



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

**“Selección natural impuesta por insectos folívoros y  
depredadores de semillas en *Datura stramonium* L.”**

**T E S I S**

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

P R E S E N T A

**CRUZ RODRÍGUEZ LAURA LORENA**

Tutor principal: Dr. Juan Núñez-Farfán

**MÉXICO, D. F.**

**2009**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

## ***Agradecimientos***

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM y a la Universidad Nacional Autónoma de México. Esta tesis se realizó con apoyo de la beca de maestría otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT). La investigación de esta tesis fue apoyada con fondos de los proyectos **PAPIIT IN226305-3**; y **CONACyT 42031-A** (Evolución de la endogamia en *Datura stramonium*), **CONACyT 81490** (Evolución de la defensa en plantas contra sus enemigos naturales).

Agradezco especialmente al Dr. Juan Núñez-Farfán por permitirme formar parte de su grupo de trabajo, por su gran ayuda, amistad y confianza, y por todas las facilidades otorgadas para la realización de esta tesis. Agradezco a los miembros del Comité Tutoral, los Drs. Cesar A. Domínguez, y Mauricio Quesada, por el seguimiento a mi trabajo de investigación. Y a los Drs. Ken Oyama y Juan Fornoni por contribuir con sus comentarios a mejorar este manuscrito.

Durante el trabajo de campo y la escritura de esta tesis mis compañeros del laboratorio de Genética Ecológica y Evolución: Armando López, Rafael Bello, Jesús Vargas, Elsa, Sandra Cuartas, Dr. Lalo Morales, Lilo, Vania, Pili, Mariana, Memo, Jorge, Iván y Rosalinda me dieron su valiosa ayuda, gracias a todos por su apoyo. Agradezco a Etzel, Lupita, Diego, Jonathan y muy especialmente, a Paula Sosenski, Jessica y María Clara por acompañarme a lo largo de mi estancia en el Instituto de Ecología.

Quiero agradecer a Jorge Martínez y Joshua por ser tan pacientes, por soportar mis ausencias-presencias y por su apoyo incondicional en todas y en cada una de las cosas que emprendo. ¡Los quiero a los dos!

Reconozco especialmente la ayuda de todos los miembros de mi familia. En primer lugar, porque sin su ayuda la obtención de los datos no hubiera sido posible. Y en segundo, por su apoyo en las cosas de la casa y con mi hijo. Gracias Marisol y Salvador, Gela y Emilio, Irma y Rodrigo, Nadia, Adriana y Carlitos, a mis padres Vicenta y Rodrigo†.

Un agradecimiento especial a mis suegros Lourdes y Jorge, y mi cuñada Lupita, a mis cuñados y sus esposas, Gustavo y Pamela, Cesar y Angie. Además a Ricardo y Fabiola, Betortitas, Juan y Ricardo Medina†, Mauricio Rodríguez, a mis abuelos Francisca, Lorenza y Benito, Valentín y Mary, Raquel y Chava†, y a toda la familia que se me olvida....gracias.

A mis amigas desde Iztacala, Susana Frías, Flor Aguilar, Verónica Coria y Karla Arzáte y otros amigos como Armando Hernández, Iván Soria, Alberto y Adrián.

# ÍNDICE

---

	Pág.
<b>1. RESUMEN</b>	1
<b>2. INTRODUCCIÓN</b>	2
2.1 RESISTENCIA A HERBÍVOROS	4
2.2 TOLERANCIA A HERBÍVOROS	5
<b>3. OBJETIVO</b>	6
<b>4. SISTEMA DE ESTUDIO</b>	6
<b>5. MÉTODOS</b>	8
5.1 SITIO DE ESTUDIO	8
5.2 EXPERIMENTO DE CAMPO	9
5.3 COLECTA DE SEMILLAS Y GERMINACIÓN	9
5.4 DISEÑO	9
5.5 RESISTENCIA	10
5.6 TOLERANCIA	10
5.7 ADECUACIÓN	10
5.8 CRECIMIENTO	11
5.9 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	12
5.9.1 ANÁLISIS DE VARIANZA MULTIVARIADOS (MANOVA)	12
5.9.2 ANÁLISIS DE VARIANZA PARA CARACTERES VEGETATIVOS Y REPRODUCTIVOS (ANOVA)	12
5.9.3 ANÁLISIS DE COVARIANZA DE LA RESISTENCIA A LOS INSECTOS FOLÍVOROS (ANCOVA)	12
5.9.4 SELECCIÓN NATURAL	13
5.9.5 ESTIMACIÓN DE LOS COSTOS DE LA TOLERANCIA A LOS HERBÍVOROS	15
5.9.6 REGRESIÓN LOGÍSTICA Y ANÁLISIS DE VARIANZA PARA EL DEPREDADOR DE SEMILLAS	15
5.9.7 “TRADE-OFF” ENTRE RESISTENCIA Y TOLERANCIA	16
<b>6. RESULTADOS</b>	17
6.1 VARIACIÓN FENOTÍPICA EN CARACTERES VEGETATIVOS Y REPRODUCTIVOS DE <i>D. STRAMONIUM</i>	17
6.2 DAÑO POR HERBÍVOROS	21
6.2.1 FOLÍVOROS	21
6.2.2 DEPREDADOR DE SEMILLAS	23
6.3 SELECCIÓN NATURAL	26
6.4 TOLERANCIA	30
6.5 COSTOS DE LA TOLERANCIA	32
6.6 “TRADE OFFS”	33
<b>7. DISCUSIÓN</b>	34
<b>8. LITERATURA CITADA</b>	38

---

## 1. RESUMEN

Las plantas han evolucionado estrategias defensivas que les permiten reducir el daño ocasionado por los insectos herbívoros. La resistencia y la tolerancia son los mecanismos defensivos de las plantas que les confieren la habilidad de reducir o atenuar el efecto negativo de los herbívoros sobre el éxito reproductivo o la adecuación. Para que la evolución de ambas estrategias de defensa suceda, es necesario que exista variabilidad fenotípica intra-poblacional, la cual debe tener una base genética, y que el fenotipo más resistente o tolerante prevalezca en la población.

En el presente estudio se analiza la selección simultánea que ejercen dos tipos de insectos herbívoros en la defensa de *Datura stramonium*, un depredador de semillas (*Trichobaris soror*) y diferentes folívoros. Asimismo, se analiza la relación entre la resistencia y la tolerancia a los herbívoros.

Plantas de *D. stramonium* pertenecientes 16 familias (30 plantas) de medios hermanos maternos fueron transplantadas a una parcela experimental en un diseño de bloques al azar en la localidad de Teotihuacán. A las plantas que llegaron al final del experimento se les estimó la resistencia a partir del daño foliar ocasionado por los herbívoros folívoros y la infestación por *T. soror*. La tolerancia se estimó para cada familia, como la pendiente de la regresión de la adecuación como función del daño. La adecuación se estimó como el número total de frutos y semillas, y el crecimiento de las plantas se estimó con la estatura, el número de ramificaciones y el diámetro del tallo.

Los resultados muestran amplia variación fenotípica de los caracteres vegetativos y reproductivos, los cuales están influenciados ambiental y genéticamente; por otra parte se encontraron diferencias en la infestación entre las familias por *Trichobaris soror*. Se detectó selección direccional positiva de la resistencia a folívoros y la estatura de las plantas, y selección direccional negativa para reducir la infestación por el depredador de semillas *T. soror*. No se encontraron diferencias en la tolerancia entre familias, aunque sí se detectó la existencia de un costo de la tolerancia. Finalmente, no se detectó la existencia de un “trade-off” o compromiso entre las estrategias defensivas de las plantas.

## 2. INTRODUCCIÓN

Las plantas constituyen para muchos insectos herbívoros además de un recurso alimenticio, zonas de refugio y sitios de oviposición (Southwood 1973). El herbivorismo es el consumo de tejidos vegetales vivos por animales (Crawley 1983) y es la interacción biótica responsable de la evolución de la defensa en las plantas para reducir el daño ocasionado por sus enemigos naturales, herbívoros y patógenos. Cuando la presión por los enemigos naturales es constante y afecta consistentemente la adecuación o el éxito reproductivo de las plantas, se espera que la variación individual en defensa (*sensu lato*) favorezca la evolución de características defensivas que disminuyan o atenúen el daño (Marquis 1992, Karban & Baldwin 1997, Mauricio 2000, Rausher 2001). Para reducir las pérdidas en adecuación ocasionadas por los distintos tipos de herbívoros o patógenos, las plantas poseen dos estrategias defensivas generales: (1) la resistencia se define como las características fenotípicas de los individuos, bajo control genético, que impiden que un individuo reciba menos daño por herbívoros que otros individuos con cualidades distintas (Kennedy & Barbour 1992). La resistencia por *antibiosis* implica una reducción en el desempeño de los herbívoros, producido por los caracteres de resistencia como los alcaloides; (Stinchcombe 2002), y (2) la tolerancia es la capacidad de amortiguar los efectos negativos del daño por herbívoros; es decir, un mecanismo es preventivo y otro es correctivo (Simms & Triplett 1994, Fineblum & Rausher 1995, Rausher 1996, Simms 2000, Fornoni *et al.* 2003b).

A pesar de la existencia de mecanismos defensivos generales y específicos las plantas no son inmunes al efecto negativo que les ocasionan los distintos tipos de herbívoros (Gurevitch & Scheiner 2002, Cariveau *et al.* 2004). El que la defensa de las plantas no sea perfecta se debe a la existencia de *trade-offs* ecológicos (asignación de recursos entre distintas funciones vitales; principio de asignación) y evolutivos (ausencia de variación genética, correlaciones genéticas antagónicas entre estrategias de defensa; Simms & Rausher 1987), para responder a un herbívoro particular o a la comunidad de estos que las atacan (Strauss 1997, Stinchcombe & Rausher 2002). Además, la defensa es vulnerada por la evolución misma de los enemigos naturales (Rausher 1996). Por lo tanto se espera que las plantas evolucionen mecanismos defensivos que respondan a los enemigos naturales que representan una mayor presión

selectiva; es decir, aquellos que afectan más la adecuación (Louda 1982, Louda & Potvin 1995). También es posible que desarrollen un mecanismo defensivo (por ejemplo un metabolito secundario) que actúe de manera general para varias especies de herbívoros (Fenny 1976, Rhoades & Cates 1976, Shonle & Bergelson 2000).

La respuesta defensiva de las plantas hacia varias especies de herbívoros puede constituir una disyuntiva para éstas, si la asignación de los recursos a la defensa es muy grande (costosa) y no funciona igual contra todos sus enemigos (Wright 2003). La razón de estudiar selección simultánea de la defensa hacia dos tipos de herbívoro en el sistema de *Datura stramonium*, surge de la evidencia encontrada en estudios previos, ya que esta planta es atacada por insectos folívoros especialistas y generalistas, y por depredadores de semillas (Cabrales 1991, Núñez-Farfán 1991), por lo tanto, esperamos encontrar evidencia de selección simultánea de la resistencia a los insectos folívoros y el depredador de semillas de *Datura stramonium* (Fig. 1).

Finalmente, la evolución de contra-defensas en los herbívoros, es la principal razón de que la evolución de las adaptaciones anti-herbívoros de defensa no sea perfecta o indefinida (Rausher 1996). Estos cambios desencadenan, como predice la teoría de la coevolución, una “carrera armamentista” de evolución de defensas y contra-defensas (Janzen 1980, Ehrlich & Raven 1964). Este proceso puede conducir a que las interacciones se disuelvan o alcancen un “empate” evolutivo.

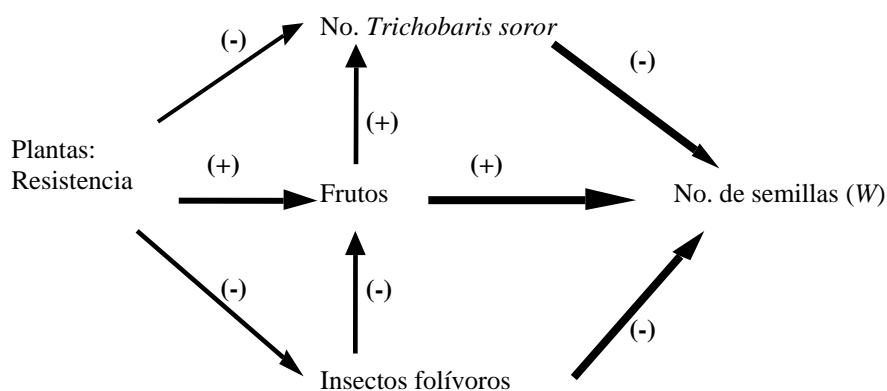


Figura 1. Relaciones hipotéticas de las interacciones entre plantas de *D. stramonium*, los folívoros y el depredador de semillas *T. soror*. Los signos negativos nos indican el tipo de relación, mientras que el grosor de las líneas la intensidad (Randall 2001).

