.
- Hardin, J. 1990. Variation patterns and recognition of varieties of *Tila americana* s.l. *Systematic Botany* 15: 33-48.
- Hare, J. D., Elle, E., van Dam N. M. 2003. Costs of Glandular Trichomes in *Datura wrightii* : A Three-Year Study. *Evolution:* 793-805.
- Hare, J. D. & Elle, E. 2001. Geographic variation in the frequencies of trichome phenotypes of *Datura wrightii* and correlation with annual water deficit. *Madroño* 48: 33-37.
- Harms, D. A. & Mattson, W. J. 1992 The dilemma of plant: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.
- Hochwender C., Marquis R., Stowe K. 2000. The potential for and constraints on the evolution of compensatory ability in *Asclepias syriaca*. *Oecologia* 122: 361-70.

- Houle, D. 1991. Genetic covariances of fitness correlates: what genetic correlations are made of and why it matters. *Evolution* 45: 630-648.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 2002. Anuario Estadístico del Estado de Morelos.
- Jacobs K. A. & Jonson, G. R. 1996. Ornamental cherry tolerance of flooding and phytophthora root rot. *Hort Science* 31: 988-91.
- Janzen, D. H. 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a costa rican deciduous forest. *Ecology* 68: 929-952.
- Jaremo, J., Nilsson P. 1999. Flee or flight uncertainty: plant strategies in relation to anticipated damage. *Ecol. Lett.* In press.
- Karaban R. 1993. Costs and benefits of induced resistance and plant density for a native shrub, *Gossypium thurberi*. *Ecology* 74: 9-19.
- Koskela, T.S., Puustinen, S., Salonen, V. & Mutikainen, P. 2002. Resistance and tolerance in host- holoparasitic plant interaction: genetic variation and costs. *Evolution* 56: 899-908.
- Lande, R.& Arnold, S. J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37:1210-1226.
- Langenheim J. & Stubblebine, W. 1983 Variation in leaf resin composition between parent tree and progeny in *Hymenaea*: implication for herbivory in the humi tropics. *Biochem. Syst. Ecol.* 11: 97 -106.



- Leimu, R. & Koricheva, J. 2006. A meta-analysis of trade-offs between plant tolerance and resistance to herbivores: combining the evidence from ecological and agricultural studies. *Oikos* 112: 1-9.
- Lemus, A. L. 1995. Biología de *Sphenarium purpurascens*. Charp. (Orthoptera: Acrididae) y patogenicidad de *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. en laboratorio. Tesis de Licenciatura. U.A.CH. Chapingo, México.
- Levine, D. A., 1973. The role of trichomes in plant defense. *Quart. Rev. Biol.* 48: 3-15.
- Marquis, R. J., 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 53-539.
- Mauricio, R. Rausher, M. D. & Burdick, D. S. 1997. Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology* 78: 1301-1311.
- Mole, S. 1994. Trade-offs and constraints in plant-herbivore defense theory: a life-history perspective. – *Oikos* 71: 3-12.
- Morrow P. S. & La Marche, V. C. 1978. Tree ring evidence for chronic insect suppression of productivity in supalpine Eucalyptus. *Science* 201: 1244-1246.
- Nowatzki T. & Weiss, M. 1997. Effects of simulated and flea beetle injury to dotyledons on growth of drought-stressed oilseed rape, *Brassica napus* L. *Can. J. Plant Sci.* 77: 475-81.
- Nuismer, S. L., Thompson, J. N. & Gomulkiewicz, R. 1999. Gene flow and geographically structured coevolution.. *Proc.. R. Soc. Lond. B.* 266: 605-609.
- Núñez- Farfán, J. 1991. Biología evolutiva de *Datura stramonium* L. en el Centro de México: selección natural de la resistencia a los herbívoros, sistema de

cruzamiento y variación genética intra e inter-poblacional. Tesis Doctoral, Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

Núñez-Farfán, J. & Dirzo, R. 1994. Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in Central México: natural selection for resistance to herbivorous insects. *Evolution* 48: 423-436.

Oosterheld M. & McNaughton S. J. 1991. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85:305-13.

Rausher, M.D. 1992b. The measurement of selection on quantitative traits: biases due to environmental covariances between traits and fitness. *Evolution* 46: 616-626.

Rausher, M. D. 2001. Co-evolution and plant resistance to natural enemies. *Nature* 411:857-864.

Rosenthal, J. P. & P.M. Kotanen. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 145-148.

Roy B. & Kirchner J. 2000. Evolutionary dynamics of pathogen resistance and tolerance. *Evolution*. 54: 51-63.