## 2.1 RESISTENCIA A HERBÍVOROS

Las defensas como la resistencia y la tolerancia probablemente evolucionaron por las interacciones antagonistas entre plantas y herbívoros (Núñez-Farfán *et al.* 2007). Es posible que las plantas hayan estado sujetas a una intensa y recurrente selección en tiempo evolutivo para reducir el impacto negativo de los herbívoros y sobreponerse a los ataques (Núñez-Farfán 1995), mejorando la resistencia o reduciendo el efecto negativo de los herbívoros (Thomas & Charles 1991, Marquis 1991, 1992, Núñez-Farfán & Dirzo 1994, Núñez-Farfán 1995, Strauss & Agrawal 1999).

Las defensas pueden ser constitutivas cuando son permanentes en la planta o inducidas cuando solamente se producen en respuesta al ataque por herbívoros (Karban *et al.* 1999). Las plantas pueden poseer más de un tipo de defensa, la cual puede modificarse a lo largo de su ciclo de vida, dependiendo del estado ontogenético en que se encuentren y de otros factores bióticos y abióticos (Coley & Barone 1996).

Muchas características de las plantas que les confieren protección o inmunidad contra los herbívoros se consideran adaptaciones que funcionan como defensa anti-herbívoros para evitar el daño. Entre las características de resistencia más importantes encontramos las defensas físicas como los tricomas y espinas, y químicas como terpenos, alcaloides, glucósidos, fibras de lignina y cristales de sílice que reducen la digestibilidad de los tejidos o incluso actúan como toxinas (Coley & Barone 1996, Mauricio 2001, Strong *et al.* 1984). La eficiencia de estas defensas depende del tipo de herbívoro con quien interactúe cada planta (por ejemplo, no se espera que las espinas impidan el acceso a insectos, pero sí a algunos vertebrados) (Ehrlich & Raven 1964, Feeny 1976, Reader & Southwood 1981, Dirzo 1984, Marquis 1991, 1992, Coley & Barone 1996). Existe además la defensa biótica en la cual las plantas mantienen asociaciones con animales (por ejemplo, hormigas), proporcionando alimento y/o refugio, a cambio de la protección contra otros herbívoros (Janzen 1966, 1969). En el caso de nuestro sistema de estudio *Datura stramonium* posee características de resistencia como tropano alcaloides y tricomas en las hojas para contrarrestar el daño que ocasionan los insectos herbívoros (Harborne 1997, Hartley & Jones 1997, Shonle & Bergelson 2000, Valverde *et al.* 2001).



## 2.2 TOLERANCIA A HERBÍVOROS

La tolerancia es la habilidad de las plantas para reducir el efecto de los herbívoros sobre el éxito reproductivo o componentes de la adecuación (tasa de crecimiento, supervivencia o fecundidad) (Rosenthal & Kotanen 1994, Stowe *et al.* 2000, Lethila 2003, Fornoni *et al.* 2004a). La capacidad para tolerar el daño por herbívoros dependerá de la historia de vida de las plantas, de su arquitectura (distribución de meristemas) o de su historia filogenética (Geber 1990, Rosenthal & Kotanen 1994, Strauss & Agrawal 1999, Stowe *et al.* 2000). La tolerancia ha evolucionado por selección de distintos tipos de herbívoros que existen en las poblaciones naturales, aunque podría no ser un producto “primario” de la selección sino una *exaptación* (Strauss & Agrawal 1999, Fornoni *et al.* 2003a).

La tolerancia, como estrategia defensiva, posee variación genética en las poblaciones naturales y puede evolucionar por selección natural sólo si la variación es heredable y afecta la adecuación de las plantas (Strauss & Agrawal 1999, Simms 2000, Fornoni *et al.* 2003a). Se espera que la evolución ocurra de forma dependiente de las interacción con factores intrínsecos (*i. e.*, asignación de recursos a las diferentes funciones como defensa, crecimiento, reproducción, almacenaje de recursos, etc.) y extrínsecos, como la cantidad de recursos disponibles en el ambiente para las plantas, en particular aquellos que limitan la adecuación (Coley *et al.* 1985; Rosenthal & Kotanen 1994, Fornoni *et al.* 2004a, Wise & Abrahamson 2005). Diferentes estudios en ecología y fisiología han demostrado que la capacidad para tolerar el daño ocasionado por enemigos naturales, depende en ocasiones de otras interacciones bióticas que las plantas mantienen (*v. gr.*, competencia y mutualismo) (Rosenthal & Kotanen 1994, Strauss & Agrawal 1999).

Recientemente se ha considerado a la tolerancia como un sólo rasgo, de la misma forma que a la resistencia (Simms & Rausher 1987, Agrawal 2000, Fornoni *et al.* 2004a y b). En algunos estudios se ha reportado una correlación genética negativa entre la tolerancia y la resistencia lo que impediría la evolución independiente de ambas estrategias; no obstante una revisión de la literatura indica que la evidencia es limitada (Leimu & Koricheva 2006) y sugiere que dicha correlación posiblemente exista entre la tolerancia y caracteres individuales de resistencia. Esto obedece a que la resistencia se ha evaluado de manera general, por lo que incluye diferentes caracteres y algunos de

éstos posiblemente no se correlacionan con la tolerancia (Leimu & Koricheva 2006). También, es importante considerar a los diferentes tipos de herbívoros que atacan a las plantas y para cuál de ellos funciona la resistencia general o un carácter defensivo específico (ver Berenbaum *et al.* 1986, Rausher & Simms 1989).

### **3. OBJETIVO**

El presente estudio tiene por objetivo determinar la existencia de selección simultánea ejercida por depredadores de semillas y folívoros en la defensa de *Datura stramonium*. Asimismo, se pretende determinar la posible existencia de una disyuntiva (*trade-off*) en la población entre las estrategias defensivas de resistencia y tolerancia.

### **4. SISTEMA DE ESTUDIO**

*Datura stramonium* L. (Solanaceae) es una hierba anual ruderal, que se reproduce exclusivamente por semillas (Núñez-Farfán, 1995); está ampliamente distribuida en México, en donde se conoce como “toloache” (Cabrales 1991, Núñez-Farfán 1991, Núñez-Farfán *et al.* 1996).

En algunos trabajos realizados con *Datura*, se ha encontrado que el daño en las hojas producido por insectos herbívoros reduce la adecuación de las plantas, y se ha detectado selección de la resistencia en diversas poblaciones de México (Núñez-Farfán & Dirzo 1994, Valverde *et al.* 2001, 2003, Fornoni *et al.* 2004a). También se ha encontrado que existe variación genética en tolerancia a herbívoros (Fornoni & Núñez-Farfán 2000), y selección contrastante de la tolerancia a los herbívoros en la población de Ticumán, Morelos, donde se favorece ser resistentes y los genotipos tolerantes son seleccionados en contra. Por el contrario, en la población de Santo Domingo, Morelos, la tolerancia es seleccionada positivamente. Esta selección contrastante de las estrategias defensivas son resultado de distintos costos de asignación a cada estrategia y de la disponibilidad de recursos de los hábitats (Fornoni *et al.* 2004b). Finalmente, también se ha detectado selección sobre la concentración de alcaloides, componentes de la resistencia química (Shonle & Bergelson 2000).

En el centro de México *D. stramonium* es consumida por diversas especies de insectos folívoros (*Lema trilineata*, *Epitrix parvula* Coleoptera: Chrysomelidae, *Sphenarium purpurascens* Orthoptera: Pyrgomorphidae, entre los más importantes), y un depredador de semillas (*Trichobaris soror*, Coleoptera: Curculionidae) (Cabrales 1991, Núñez- Farfán 1991). La mayoría de estos insectos pasa su ciclo de vida en las plantas del “toloache”, o al menos un parte de su ciclo de vida, como es en la reproducción y los primeros estadios de vida (Cabrales 1991, Núñez- Farfán 1991). Las características más importantes de cada uno de los insectos que interactúan con *D. stramonium* son las siguientes:

***Lema trilineata*** (Chrysomelidae: Coleoptera) se alimenta exclusivamente de las hojas de *D. stramonium*, tanto en las fases larvales, como el adulto, siendo las larvas las responsables de la mayor parte del daño. Los adultos de este escarabajo se aparean sobre las plantas y las hembras depositan sus huevos en el envés de las hojas. Una vez que emergen las larvas, éstas pasan la mayor parte de su vida sobre las plantas, alimentándose de las hojas. Bajan a suelo solamente a pupar (Garrido 2004).

***Epitrix parvula*** (Chrysomelidae: Coleoptera) solamente se ha observado en estado adulto alimentándose de las hojas de *D. stramonium*, particularmente en las plantas jóvenes (Núñez-Farfán 1991); este insecto produce pequeños orificios en la lámina foliar y se han observado valores elevados de defoliación ocasionados por este coleóptero (Núñez-Farfán & Dirzo 1994, Fornoni *et al.* 2004a).

***Sphenarium purpurascens*** (Orthoptera: Pyrgomorphidae) es un herbívoro generalista y muy abundante en el centro de México; se ha detectado que los individuos adultos de *S. purpurascens* consumen las hojas de *D. stramonium* (Núñez-Farfán & Dirzo 1994).

***Trichobaris soror*** (Coleoptera: Curculionidae). El ciclo de vida completo de este herbívoro transcurre asociado a *Datura stramonium* (Cabrales 1991, Cuda & Horace 1986). El apareamiento ocurre en las hojas de la planta de la que se alimentan; presentan dimorfismo sexual, siendo las hembras de mayor tamaño; éstas depositan sus huevos en el ovario de las flores recientemente polinizadas. Para ello las hembras de *T. soror* primero perforan un agujero en el pericarpio y deposita un sólo huevo en el orificio, aunque puede poner más de un huevecillo por fruto y en la misma planta, pero en

agujeros independientes. Después de la eclosión las larvas se alimentan de las semillas inmaduras y parte del fruto; todos los estadios larvarios suceden dentro del fruto. Usan las heces para construir un capullo y pupar. Las larvas y las pupas pueden ser parasitadas por avispa (Cabrales 1991). En estado adulto permanecen dentro de la cápsula del fruto durante la época de sequía y salen para comenzar un nuevo ciclo de vida en la época de lluvias. Los frutos de *D. stramonium* que presentan daño intenso no abren ya que las heces actúan como cementante; y generalmente albergan un mayor número de *T. soror*. Se ha detectado variación inter-poblacional en los niveles de infestación de los frutos (Borbolla, M. comunicación personal). En el Pedregal de San Ángel, D. F. se encontró que *Trichobaris soror* afecta la producción de semillas en *D. stramonium* (Cabrales 1991), reduciendo la adecuación hasta en un 10% con respecto a plantas sin *Trichobaris*. En el caso de Teotihuacan, el 73% de las plantas se infestaron por *T. soror*, y un fruto infestado tiene en promedio 6.51 ( $\pm 1$  E. E.) individuos (Borbolla, M. comunicación personal).

## 5. MÉTODOS

### 5.1 SITIO DE ESTUDIO

La zona de San Juan Teotihuacan, en el Estado de México, se localiza aproximadamente a 98° 50' de Longitud Oeste y 19° 47' de Latitud Norte (Fig. 1). El clima que predomina en la región es templado semi-seco, con lluvias en verano. La temperatura media anual oscila entre los 15.4° C, el mes más cálido es mayo con una temperatura máxima de 33.1° C (INEGI 1985). La incidencia máxima de lluvia se da en el mes de julio y fluctúa entre los 55.6 y los 100 milímetros en promedio. El período de secas se presenta de noviembre a febrero; la primera helada sucede a fines de octubre y la última en marzo (INEGI 1985).

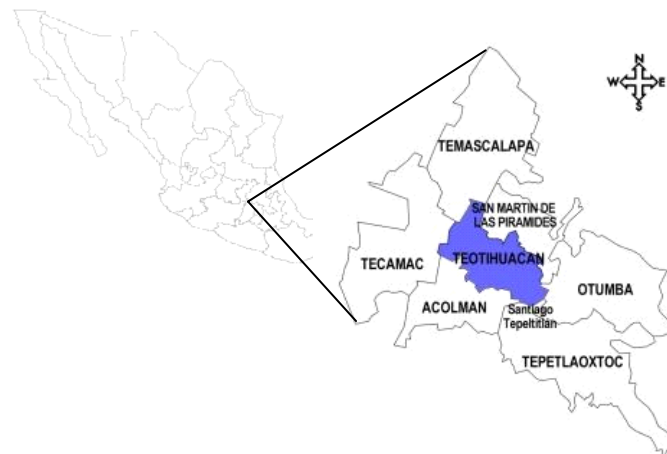


Figura 2. Localización del municipio de San Juan Teotihuacán, Estado de México.