Roy, B. A., Stanton, M. L. & Epplely, S. M. 1999. Effects of environmental stress on leaf hair density and consequences for selection. *J. Evol.* 12: 1089-1103.

Seger, J. 1992. Evolution of exploiter-victim relationships in Natural enemies: The Population Biology of Predators, Parasites and Diseases. Oxford: Blackwell Scientific Pubs. 3-25.

- Sánchez-Peña, P., Oyama, K., Núñez-Farfán, J., Fornoni, J., Hernández-Verdugo, S., Márquez-Guzmán, J. & Garzón-Tiznado J. A. 2006. Sources of resistance to whitefly (*Bemisia spp.*) in wild populations of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* (Dunal) spooner G. J. Anderson et R.K. Jansen in Northwestern Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 53: 711-719.
- Schappert, P. & Shore J. 1995. Cyanogenesis in *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae) 1. Phenotypic distribution and genetic variation for cyanogenesis on Jamaica. *Heredity* 74: 392-404.
- Shonle, I. & Bergelson, J. 2000. Evolutionary ecology of the tropane alkaloids of *Datura stramonium* L. (Solanaceae). *Evolution* 54: 778-788.
- Simms. E. L. & Rausher, M. D. 1987. Costs and benefits of plant resistance to herbivory. *Am. Nat.* 130: 570-581
- Simms. E. L. & Rausher, M. D. 1989. The evolution of resistance to herbivory in *Ipomoea purpurea*. II. Natural selection by insects and costs of resistance. *Evolution* 43: 573-585.
- Simms, E. L. & Triplett, J. 1994. Costs and benefits of plant responses to disease. *Evolution* 48: 1973-1985.
- Sokal, R.R & Rolf, F. J. 1995. *Biometry*. Third ed. W. H. Freeman and Company, New York.
- Stowe K. A., Marquis R. J., Hochwender C. G., & Simms, E. L. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 565-595.

- Stowe, K. A. 1998. Experimental evolution of resistance in *Brassica rapa*: correlated response of tolerance in lines selected for glucosinolate content. *Evolution*, 52: 703-712.
- Strauss, S. Y. & Agrawal, A. A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol. Evol.* 14: 179-185.
- Strauss, S. Y., Rudger, Lau, J.A. & Irwin, R. E. 2002. Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends Ecol. Evol.* 17:278-285.
- Strauss S. Y., Watson, W. & Allen, M. T. 2003. Predictores of male and female tolerance to insect herbivory in *Raphanus raphanistrum*. *Ecology*. 84: 2074-2082.
- Stinchcombe, J. R. & Rausher, M. D. 2001. Diffuse selection on resistance to deer herbivory in the ivy leaf morning glory, *Ipomoea hederacea*. *Am. Nat.* 158: 376-388.
- Stinchcombe, J. R. & Rausher, M. D. 2002. The evolution of tolerance to deer herbivory: modifications caused by the abundance of insect herbivores. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 269: 1241-1246.
- Thompson, J.N. 1994. *The coevolutionary Process*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Tiffin P. 2000. Are tolerance, avoidance and antibiosis evolutionary and ecologically equivalent responses to herbivores? *The American Naturalist* 155: 128-138.
- Tiffin, P. & Rausher, M. D. 1999. Genetic Constrains and selection acting on tolerance to herbivory in the common morning glory *Ipomoea purpurea*. *The American Naturalist* 154: 700-716.
- Tilman, D. 1990. Constrains and trade-offs toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58: 3-15.

- Underwood, N. & Rausher, M. D. 2000. The effects of host-plant genotype on herbivory in the common morning glory *Ipomoea purpurea*. *Ecology* 81: 1565-1576.
- Valverde, P. L., Fornoni, J. & Núñez-Farfán J. 2001. Defensive role of leaf trichome in resistance to herbivorous in *Datura stramonium*. *J. Evol. Biol.* 14: 424-432.
- van Dam, N. M., Hare, J. D. & Elle, E. 1999. Inheritance and distribution of trichome phenotypes in *Datura wrightii*. *J. Hered.* 90: 220-27.
- van der Meijden, Wijn, E. H. & Verkaar, J. 1988. Defence and regrowth: alternative plant strategies in the struggle against herbivores *Oikos* 51: 355- 363.
- Vogelmann, T. C. 1993. Plant-tissue optics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44, 231-251.
- Weaver, S. E. & Warwick, S. I. 1984. The biology of Canadian Weeds. 64. *Datura stramonium* L. *Can. J. Plant Sci.* 64: 979-991.
- Wise, M. J. & Abrahamson, W. G. 2007. Effects of resource availability on tolerance of herbivory: a review and assessment of three opposing models. *American Naturalist* 169: 443-454.