### 5.2 EXPERIMENTO DE CAMPO

La población de *Datura stramonium* de Teotihuacán fue seleccionada para este estudio porque en estudios previos revelaron que presenta niveles intermedios de resistencia a los herbívoros y variación en la densidad de tricomas foliares. Se ha detectado selección natural de la resistencia a los herbívoros (Valverde *et al.* 2001). Además se observó la presencia de todos los insectos herbívoros asociados al sistema de estudio, generalistas y especialistas.

### 5.3 COLECTA DE SEMILLAS Y GERMINACIÓN

En la primavera de 2004 se colectaron semillas de 60 familias maternas en la población de San Juan Teotihuacán. Cada fruto fue colectado de manera individual en una bolsa de papel, por lo que las semillas de cada fruto están relacionadas genéticamente al menos como medios hermanos maternos, (*i. e.*, comparten en promedio 1/2 de la varianza aditiva; Lawrence 1984). En junio 2004, las semillas de 35 familias (frutos) fueron puestas a germinar en el invernadero en almácigos de 30 posiciones (5 semillas por posición), con suelo comercial, y regadas diariamente hasta que las plántulas emergieron. Sólo obtuvimos el número adecuado de plántulas de 16 familias (25 a 30 individuos), a las cuales se les etiquetó con un número de familia e individuo (N = 443 plantas).

### 5.4 DISEÑO EXPERIMENTAL

Las plántulas fueron transplantadas a una parcela experimental en la localidad de Teotihuacán siguiendo un diseño de bloques al azar (Steel & Torrie 1980) para abarcar la heterogeneidad espacial. Las plantas fueron espaciadas a 80 cm entre sí en cada surco. La distancia entre surcos también fue de 80 cm. Las plantas fueron regadas hasta que lograron establecerse; posteriormente se dejaron crecer en condiciones naturales hasta el final de la temporada (Noviembre 2004).

A las plantas que llegaron al término del experimento, se les midió el daño por herbívoros folívoros, la adecuación por frutos y semillas, además de la infestación por *T. soror* en los frutos.

### 5.5 RESISTENCIA

La resistencia de una planta se estimó a partir del daño foliar que ésta recibe, de tal manera que a mayor daño menor resistencia. Aunque los valores de daño podrían no reflejar la resistencia verdadera de un individuo (fenotípica), el conjunto de las plantas hermanas permite obtener un valor promedio de resistencia de la madre (genotípica). La resistencia (*R*) de cada planta se estimó como:

$$R = 1 - \left\{ \frac{1}{n} (\Sigma AD_i / \Sigma AT_i) \right\} \quad (1)$$

donde  $AD_i$  es el área dañada de la hoja  $i$  de un individuo y  $AT_i$  es el área total de esa hoja. Se empleó una muestra de entre 20 y 30 hojas por planta para estimar la proporción promedio de daño de una planta cualquiera. Para medir el área dañada y total de cada hoja se usó un medidor de áreas (WinDIAS- Basic, Delta-T Devices Ltd, Cambridge, UK); la muestra total medida fue de 7, 880 hojas.

La resistencia a los depredadores de semillas se estimó de manera indirecta, considerando que las plantas con menos *Trichobaris* poseen una resistencia mayor; por otra parte, el efecto de los *Trichobaris* sólo es apreciable a través del consumo de semillas y por ello, se empleó la proporción de frutos por planta que fueron infestados por *Trichobaris soror* como otra medida de la resistencia.

#### 5.6 TOLERANCIA

La tolerancia es una medida que se asocia al genotipo, por lo tanto se obtuvo para cada familia de medios hermanos (Simms 2000, Fornoni *et al.* 2003a). La tolerancia se estima como la pendiente de la relación entre el daño y la adecuación (Fineblum & Rausher 1995). Se empleó una regresión lineal simple de la adecuación relativa como función del daño foliar por herbívoros. Se obtuvo una regresión para cada familia de medios hermanos.

#### 5.7 ADECUACIÓN

La adecuación se estimó como el número de semillas y de frutos por cada planta. Al final del experimento, en noviembre del 2004, se colectaron y contabilizaron todos los frutos de las plantas en bolsas individuales; después, por separado, se midieron de cada fruto el largo y el ancho con un vernier digital (Mitutoyo 1.0 mm de precisión) y se contaron las semillas totales, verificando si estaban infestados por *Trichobaris soror*; se determinó el número de escarabajos dentro de cada fruto. Todas las semillas y escarabajos de *T. soror* se colocaron en bolsas individuales y fueron etiquetados.

Las dos medidas de adecuación, el número de frutos y el número de semillas son relevantes porque se espera que los dos tipos de herbívoros afecten la adecuación de forma distinta. Es decir, se espera que los folívoros afecten tanto el número de frutos

como el número de semillas por planta, mientras que no se espera que el depredador de semillas (*T. soror*) afecte el número de frutos, pero sí el número de semillas por fruto (a través del consumo) y por tanto, el número total de semillas por planta.

Debido a que no es posible conocer el número total de semillas en los frutos infestados por *T. soror*, ya que éstos consumen las semillas, se estimó el número de semillas para los frutos infestados empleando un modelo de regresión lineal simple. En este modelo, se obtuvo a partir de una muestra de frutos intactos y no infestados por *T. soror* a los cuales se les midió el la altura y el diámetro (para obtener el volumen) y se les contó el número de semillas:

$$S = a + bv \quad (2)$$

donde  $S$  = el número de semillas totales que debiera contener,  $a$  es una constante,  $b$  es la pendiente, y  $v$  es el volumen del fruto, obtenido mediante la fórmula de un cilindro ( $V = \pi \times r^2 \times h$ ). El modelo de regresión aplicado a estos datos fue:  $S = 15.8899 + 0.00304v$ ;  $N = 1,335$ ,  $R = 0.7$ ,  $P = 0.0001$ ).

## 5.8 CRECIMIENTO

La adecuación es altamente dependiente del vigor vegetativo de la planta (Núñez-Farfán & Dirzo 1994, Valverde *et al.* 2001). Por ello, se empleó la estatura de la planta como un estimador del vigor. Asimismo, en cada planta se tomaron otras variables como el diámetro del tallo y el número de ramificaciones (Fornoni & Núñez-Farfán 2000). La estatura se midió con una regla con 0.5 cm de precisión y el diámetro fue medido con un vernier digital (Mitutoyo, 1.0 mm de precisión).

## 5.9 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

### 5.9.1 ANÁLISIS DE VARIANZA MULTIVARIADO (MANOVA)

Para determinar las posibles diferencias entre familias y los bloques para las variables de estatura, diámetro de los tallos, número de ramificaciones, número de frutos y número de semillas, se llevó a cabo un análisis multivariado de la varianza (MANOVA). Los términos familia y bloque se incluyeron como variables



independientes, mientras que como variables dependientes se incluyeron las variables vegetativas (*i. e.*, altura, diámetro y número de ramificaciones) y las reproductivas o de adecuación (el número de frutos y número de semillas). La detección de diferencias por el MANOVA en los términos familia y bloque indican, respectivamente, la existencia de varianza genética dentro de la población y la existencia de heterogeneidad ambiental espacial (Quinn & Keough 2002).

#### 5.9.2 ANÁLISIS DE VARIANZA PARA CARACTERES VEGETATIVOS Y REPRODUCTIVOS (ANOVA)

La detección de diferencias significativas en un MANOVA nos permite indagar *a posteriori* cuáles de las variables independientes contribuyen a la significancia del modelo multivariado; esto se realizó mediante análisis de varianza (ANOVA) univariados de las características fenotípicas vegetativas y reproductivas de las plantas. Esta técnica estadística es utilizada para analizar la relación funcional entre una variable independiente (*i. e.*, factores) y otra dependiente (Vittinghoff *et al.* 2005, Zar 1999).

#### 5.9.3 ANÁLISIS DE COVARIANZA DE LA RESISTENCIA A LOS INSECTOS FOLÍVOROS (ANCOVA)

Para determinar la existencia de variación genética en la resistencia a insectos folívoros en *D. stramonium*, se llevó a cabo análisis de covarianza (Vittinghoff *et al.* 2005). En el modelo se incluyeron las variables de familia y bloque. Si ambos resultan significativos, sugiere la existencia de varianza genética, controlando la varianza espacial en el ambiente y las diferencias en vigor entre plantas. En el modelo se incluyó la estatura de la planta como covariable.

#### 5.9.4 SELECCIÓN NATURAL

La estimación del modo y magnitud de la selección de la resistencia a los folívoros y depredadores de semillas de *D. stramonium* se realizó de acuerdo con la metodología propuesta por Lande & Arnold (1983). Se realizó un análisis de regresión múltiple de la adecuación relativa individual sobre la resistencia a los folívoros e infestación por *T. soror*. Este método tiene una extensión directa al efecto de la selección sobre la variabilidad genética de la población y no sólo a nivel fenotípico (*i. e.*, selección sobre los “breeding values”; Rausher 1992). La interpretación de los coeficientes de regresión permite determinar cómo afecta la selección a la media y varianza de los caracteres “blanco”, y aproximarse al modo de selección. Los coeficientes lineales se interpretan como selección direccional ( $\beta_i$ ), y los cuadráticos como selección curvilínea (estabilizadora o disruptiva, o correlativa  $\gamma_{ij}$ ):

$$w_i = \mu + \sum_{i=1}^n \beta_i x_i + \varepsilon_i \quad (3)$$

$$w_i = \mu + \sum_{i=1}^n \beta_i + \sum_{i=1}^n \gamma_{ii} x_i^2 + \frac{1}{2} \sum_{i < j}^n \sum_{i < j}^n \gamma_{ij} x_i x_j + \varepsilon_i, \quad (4)$$

donde  $\mu$  es la media poblacional,  $w_i$  es la adecuación individual relativa,  $\beta_i$  es el gradiente de selección (direccional) sobre el carácter  $x_i$ ;  $\gamma_{ii}$  es el gradiente de selección estabilizadora (negativa) o disruptiva (positiva) y  $\gamma_{ij}$  es el gradiente de selección correlativa sobre los caracteres  $x_i$  y  $x_j$ , los gradientes se multiplicaron por dos; (Stinchcombe 2008). En el presente estudio se estimaron los gradientes lineales y cuadráticos de la resistencia a los folívoros ( $x_i$ ) y a *Trichobaris soror* ( $x_j$ ). La adecuación individual (por planta),  $w_i$ , fue relativizado como  $w_i = W_i / \bar{W}$ , donde  $W_i$  es el número total de semillas del individuo  $i$  (o familia) y  $\bar{W}$  es el número promedio de semillas por planta en la población. Debido a que la resistencia se expresa como una proporción, estos valores fueron transformados antes del análisis estadístico como  $\text{Arcoseno} \sqrt{R}$ .

Debido a que *Trichobaris soror* requiere de la formación de frutos para ovipositar, existe una relación positiva entre el número de escarabajos por planta y el número de frutos producidos ( $\text{No. } Trichobaris = 0.323 + 0.186b * \text{No. de frutos}$ ;  $N =$

397,  $R^2 = 0.146$ ,  $P < 0.0001$ ), dando la impresión de que el número de *Trichobaris* al incrementa la adecuación relativa. Por ello para determinar si *T. soror* afecta la adecuación relativa en términos de número de semillas, se emplearon los residuales de la regresión entre el número de *Trichobaris soror* (o su  $Ln$ ) y el número de frutos por planta (o su  $Ln$ ; Figura 2) en el análisis de selección. Esta regresión nos permite comparar una variable de respuesta con otras variables, después de remover el efecto de una tercera variable concomitante (Berthou 2001). Por otra parte, debido a la existencia de una relación estrecha entre el vigor (estatura) de las plantas y la adecuación relativa individual, para determinar el efecto del vigor sobre la adecuación relativa, se empleó esta variable en el análisis de regresión lineal y múltiple.

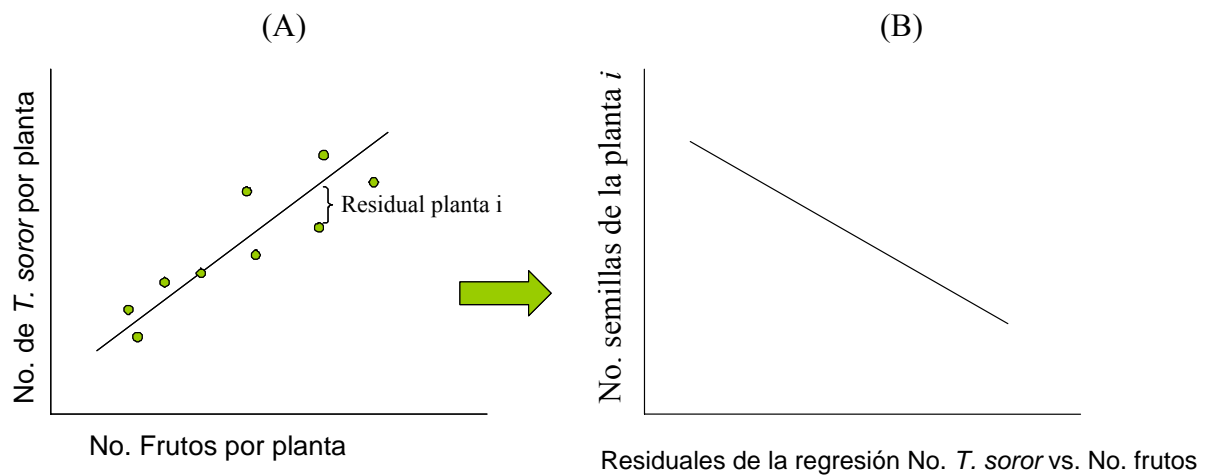


Figura 3. Desviación de una planta individual respecto al modelo de regresión lineal entre el número de frutos vs el número *Trichobaris soror* (A), y su uso para determinar el efecto del depredador de semillas en la adecuación medida como el número de semillas totales por planta Una relación entre los residuales y el número de semillas como la ilustrada en el panel (B) indicaría que las plantas con mayor número de *Trichobaris* de los esperados, de acuerdo al número de frutos, poseen menor adecuación (*i. e.*, selección direccional negativa).

### 5.9.5 ESTIMACIÓN DEL COSTO DE LA TOLERANCIA A LOS HERBÍVOROS

Para determinar la posible existencia de costos asociados a la tolerancia, se empleó el método propuesto por Mauricio *et al.* (1997), donde la ordenada al origen  $\beta_0$  de la regresión entre la adecuación individual  $w_i$  y el daño por herbívoros de cada familia de plantas representa la adecuación de dicho genotipo en *ausencia de daño (o herbívoros)*; es relevante obtener cuál es la relación estadística entre las  $\beta_0$  (ordenadas) y las  $\beta_1$  o pendientes (la estimación de la tolerancia). Una relación negativa entre las pendientes y las ordenadas indica que una tolerancia elevada se alcanza a expensas de una reducción del *fitness* en un ambiente sin herbívoros. No obstante debido a que los estimados de  $\beta_0$  y  $\beta_i$  pueden estar correlacionados, es necesario estimar la covarianza entre ambos eliminando el sesgo en la estimación (método II; Mauricio *et al.* 1997).

### 5.9.6 REGRESIÓN LOGÍSTICA Y ANÁLISIS DE VARIANZA PARA EL DEPREDADOR DE SEMILLAS

Para estimar la presencia de variación genética en la resistencia de las plantas de *D. stramonium* a su insecto depredador de semillas *T. soror*, se llevó a cabo un análisis de regresión logística. El modelo evalúa si  $\beta_1 = 0$ . El modelo completo fue  $g(x) = \beta_0$  (intercepto) +  $\beta_1$  (familias) +  $\beta_2$  (bloque) donde se utilizó el logaritmo natural de la probabilidad de ocurrencia de la infestación o no (*i. e.*,  $g(x) = \ln(u/(1-u))$ ). El modelo se pone a prueba empleando una prueba de verosimilitud (log-likelihood),  $G^2 = -2$  (log-likelihood del modelo reducido) – (log-likelihood del modelo completo) (Vittinghoff *et al.* 2005). La reducción de la devianza atribuible a la inclusión de variables que predicen el modelo completo se prueba mediante una *ji-cuadrada*. Para probar los coeficientes individuales ( $\beta_i$ ) se empleó una prueba de razón de verosimilitud (likelihood ratio test) para la partición de la devianza (Quinn & Keough 2002). Para este modelo se utilizaron dos variables explicativas, la familia y el bloque. La variable de respuesta considerada en éste fue la presencia (1) o ausencia de *T. soror* en el fruto (0). Si la probabilidad de infestación de frutos por *T. soror* entre familias es diferente y significativas, esto sugiere la existencia de variación en resistencia al depredador de semillas, *T. soror*. Por otro lado, si el efecto de bloque resulta significativo esto indicaría que el ambiente también tiene un efecto en la infestación.

Adicionalmente, debido a que el número de *T. soror* puede variar entre plantas se realizó un análisis de varianza con el logaritmo ( $Ln$ ) del número de *Trichobaris soror* por planta, incluyendo las variables familia y bloque como factores. Si el factor familia resulta significativo nos indica la existencia de varianza genética para la resistencia a los depredadores de semillas, mientras que el bloque indica heterogeneidad espacial. Se detectó que las plantas que tienen más frutos también presentan mayor infestación por *T. soror* (efecto denso-dependiente), y debido a que este análisis no permite separar el componente de variación atribuido al número de frutos por planta, se corrigió para el análisis de selección al utilizar los residuales, lo cual nos permite separar el efecto del número de frutos y observar si existen diferencias en la resistencia a *T. soror*.

#### 5.9.7 TRADE-OFF ENTRE RESISTENCIA Y TOLERANCIA.

Para determinar la posible existencia de un “trade-off” entre las estrategias defensivas, se estimaron las correlaciones genéticas entre caracteres empleando los promedios familiares (*i. e.*, genotípicos) mediante un análisis de correlación. La detección de correlaciones negativas sugiere la existencia de compromisos entre las estrategias de defensa (Sokal & Rohlf 1995, Durán *et al.* 2005).

## 6. RESULTADOS

### 6.1 VARIACIÓN FENOTÍPICA EN CARACTERES VEGETATIVOS Y REPRODUCTIVOS DE *D. STRAMONIUM*.

De un total de 430 plantas sembradas en la parcela experimental, sobrevivieron a la reproducción el 92.3%. Se encontró amplia variación fenotípica tanto en los caracteres vegetativos como la estatura, diámetro del tallo y número de ramificaciones, como en los reproductivos, número de frutos y semillas totales (Fig. 4a-e, Tabla 1).

Para determinar la existencia de posibles diferencias en las variables vegetativas y reproductivas entre familias y bloques, se ejecutó un MANOVA. Ambos factores (familia y bloques) fueron significativos, indicando que los caracteres reproductivos y vegetativos están influenciados ambiental y genéticamente (Tabla 2).

Los ANOVA univariados detectaron un efecto significativo del bloque y la familia en todos los caracteres vegetativos; en la estatura de las plantas (Modelo:  $R^2=0.06$ ,  $F_{(16,367)}=2.6$ ,  $P=0.0007$ ), en el diámetro de los tallos (Modelo:  $R^2=0.08$ ,  $F_{(15,367)}=3.2$ ,  $P=0.0001$ ) y en el número de ramificaciones (Modelo:  $R^2=0.07$ ,  $F_{(16,367)}=2.8$ ,  $P=0.0002$ ). El ANOVA para los caracteres reproductivos como número de frutos (Modelo:  $R^2=0.05$ ,  $F_{(15,368)}=2.53$ ,  $P=0.001$ ) y semillas (Modelo:  $R^2=0.08$ ,  $F_{(31,353)}=3.16$ ,  $P=0.0001$ ), también se detectó un efecto significativo (Tabla 3).

Tabla 1 Valores promedio y desviación estándar obtenidos de los caracteres vegetativos y reproductivos de plantas de *D. stramonium* de la población de Teotihuacán, Estado de México.

Caracteres vegetativo y reproductivos	promedio	Desviación estándar
Estatura (cm)	74.21	23.36
Diámetro (mm)	17	5.97
Número ramificaciones	5.5	1.61
Número de frutos	23	22
Número de semillas	8 000	8 951

Tabla 2. MANOVA de caracteres vegetativos y reproductivos de *D. stramonium* de la población de Teotihuacán, Estado de México.

Fuente de variación	Wilks'λ	<i>F</i>	g. l. numerador	g. l. denominador	<i>P</i>
Familia	0.635	2.164	80	17.51.8	<b>0.0001</b>
Bloque	0.064	4.711	1	363	<b>0.0004</b>

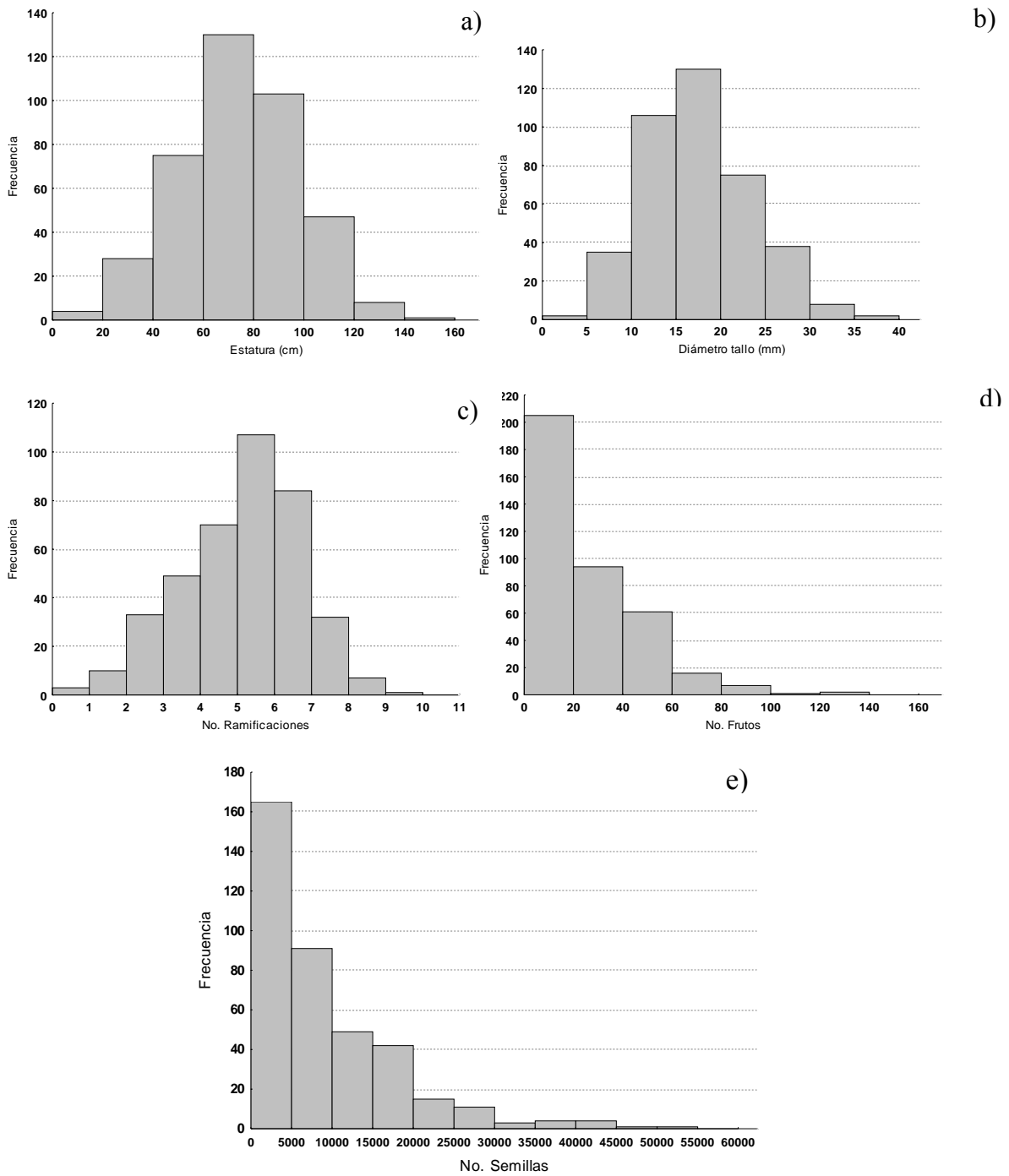


Figura 4. Variación fenotípica de caracteres vegetativos y reproductivos de plantas de *D. stramonium*. a) Estatura, b) Diámetro de los tallos, c) Número de ramificaciones, d) Número de frutos, e) Número de semillas.  $N_{\text{plantas}} = 397$



Tabla 3. ANOVA de caracteres vegetativos y reproductivos de *Datura stramonium*. a) Estatura, b) Número de ramificaciones, c) Diámetro, d)  $Ln.$  {No. Frutos}, e)  $Ln.$  {No. Semillas}. El término de familia fue declarado como una variable aleatoria.

a) Estatura de las plantas.

Fuente de Variación	SC	CM	g. l.	<i>F</i>	<i>P</i>
bloque	5024.31	5024.31	1	10.4172	<b>0.0014</b>
Familia	15459.7	1030.64	15	2.1369	<b>0.0081</b>
Error	177007.34	482.31	367		

b) Diámetro del tallo.

Fuente de Variación	SC	CM	g. l.	<i>F</i>	<i>P</i>
bloque	290.72	290.72	1	9.9409	<b>0.0017</b>
Familia	1228.67	85.51	15	2.9240	<b>0.0002</b>
Error	12266.33	29.24	367		

c) Número de ramificaciones.

Fuente de Variación	SC	CM	g. l.	<i>F</i>	<i>P</i>
bloque	1.1997	1.1997	1	9.9693	<b>0.0017</b>
Familia	4.4131	0.2942	15	2.4447	<b>0.002</b>
Error	44.1666	0.1203	367		

d) Número de frutos.

Fuente de Variación	SC	CM	g. l.	<i>F</i>	<i>P</i>
bloque	9.74	9.74	1	12.75	<b>0.0004</b>
Familia	21.23	1.41	15	1.85	<b>0.026</b>
Error	288.1	0.764	377		

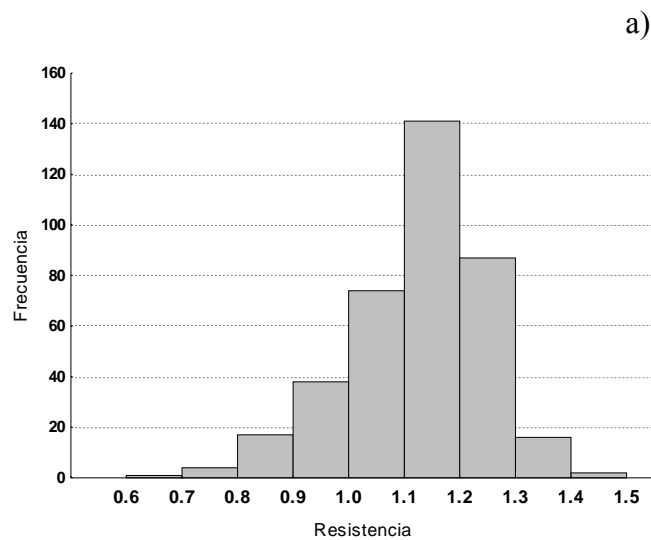
e) Número de semillas.

Fuente de Variación	SC	CM	g. l.	<i>F</i>	<i>P</i>
bloque	13.69	13.69	1	13.6	<b>0.0003</b>
Familia	37	2.46	15	2.45	<b>0.002</b>
Error	379.5	1.006	377		

## 6.2 DAÑO POR HERBÍVOROS

### 6.2.1 FOLÍVOROS

Las plantas de *D. stramonium* recibieron un daño promedio por insectos folívoros cercano al 20% del área foliar total (Fig. 5a). Un ANCOVA indicó diferencias entre bloques en el daño recibido por planta, pero no entre familias, ( $R^2= 0.31$ ,  $F_{(15,358)} = 11.15$ ,  $P = 0.0001$ ; Tabla 4). La covariable (estatura de la planta) contribuye a la varianza en daño por herbívoros, siendo las plantas más grandes las que reciben proporcionalmente menos daño (Tabla 4). A pesar de la amplia variación entre familias en la resistencia a insectos folívoros (Fig. 5b), las diferencias no fueron estadísticamente significativas (Tabla 4), indicando que no hay variación genética en resistencia entre familias.



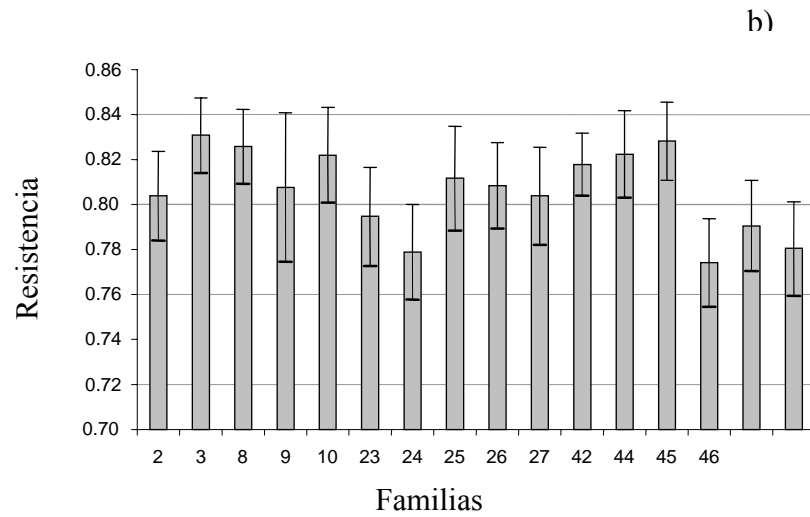


Figura 5. a) Variación fenotípica de la resistencia relativa a los insectos folívoros en plantas de *Datura stramonium*. b) Promedios de resistencia en las familias ( $\pm 1$  E. E.).

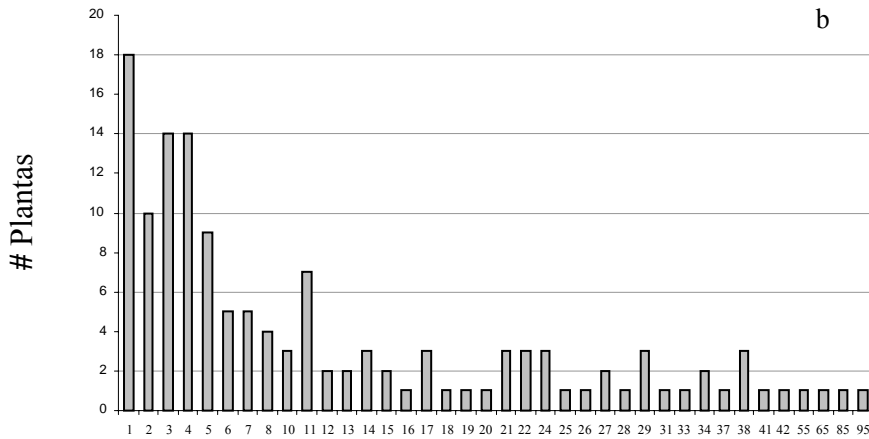
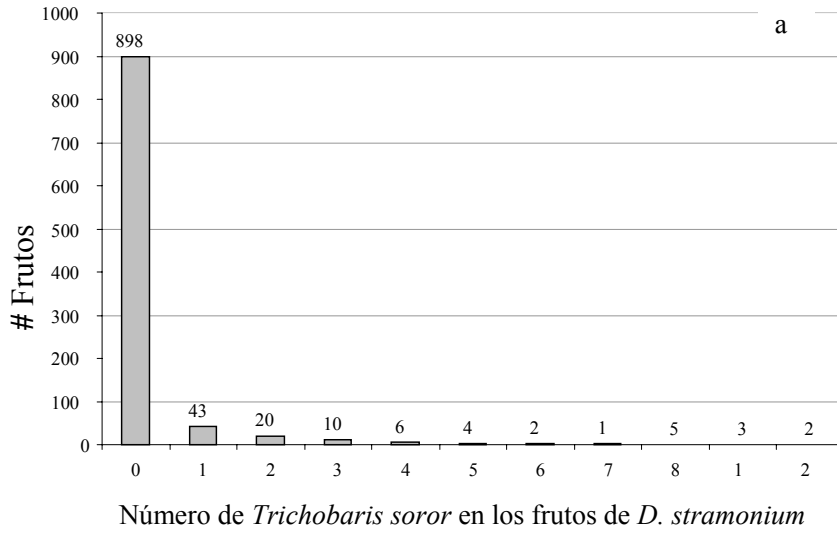
Tabla 4. ANCOVA del daño producido por insectos folívoros en plantas de *Datura stramonium*. La estatura de la planta fue usada como covariable.

Fuente de Variación	SC	CM	g. l.	<i>F</i>	<i>P</i>
Bloque	0.907	0.907	1	130.7	<b>0.0001</b>
Familia	0.121	0.008	15	1.16	0.294
Estatura	0.122	0.12	1	17.64	<b>0.0001</b>
Error	2.48	0.006	358		

### 6.2.2 DEPREDADOR DE SEMILLAS

De un total de 9, 885 frutos, el 91.55% no presentaron ningún *T. soror*, sólo el 9.07 % (897 frutos) tuvieron al menos un escarabajos. De entre los frutos infestados la categoría de infestación más frecuente fue de un escarabajo por fruto (49%), mientras que la más elevada fue de 22 escarabajos en dos frutos (Fig. 6a). La infestación de *T. soror* en las plantas de *Datura* muestra que obtuvimos 18 plantas que solamente tuvieron un escarabajo y por el contrario encontramos un máximo de 95 escarabajos en una sola planta (Fig. 6b). El número promedio de *Trichobaris soror* varió entre las familias desde 1 hasta 8 escarabajos (promedio de infestación por frutos y familias  $5 \pm 0.5$  E. E., Figura 7).

Para analizar la variación en la infestación por *T. soror* se realizaron dos análisis estadísticos. Primero, se realizó una regresión logística de la presencia o ausencia de *T. soror* en cada planta; las fuentes de variación fueron el bloque y la familia (Modelo:  $\chi^2 = 44.02$ , g. l. = 16,  $P = 0.0002$ ). Los resultados indican diferencias entre familias y bloques (Tabla 5). Segundo, se analizó mediante un modelo de ANOVA la infestación por *T. soror* entre bloques y familias usando como variable de respuesta el logaritmo del número de curculiónidos por planta; este análisis, de manera similar al anterior, detectó diferencias entre bloques y entre familias (Modelo:  $R^2 = 0.047$ ,  $F_{(15,351)} = 2.18$ ,  $P = 0.0053$ ; Tabla 6). Estos resultados sugieren varianza genética entre las familias en la susceptibilidad a ser atacadas por *T. soror*.



Número de *T. soror* en las plantas de *D. stramonium*.  
 Figura 6. a) Distribución de frecuencias del no. de *Trichobaris soror* por fruto en plantas de *D. stramonium*,  $N_{\text{frutos}} = 9885$ . b) Distribución de frecuencias de la infestación del número de *Trichobaris soror* en plantas *D. stramonium*,  $N_{\text{plantas}} = 397$ .

Promedio de *Trichobaris soror* en las familias de *Datura stramonium*

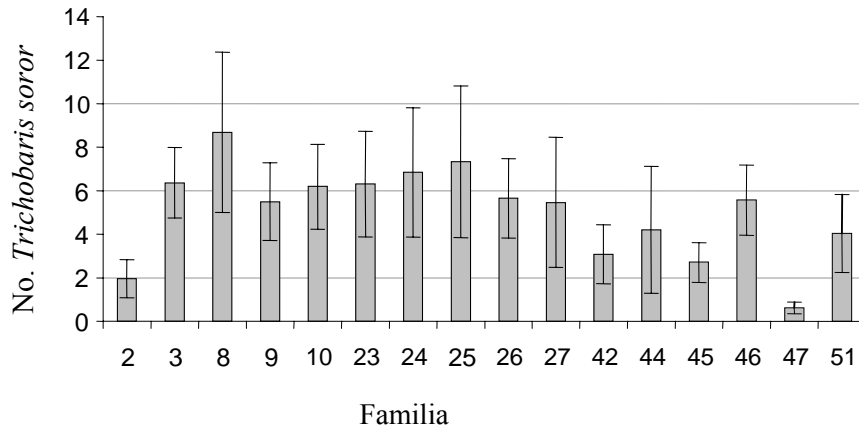


Figura 7. Número promedio ( $\pm 1$  E. E.) de individuos de *Trichobaris soror* por planta en las distintas familias de *Datura stramonium* de Teotihuacán, Estado de México. (Valores retransformados a la escala lineal.)  $N_{\text{familias}}=16$

Tabla 5. Regresión logística de la presencia-ausencia de *Trichobaris soror* en plantas de *Datura stramonium* de la población de Teotihuacán, Estado de México.

Fuente de variación	g. l.	Log-likelihood $\chi^2$	<i>P</i>
Familia	15	39.96903	<b>0.0005</b>
bloque	1	5.37460274	<b>0.0204</b>

Tabla 6. Análisis de varianza del número (escala logarítmica) de individuos de *Trichobaris soror* por planta en *Datura stramonium* en la población de Teotihuacan, Estado de México.

Fuente de Variación	SC	CM	g. l.	<i>F</i>	<i>P</i>
bloque	11.4095	11.4095	1	8.5941	<b>0.0036</b>
Familia	36.4151	2.42768	15	1.8286	<b>0.0294</b>
Error	488.5562	1.32760	368		

### 6.3 SELECCIÓN NATURAL

Se estimó el modo y la magnitud de la selección natural de los caracteres que se hipotetizó tenían una relación con la adecuación individual: la estatura de la planta (vigor), la resistencia a los folívoros y la infestación de los depredadores de semillas (ver métodos). El número de semillas se empleó como el estimador de la adecuación individual relativa  $\omega_i$ .

El análisis detectó selección direccional positiva para la estatura de la planta ( $\beta_1 = 0.0198$ ) y la resistencia a los folívoros ( $\beta_2 = 1.1565$ ), es decir, sugiere que plantas más vigorosas y con menos daño por herbívoros tuvieron una adecuación mayor (Tabla 7a, Fig. 8 a y b). Por el contrario, se detectó selección direccional negativa para la infestación por *T. soror* ( $\beta_3 = -0.1062$ ) (Tabla 7a). Sugiriendo que *T. soror* reduce la adecuación relativa de forma significativa; el modelo lineal completo explica el 32% de la varianza en adecuación (Tabla 7b). Al construir una superficie de adecuación del componente lineal, se observa que la adecuación se maximiza al aumentar la estatura de las plantas, y ocurre lo contrario al observar la infestación de *T. soror*. Cuando agregamos en la superficie de adecuación lineal, la estatura y la resistencia a folívoros, se puede observar una máxima adecuación en las plantas que presentan mayor estatura y resistencia a folívoros en las plantas de *D. stramonium* (Fig. 8a y b). Finalmente, al comparar la resistencia y la infestación por *T. soror* se observa que las plantas que presentaron mayor resistencia tienen adecuaciones mayores y que la infestación por los escarabajos disminuye significativamente la adecuación relativa (Fig. 8c).

Por otra parte, el análisis de selección cuadrático detectó un coeficiente positivo significativo sólo para la infestación por *T. soror* (Tabla 7c). No se detectó selección correlativa entre caracteres. Tanto del modelo de regresión múltiple lineal como el cuadrático fueron altamente significativos (Tabla 7b, d).

Tabla 7. Selección natural fenotípica de la estatura (vigor), resistencia a los folívoros e infestación por *Trichobaris soror* en *Datura stramonium* de Teotihuacan, Estado de México. A). Modelo de regresión múltiple lineal; b). Análisis de varianza del modelo de regresión múltiple lineal; c). Modelo de regresión múltiple cuadrática; d). Análisis de varianza del modelo cuadrático. Los coeficientes del modelo lineal son interpretables como el gradiente de selección direccional ( $\beta_i$ ); los coeficientes cuadráticos  $\gamma_{ii}$  son interpretables como selección estabilizadora (-) o disruptiva (+), mientras que los coeficientes de interacción,  $\gamma_{ij}$ , implican selección correlativa sobre dos caracteres.

a) Modelo de regresión múltiple lineal.

Término		Estimador	Error Estándar	<i>t</i>	<i>P</i>
Intercepto	$\beta_0$	-1.849	0.3436	-5.38	<b>0.0001</b>
Estatura	$\beta_1$	0.0198	0.00178	11.13	<b>0.0001</b>
Resistencia a folívoros	$\beta_2$	1.1565	0.30509	3.79	<b>0.0002</b>
<i>Trichobaris soror</i>	$\beta_3$	-0.1062	0.04552	-2.33	<b>0.0201</b>

b) Análisis de varianza del modelo de regresión múltiple lineal.

Fuente de Variación	g. l.	SC	CM	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>
Modelo	3	82.199	27.399	56.852	<b>0.0001</b>	0.320
Error	353	170.126	0.481			
Total	356	252.326				

c) Modelo de regresión múltiple cuadrático.

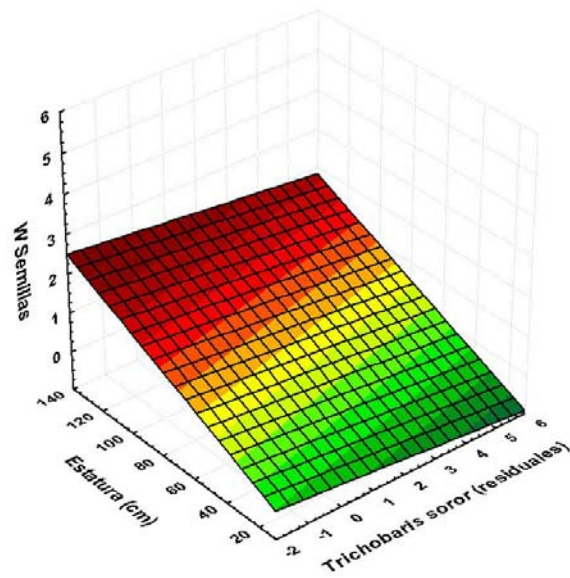
Término		Estimador	Error Estándar	<i>t</i>	<i>P</i>
Intercepto	$\beta_0$	-1.88	0.3513	-.35	<b>0.0001</b>
Estatura	$\beta_1$	0.0183	0.0016	10.92	<b>0.0001</b>
Resistencia	$\beta_2$	1.1348	0.3062	3.71	<b>0.0002</b>
<i>Trichobaris soror</i>	$\beta_3$	-0.465	0.068	-6.84	<b>0.0001</b>
Estatura <sup>2</sup>	$\gamma_{11}$	0.00008	0.00005	1.54	0.1248
Resistencia <sup>2</sup>	$\gamma_{22}$	1.0603	1.633	0.65	0.5167
<i>Trichobaris soror</i> <sup>2</sup>	$\gamma_{33}$	0.1998	0.024	8.25	<b>0.0001</b>
Estatura × Resistencia	$\gamma_{12}$	0.0257	0.013	1.87	0.0619
Estatura × <i>Trichobaris soror</i>	$\gamma_{13}$	-0.0034	0.0021	-1.63	0.1042
Resistencia × <i>Trichobaris soror</i>	$\gamma_{23}$	-0.5456	0.333	-1.64	0.1027



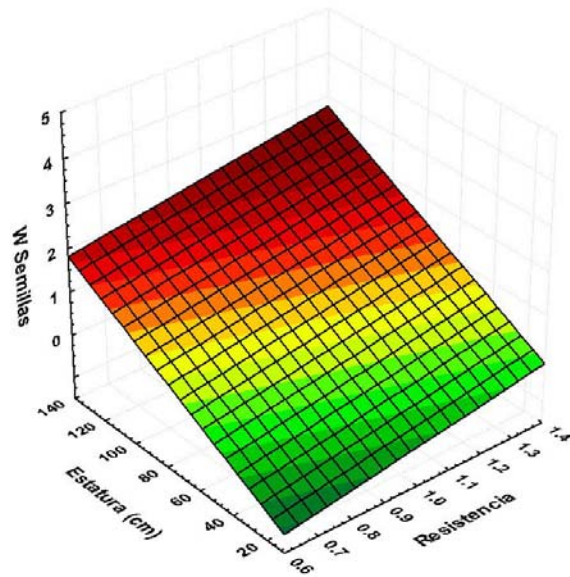
d) Análisis de varianza del modelo de regresión múltiple cuadrática.

Fuente de Variación	g. l.	SC	CM	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>
Modelo	9	113.664	12.629	31.6051	<b>0.0001</b>	0.436
Error	347	138.661	0.3996			
Total	356	252.326				

a)



b)



c)

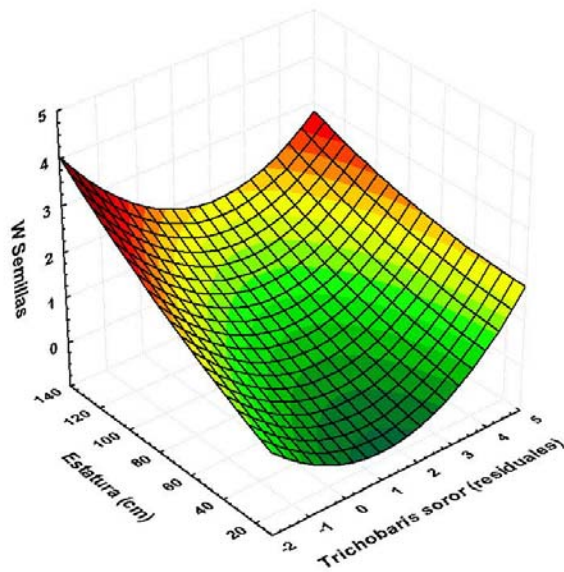


Figura 8. Graficas de superficies de la adecuación por semillas de *D. stramonium*, a) componentes lineales para el vigor {estatura} y *Trichobaris soror* {residuales *T. soror*} b) componentes lineales para el vigor y la resistencia {Ln resistencia} y c) componentes lineales y cuadráticos para la resistencia y la infestación por *T. soror*.

#### 6.4 TOLERANCIA

Para analizar la existencia de posibles diferencias en tolerancia a los herbívoros entre familias de *D. stramonium* se ejecutó un ANCOVA de la adecuación como función de la familia, el bloque, y el daño relativo ocasionado por herbívoros como la covariable ( $R^2 = 0.098$ ,  $F_{(1,15)} = 2.28$ ,  $P = \mathbf{0.0001}$ ). El análisis detectó un efecto significativo del daño por folívoros, pero la interacción familia  $\times$  daño no fue significativa lo que indica que no hay diferencias en tolerancia (Tabla 8, Figura 9).

Finalmente se realizó un ANCOVA de la adecuación relativa de las semillas en función del bloque, la familia, el número de *T. soror* y la interacción *T. soror* por familia ( $R^2 = 0.24$ ,  $F_{(1,15)} = 4.96$ ,  $P = \mathbf{0.0001}$ ). El análisis detectó diferencias entre familias en la infestación por *T. soror*, así como diferencias en su efecto sobre la adecuación entre familias (interacción; Tabla 9).

Tabla 8 ANCOVA de la adecuación relativa como función de la familia y el bloque y el daño de *D. stramonium* de la población de Teotihuacán, Estado de México.

Fuente de Variación	SC	g. l.	<i>F</i>	<i>P</i>
Bloque	0.2519	1	0.2646	0.6073
Familia	22.803	15	1.5967	0.0724
Daño	14.696	1	15.435	<b>0.0001</b>
Daño $\times$ Familia	9.1804	15	0.6428	0.8389
Error	330.387	347		
Total	400.093			

Pendientes de la adecuación relativa por daño de cada familia.

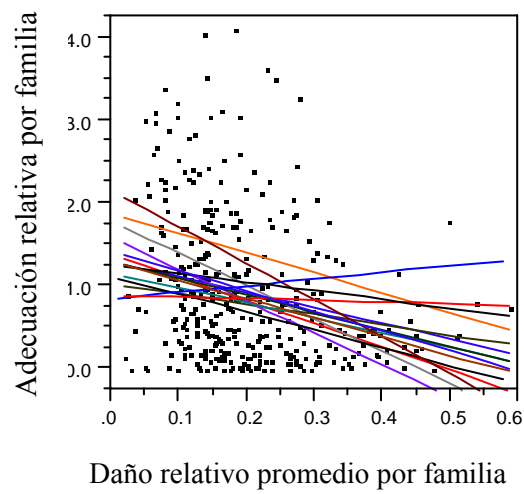


Figura 9. Relación entre la adecuación relativa y el daño por herbívoros en las familias de *D. stramonium* de Teotihuacán, Estado de México. El análisis de covarianza no detectó diferencias entre las pendientes (ver tabla 8).

Tabla 9. ANCOVA de la adecuación relativa de plantas de *D. stramonium* en función del bloque y la familia, la infestación por *T. soror* fue empleada como covariable.

Fuente de Variación	SC	CM	g. l.	<i>F</i>	<i>P</i>
bloque	5.29	5.29	1	6.72	<b>0.009</b>
Familia	32.92	2.195	15	2.792	<b>0.0004</b>
No. <i>T. soror</i>	17.48	17.48	1	22.23	<b>0.0001</b>
No. <i>T. soror</i> × Familia	23.94	1.59	15	2.03	<b>0.0128</b>
Error	364	0.786			

### 6.5 COSTOS DE LA TOLERANCIA

Para evaluar el posible costo de la tolerancia se obtuvo para cada familia los parámetros  $\beta_0$  (intercepto en  $y$ ) y  $\beta_1$  (pendiente) de la relación entre la adecuación y el daño por herbívoros. La correlación entre  $\beta_{0i}$  y  $\beta_{1i}$  fue negativa y significativa lo que sugiere la tolerancia tiene un costo (Tabla 10, Fig. 10).

La covarianza muestral promedio observada entre la ordenada al origen (adecuación relativa en ausencia de daño) y la pendiente (pérdida de adecuación por unidad de daño o tolerancia) fue negativa ( $\text{Cov}_{\beta_0, \beta_1} = -10.4005$ ) y no muy diferente de la covarianza sin sesgo (Tabla 11). Se aplicó el análisis estadístico de Jackknife (Sokal & Rolf 1995), para estimar la significancia de la covarianza mediante una prueba de  $t$ , y obtener los límites de confianza (Tabla 11). Estos límites fueron significativamente diferentes de cero, lo que nos corrobora la presencia de costos de la tolerancia.

Tabla 10. ANOVA de la regresión entre  $\beta_0$  y  $\beta_1$  obtenidos para cada una de las 16 familias de *D. stramonium* de Teotihuacán, Estado de México.

Fuente de Variación	SC	g. l.	CM	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>
Modelo	2.4599997	1	2.46000	58.3292	<b>0.0001</b>	0.786366
Error	0.5904420	14	0.04217			
<b>Total</b>	<b>3.0504418</b>	<b>15</b>				

### Costo de la tolerancia

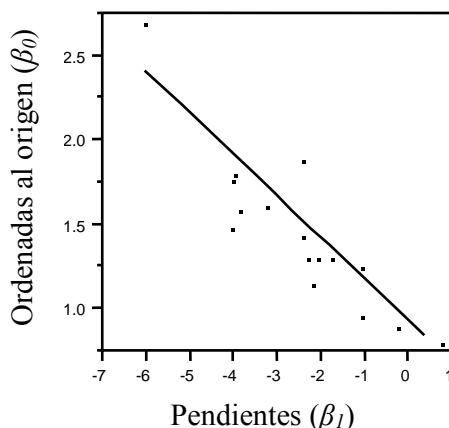


Figura 10. Regresión lineal de  $\beta_0$  (ordenadas) en función  $\beta_1$ , (pendientes) obtenidas de la relación entre adecuación relativa y daño por herbívoros para cada familia de *Datura stramonium* en Teotihuacán, Estado de México.

Tabla 11. Análisis de costo de la tolerancia, donde se aplicó el análisis estadístico de Jackknife ( $P = 0.05$ ), obteniéndose ( $\pm$  E. E. de  $\theta$ ) la desviación estándar de  $\theta$ , y los intervalos de confianza como el límite superior y el límite inferior.

Covarianza	Promedio covarianza	Covariable corregida	Promedio Covariable corregida	Error estándar $\theta$	Limite inferior	Limite superior
-10.4005	-9.7071	-9.65184	-20.0523	4.7206	-28.326	-11.77

### 6.6. TRADE OFFS

Para analizar la posible existencia de trade-offs (compromisos) entre las estrategias defensivas (Resistencia y tolerancia) se realizó análisis de correlación entre los promedios familiares de las diferentes estrategias. No se detectó una correlación genética significativa negativa, lo que indica que la resistencia a folívoros, a *T. soror* y la tolerancia son caracteres independientes.

## 7. DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio demuestran que tanto los insectos folívoros como los depredadores de semilla afectan la adecuación de *Datura stramonium*. Esto sugiere que en la población de *D. stramonium* podrían seleccionarse niveles mayores de defensa contra herbívoros. No obstante, sólo se detectó variación genética, en el sentido amplio, para la infestación por depredadores de semillas. Por lo tanto, no se esperaría una respuesta evolutiva para incrementar la resistencia a los folívoros. No existe evidencia de diferencias en tolerancia entre las familias de *D. stramonium* y la covarianza entre la resistencia a los folívoros y la tolerancia al daño no fue significativa sugiriendo la ausencia de un *trade-off* entre estrategias defensivas. Las familias difirieron en el nivel de infestación por depredadores de semillas (*T. soror*) así como en el efecto de la infestación sobre la adecuación (*i.e.*, interacción familia  $\times$  *T. soror*). El presente estudio apoya la hipótesis de que los herbívoros de *D. stramonium* afectan simultáneamente el *fitness* de manera aditiva (Cabrales-Vargas 1991).

### EVOLUCIÓN DE LA DEFENSA EN *D. STRAMONIUM*.

Las dos estrategias defensivas generales de las plantas contra sus enemigos naturales son la resistencia y la tolerancia (Rosenthal & Kotanen 1994, Stowe 2000). La especie de estudio posee ambos mecanismos de defensa (Fornoni *et al.* 2004b). Sin embargo, ya que ambas estrategias reducen el impacto de los herbívoros, y consecuentemente las pérdidas en adecuación, pueden ser redundantes y por ello, la evolución de una u otra estrategia podría estar limitada en las poblaciones naturales (Mauricio *et al.* 1997). En la población de *D. stramonium* de Teotihuacán, no se detectó una correlación negativa entre los valores de tolerancia y resistencia por lo que no es posible apoyar la existencia de un *trade-off* entre estrategias defensivas. No se detectó varianza genética (interacción daño  $\times$  familia) en tolerancia por lo que su covarianza con la resistencia es cero, a pesar de que se ha detectado varianza genética en tolerancia en otras poblaciones de *D. stramonium* (Fornoni & Núñez-Farfán 2000, Fornoni *et al.* 2003a). Por otro lado, también se ha sugerido que es posible que el *trade-off*, podría detectarse entre la tolerancia y un carácter específico de defensa (Leimu & Koricheva 2004, Agrawal 2006). Además, no debe descartarse que la variación en tolerancia y la detección de una

correlación antagónica con la resistencia pudieran obedecer a un poder estadístico limitado.

El valor adaptativo de cada estrategia a nivel local depende de la probabilidad de ataque por los herbívoros, la magnitud del daño, y de los costos y beneficios de asignación a la defensa (Mauricio *et al.* 1997, Kotanen & Rosenthal 2000, Fornoni *et al.* 2004a). Los modelos predicen que la forma de las funciones de costos y beneficios de asignación a la tolerancia y la resistencia, y la interacción entre éstas, determinarán si evoluciona una u otra estrategia de manera exclusiva (Mauricio *et al.* 1997), o si evoluciona una estrategia mixta (Fornoni *et al.* 2004b). Si la asignación simultánea de recursos a ambas estrategias no ofrece un beneficio mayor que la suma individual de ambos beneficios (*i. e.*, sinergismo), entonces la probabilidad de evolución de una estrategia mixta sería limitada (Fornoni *et al.* 2004a). Los resultados de este estudio indican que la resistencia a ambos tipos de herbívoros es seleccionada positivamente y coincide con estudios previos, en los cuales se ha detectado selección de la resistencia en México (Núñez-Farfán & Dirzo 1994, Valverde *et al.* 2001, Fornoni 2004b), y Estados Unidos de Norteamérica (Shonle & Bergelson 2000). No obstante, no se detectó selección sobre la tolerancia. Este resultados es relevante ya que se ha detectado tanto selección a favor como en contra de la tolerancia en otras poblaciones de *D. stramonium* (Fornoni *et al.* 2004b). Es posible que la tolerancia a los herbívoros no sea favorecida en Teotihuacán, porque existe un alta probabilidad de ataque de las plantas por los herbívoros especialistas y generalistas y la magnitud del daño es elevada, limitando la capacidad de compensar las pérdidas en adecuación. Esto implicaría que los costos de la tolerancia podrían sobrepasar a los beneficios. Los herbívoros, sin embargo, pueden variar en su impacto sobre la adecuación de las plantas y sí ejercen selección sobre los atributos de defensa. En *D. stramonium* se ha encontrado que no todos los herbívoros ejercen un presión selectiva (*i. e.*, *Sphenarium* vs. *Epitrix*; Núñez-Farfán & Dirzo 1994). También, en *Ipomoea purpurea*, se ha detectado selección directa de la resistencia por un herbívoro (*Heliothis zea*) pero no por otros y no existen costos asociados a la resistencia de éstos (Simms & Rausher 1989). En el presente estudio, sin embargo, se detectó que los dos tipos de herbívoros, folívoros y depredadores de semillas, sí afectan ambos el fitness de la plantas de *D. stramonium*, aunque de manera diferente (porque afectan distintos tejidos y componentes del fitness).



Los resultados del presente estudio indican que el daño por herbívoros folívoros reduce el éxito reproductivo de las plantas y que la resistencia es seleccionada positivamente. Sin embargo, debido a que no se detectó variación genética en resistencia a los folívoros esto sugiere que los herbívoros posiblemente no están modificando las frecuencias génicas en esta población; la ausencia de variación genética pudo deberse a que la selección ha reducido la varianza aditiva en resistencia a través del tiempo. Otra posibilidad, es que la población haya sufrido deriva génica, debido, por ejemplo a un “cuello de botella” histórico, y perdido varianza genética. Sin embargo, la existencia de varianza genética para la infestación por *T. soror*, no apoya la idea de una población resultado de la deriva génica. Finalmente, una alternativa no biológica para explicar la ausencia de diferencias genéticas en resistencia, es que el experimento carece de suficiente poder estadístico para detectar las diferencias, debido al reducido número de familias. No obstante, esta posibilidad es poco factible debido a que sí se detectan diferencias entre familias en la infestación por *Trichobaris soror*.

Usualmente las plantas son atacadas por más de un insecto herbívoro (Wright 2003) que consumen un mismo recurso (*i. e.*, hojas) por lo que podrían evolucionar mecanismos defensivos de “amplio espectro” que les brinden resistencia para la comunidad de herbívoros que las dañan (Feeny 1976; Rhoades & Cates 1976). En esta situación, es difícil distinguir el efecto selectivo de cada herbívoro en la defensa. En un estudio con *Ipomoea purpurea* se detectó la existencia de selección fenotípica positiva de la resistencia ejercida por tres especies de folívoros y selección negativa de la resistencia por otro folívoro (*Chaetocnema confinis*; Rausher & Simms 1989), aunque sólo uno de los herbívoros afecta la varianza genética en resistencia (*i. e.*, selección en los valores reproductivos). Estos resultados son similares a los hallazgos del presente estudio ya que aunque se detectó selección de la resistencia a folívoros y depredadores de semillas, sólo la resistencia a *T. soror*, posee varianza genética en la población.

En otro estudio con *Ipomoea purpurea* se detectó que la resistencia a un fitopatógeno o a un folívoro es adaptativa, pero los niveles intermedios de resistencia para ambos enemigos es maladaptativa, posiblemente debido a que los efectos nocivos del patógeno y el herbívoro son mayores cuando son simultáneos. Por tanto, la evolución independiente de la resistencia a ambos enemigos dependerá de la selección histórica para cada uno de ellos, y a su vez, es difícil que la evolución de la resistencia a

ambos sea independiente (Simms & Rausher 1993). En el presente estudio tenemos dos tipos de herbívoros que atacan diferentes tejidos, el fotosintético y el reproductivo (semillas). Por lo tanto, se esperaría que ambos herbívoros reduzcan la adecuación de manera distinta y sinérgica cuando están presentes simultáneamente (cf. Fig.8c). Se espera, por ejemplo, que el daño ocasionado por *T. soror* sea más intenso ya que es especialista en el consumo de semillas de *Datura* y afecta la adecuación de manera directa. Sin embargo, es probable que los folívoros afecten la infestación por *T. soror*, debido a que éstos dependen de la presencia de frutos inmaduros para ovipositar. Aquellas plantas que han sufrido un daño intenso por folívoros y poseen un número pequeño de frutos, tendrán una baja infestación por *T. soror*. Como resultado, la varianza genética de la resistencia a *T. soror*, se mantiene.

El presente estudio detectó selección direccional para incrementar la resistencia a *T. soror*, sin embargo no se conocen cuáles son los mecanismos de resistencia de *D. stramonium*. Ya que la máxima concentración de alcaloides se encuentra en las semillas, la decisión de las hembras de *T. soror* para ovipositar es crítica para determinar su adecuación (y afectar la varianza genética de *D. stramonium*). Por lo tanto, es relevante determinar si los alcaloides de las semillas, su concentración o tipo son componentes de la defensa y afectan el éxito reproductivo de *Trichobaris soror*. En el estudio clásico con *Pastinaca sativa* se determinó que la concentración y tipo de furanocoumarinas reduce el daño a las semillas por el herbívoro especialista (*Depressaria pastinacella*: Lepidoptera), y que las correlaciones genéticas entre las distintas coumarinas limita la evolución de mayor resistencia aún cuando exista varianza genética aditiva de la resistencia (Berenbaum *et al.* 1986). Estudios de esta naturaleza serían relevantes para determinar el potencial evolutivo de la resistencia de *D. stramonium* a sus depredadores de semillas.

## 8. LITERATURA CITADA

- Agrawal, A. 2000. Benefits and costs of induced plant defense for *Lepidium virginicum* (Brassicaceae). *Ecology* **81** (7): 1804-1813.
- Agrawal, A. 2006. Macroevolution of plants defense strategies. *TREE* **22** (2):103-109.
- Berenbaum, M. R. Zangerl, A. R. & J. K. Nitao. 1986. Constraints on chemical coevolution: wild parsnips and the parsnips webworm. *Evolution* **40**(6): 1215-1228.
- Berthou, E. G. 2001. On the misuse of residuals in ecology: testing regression residuals vs. the analysis of covariance. *Ecology* **70**: 708-711.
- Cabrales, V. R. A. 1991. Demografía e historia de *Datura stramonium* L. en el Pedregal de San Ángel con algunas implicaciones evolutivas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. 118. Pp.
- Cariveau, D. Irwin, R. E. Brody, A. K. Sevillano, G. M. L. & A. Von der Ohe. 2004. Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. *Oikos* **104**: 15-26.
- Coley, P. D. & J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **27**: 305-335.
- Coley, P. D. Bryant, J. P. & F. S. Chapin. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* **230** (4728): 895-899.
- Crawley, M J. 1983. Herbivory the dynamics of animal-plants interactions, Studies in ecology Berkeley, University of California 487 Pp.
- Cuda, J. P. & B. Horace. 1986. Reproduction and development of the potato stalk borer (Coleoptera: Curculionidae) with notes on field biology. *J. Econ. Entomol* **79**: 1548-1554.

- Dirzo, R. 1984. Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences. In Medina, E. Monney, H. A. y Vázquez-Yañez, C. Physiological ecology of plants of the wet tropics. Dr Junk Publs, The Hague, The Netherlands. 209-224 Pp.
- Duran, D. A. Cisneros C. A. E. & V. A. Vargas. 2005. Bioestadística. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM. D. F. 258 Pp.
- Ehrlich, P. R. & P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* **18**: 586-608.
- Feeny, P. P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Rec. Adv. Phytochem* **10**: 1-40.
- Fineblum, W.L. & M. D. Rausher. 1995. Evidence for trade-offs between resistance and tolerance to herbivore damage in a *Morning glory*. *Nature* **377**: 517-520.
- Fornoni, J. & J. Núñez-Farfán. 2000. Evolutionary ecology of *Datura stramonium*: genetic variation and cost for tolerance to defoliation. *Evolution* **54**: 789-797.
- Fornoni, J. Valverde, P. L. & J. Núñez-Farfán. 2003. Quantitative genetics of plants tolerance and resistance against natural enemies of tow populations of *Datura stramonium*. *Evol. Ecol. Res.* **5**: 1049-1065.
- Fornoni, J. Núñez-Farfán, J. & P. L. Valverde. 2003. Evolutionary ecology of tolerance to herbivory: advances and perspectives. *Comm. Theor. Biol.* **8**: 643-663.
- Fornoni, J. Núñez-Farfán, J. Valverde, P. L. & M. D. Rausher. 2004a. Evolution of mixed strategies of plant defense allocation against natural enemies. *Evolution* **58** (8): 1685-1695.
- Fornoni, J. Valverde, P. L. & J. Núñez-Farfán. 2004b. Population variation the cost and benefit of tolerance and resistance against herbivory in *Datura stramonium*. *Evolution* **58** (8): 1696-1704.

- Fornoni, J. Valverde, P. L. & J. Núñez-Farfán. 2003. Quantitative genetics of plant tolerance and resistance against natural enemies of two natural populations of *Datura stramonium*. *Evol. Ecol. Res.* **5** (7): 1049-1065.
- Garrido, E. E. 2004. Efecto de la tolerancia en líneas endogámicas de *Datura stramonium* sobre el desempeño de *Lema trilineata*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 32 Pp.
- Geber, M. A. 1990. The Cost of meristem limitation in *Polygonum arenastrum*: Negative genetic correlations between fecundity and growth. *Evolution* **44** (4): 799-819.
- Gurevitch, J. Scheiner, S. M. & G. A. Fox. 2002. The ecology of plants. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts 523 Pp.
- Harborne, J. B. 1997. Plant secondary metabolism en Crawley M. J. (ed) *Plant Ecology* Blakwell Science. Oxford. 155 Pp.
- Hartley, S. E. & C. G. Jones. 1997. Plant chemistry and herbivory, or why the world is green en: Crawley, M. J. (ed). *Plant Ecology* Blakwell Science.
- INEGI, 1985. Carta Topográfica 1:50 000.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and Acacias in Central America. *Evolution* **20** (3): 249-275.
- Janzen, D. H. 1969. Allelopathy by mymecophytes: The ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* **50** (1): 147-153.
- Janzen, D. H. 1980. When is it Coevolution? *Evolution* **34** (3): 611-612.
- Karban, R. & I. T. Baldwin. 1997. Induced responses to herbivory. University of Chicago pres. Chicago Illinois. USA.
- Karban, R. Agrawal, A. & M. Mangel. 1999. The benefits of induced defenses against herbivores. *Ecology* **78** (5): 1351-1355.

- Kennedy G. G. & J. D. Barbour. 1992. Resistance variation in natural and managed systems. Pp. 13-41, in R. S. Fritz & Simms, E. L. (eds.). *Plant Resistance to herbivores and pathogens: Ecol. Evol. Gen.* Chicago University Press, Chicago, II.
- Kotanen, P. M. & J. P. Rosenthal. 2000. Tolerating herbivory: does the plant care if the herbivore has a backbone? *Evolutionary Ecology* **14**: 537-549.
- Lande, R. & S. J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* **37** (6): 1210-1226.
- Lawrence, M. J. 1984. The genetical analysis of ecological traits. Pp. 27-63. In B. Shorrocks, eds. *Evolutionary Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Leimu R. & J. Koricheva. 2006. A meta-analysis of tradeoffs between plant tolerance and resistance to herbivores: combining the evidence from ecological and agricultural studies. *Oikos* **112**: 1-9.
- Lethila, K. 2003. Precision of herbivore tolerance experiments with imposed and natural damage. *Evolution* **57** (3): 677-680.
- Louda, S. & M. Potvin. 1995. Effect of inflorescence-feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant. *Ecology* **76** (1): 229-245.
- Louda, S. 1982. Distribution ecology: variation in plants recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecological monographs* **52** (1): 25-41.
- Marquis, R. & J. Price. 1991. Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical temperate regions. University of Missouri press. 179-208.
- Marquis, R. 1992. Selective impact of herbivores. En: R. S. Fritz & Simms, E.L. (Ed) *Plant resistance to herbivores and pathogens* (Chicago University Press, Chicago, 1992). 301-325.
- Mauricio, R. 2001. Natural selection and the joint evolution of tolerance and resistance as plant defense. *Evolutionary Ecology* **14**: 491-507.

- Mauricio, R. Rausher, M. D. & D. S. Burdick. 1997. Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology* **78** (5):1301-1311.
- Núñez-Farfán J. 1991. Biología Evolutiva de *D. stramonium* L. en el centro de México: selección natural de la resistencia a los herbívoros, sistemas de cruzamiento y variación genética e intra poblacional. Tesis de Doctorado. UNAM. México. D. F. 216. Pp.
- Núñez-Farfán, J. & R. Dirzo. 1994. Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in central Mexico: natural selection for resistance to herbivorous insects. *Evolution* **48** (2): 426-436.
- Núñez-Farfán, J. 1995. Ecología evolutiva de *Datura stramonium* (toloache) en México. *Ciencia* **46**: 197-214.
- Núñez-Farfán, J. Cabrales-Vargas, R.A. & Dirzo, R. 1996. Mating system consequences on resistance to herbivory and history traits in *Datura stramonium*. *Am. J. Bot.* **83** (8): 1041-1049.
- Núñez-Farfán, J. Fornoni, J. & P. L. Valverde. 2007. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annu. Rev. Evol. Ecol. Syst.* **38**: 541-66.
- Quinn, G. P. & M. J. Keough. 2002 Experimental design and data analysis for biologist. Cambridge University Press. Cambridge. Reino Unido. 537. Pp.
- Randall, J. M. 2001. *Path Analysis, pollination*. Pp.217-234. en: (Ed.) Scheiner, S. M. y Gurevitch J. Design and analysis of Ecological Experiments. 2a Ed. Oxford.
- Rausher, M. D. & E. L. Simms. 1989. The evolution of resistance to herbivory in *Ipomoea purpurea*. I attempts to detected selection. *Evolution* **43** (3): 563-572.
- Rausher, M. D. 1992. The measurement of selection on quantitative traits. Biases due environmental covariances between traits and fitness. *Evolution* **46** (3): 616-626.
- Rausher, M. D. 1996. Genetic analysis of coevolution between plants and their natural enemies. *Trends in Genetics* **12**: 212-217.

- Rausher, M. D. 2001. Co- evolution and plants resistance to natural enemies. *Nature* **411**:857-864.
- Reader, P. E. & T. R. E. Southwood. 1981. The relationship between palatability to invertebrates and the successional status of a plant. *Oecologia* **51** (2): 271-275.
- Rhoades, D. F. & R. G. Cates. 1976. Toward a General theory of plant anti-herbivore chemistry. *Rec. Adv. Phytochem* **10**: 168-213.
- Rosenthal, J. P. & P. M. Kotanen. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *TREE* **9** (4): 145-148.
- Shonle, I. & J. Bergelson. 2000. Evolutionary Ecology of the tropane alkaloids of *Datura stramonium* L. (Solanaceae). *Evolution* **54**: 778- 788.
- Simms, E. L. & J. Triplet. 1994. Cost and benefits of plant responses to disease: Resistance and tolerance. *Evolution* **48**: 1973-85.
- Simms, E. L. & M. D. Rausher. 1987. Costs and benefits of plant resistance to herbivory. *American Naturalist* **130**: 570-581.
- Simms, E. L. & M. D. Rausher. 1993. Induced resistance in *Ipomoea purpurea*. *Ecology* **74** (1): 20-29.
- Simms, E. L. 2000. Defining tolerance as a norm of reaction. *Evolutionary Ecology* **14**: 563-570.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1995. Biometry, the principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and company, New York.
- Southwood, T. R. E. 1973. The insect/plant relationships — an evolutionary perspective. *Symposium of the Royal Entomological Society of London*, **6**: 3-30.
- Steel, R. G. D. & J. H. Torrie. 1980. Principles and procedures of statistics: A Biometrical Approach. 2a ed. McGraw-Hill. New York.
- Stinchcombe, J. & M. D. Rausher. 2002. The evolution of tolerance to deer herbivores: modifications caused by the abundance of insects herbivores. *Proc R. Soc. Lond. B.* **269**: 1241-1246



- Stinchcombe, J. 2002. Can tolerance traits impose selection on herbivores? *Evolutionary Ecology* **15**: 595-602.
- Stinchcombe, J. Agrawal, A. Hohenlohe, P. Arnold, S. & M. Blows. 2008. Estimating nonlinear selection gradients using quadratic regression coefficients: double or nothing? *Evolution* **62** (9): 2435-2440.
- Stowe, K. A. Marquis, R. J. Hochwender, C. G. & E. L. Simms. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **31**: 565-595.
- Strauss, S. & A. A. Agrawal. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *TREE*. **14** (5):179-185.
- Strauss, S. 1997 Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology* **78** (6): 1640-1645.
- Strong, D. R. Lawton J. H. & S. R. Southwood. 1984. Insects on plants, community patterns and mechanisms. Cambridge, Massachusetts, Harvard University. 313 p.
- Thomas, R. P. & Charles T. R. 1991. Plant defense against mammalian herbivory. Cr S Press E. U. 5-28.
- Valverde, P. L. Fornoni, J. & J. Núñez-Farfán. 2001. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *J. Evol. Biol.* **14**: 424-432.
- Valverde, P. L. Fornoni, J. & J. Núñez-Farfán. 2003. Evolutionary ecology of *Datura stramonium*: equal plant fitness benefits of growth and resistance against herbivory. *J. Evol. Biol.* **16**: 127-137.
- Vittinghoff, E. Glidden, V. D. Shiboski S. C. & C. E. McCulloch. 2005. Regression Methods in Biostatistics. Linear, logistic, survival, and repeated measures models. Springer Science+Business Media inc. 333. Pp.

- Wise, M. J. & W. G. Abrahamson. 2005. Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos* **109**: 417-428.
- Wright, J. W. & T. R. Meagher. 2003. Pollination and seed predation drive flowering phenology in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *Ecology* **84** (8): 2062-2073.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. Department of Biological Sciences. Northern Illinois University. Prentice hall, Upper Saddle River, New Jersey E.U. 660 Pp.