



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Efecto de la frecuencia de la estrategia defensiva de la  
planta *Datura stramonium* sobre la preferencia de  
oviposición de su herbívoro especialista *Lema trilineata*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

LUZ PALESTINA LLAMAS GUZMÁN

DIRECTORA DE TESIS:

Dra. ETZEL GARRIDO ESPINOSA



2010



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

## Hoja de Datos del Jurado

### 1.- Datos del alumno

Llamas  
Guzmán  
Luz Palestina  
26155170  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
300208267

### 2.- Datos del tutor

Dra.  
Etzel  
Garrido  
Espinosa

### 3.- Datos del sinodal 1

Dr.  
Juan Enrique  
Fornoni  
Agnelli

### 4.- Datos del sinodal 2

Dra.  
Ek  
del Val  
de Gortari

### 5. Datos del sinodal 3

Dra.  
María Teresa  
Valverde  
Valdés

### 6.- Datos del sinodal 4

Dr.  
Constantino  
Macías  
García

### 7.- Datos del trabajo escrito

Efecto de la frecuencia de la estrategia defensiva de la planta *Datura stramonium* sobre la preferencia de oviposición de su herbívoro especialista *Lema trilineata*  
46p  
2010

**A mi familia: Ramón, Irene y Concepción,  
por enseñarme y demostrarme que siempre se puede hacer  
algo por nuestro país.**

***Queremos que la justicia se sienta entre nosotros  
y que todos los mexicanos se vayan a dormir  
habiendo comido lo mismo.***

***Rosario Castellanos***

## AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Etzel Garrido Espinosa, al Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli, Dr. César Augusto Domínguez Pérez Tejada y a la Dra. Karina Boege Paré, gracias por todas las enseñanzas.

A Rubén Pérez Ishiwara por el apoyo logístico y técnico brindado en la elaboración del proyecto de investigación.

Gracias a los miembros del jurado: Dra. Etzel Garrido Espinosa, Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli, Dra. Ek del Val de Gortari, Dra. María Teresa Valverde Valdés y al Dr. Constantino Macías García.

Gracias a los miembros del laboratorio de Interacción Planta-Animal: Etzel, Juan, César, Karina, Diego, Carlitos, Sergio, Lupita, Johnattan, Ixel, Karlita, Paula, Violeta, Jessica, Lluvia, Lislie, Fernanda, Corina, Santiago, Mariana, Angélica, Betsa, Verito, Blanca, Nora, Oscar y Miguel.

Al programas de becas de CONACyT 89872, PAPIIT IN 200807-2 por el apoyo económico para realizar este proyecto.

A mi sensei Etzel por todo, por su paciencia y por mostrarme este nuevo camino que es hacer ciencia. Gracias Juan, por todo, por el apoyo de siempre y por toda la paciencia y sobre todo por permitirme continuar aprendiendo.

Gracias a toda mi familia, en especial a mi abuelita, por darme siempre todo el apoyo y ayudarme en todo.

Gracias Yectli, por siempre estar presente y brindarme tu apoyo incondicional, además, gracias por mostrarme que las cosas pueden mejorar siempre y que vale la pena luchar por eso. Gracias Cris, por todo lo que hemos pasado juntas desde la fac hasta ahora (todo ha sido una aventura). Gracias Ana, por aparecer un día en mi vida y quedarte. Gaby gracias, por ser una persona llena de cualidades y enseñarmelas.

Alex, gracias por estar en los momentos importantes y escucharme, Andrés muchas gracias por ser como eres, Álvaro (Coco) gracias por hacer que todas las cosas siempre parezcan divertidas!!!! Karla gracias, por pasar por toda esta travesía de la tesis a mi lado.

Muchas gracias a mis amigos por todo el apoyo, las porras (que fueron muy importantes), los regaños y el aguante: GRACIAS Laura, Héctor, Fabian, Miguel, Normis, Julio, Cariño, Tanis, Jero, Memo, todos ustedes hacen que los días sean agradables y que valga la pena vivirlos.

# ÍNDICE

<b>Resumen</b>	<i>i</i>
<b>I. Introducción</b>	1
1.1 Preferencia de oviposición en insectos herbívoros	2
1.2 Señales involucradas en la preferencia de oviposición en insectos herbívoros	4
1.3 Defensa de las plantas: resistencia y tolerancia a la herbivoría	5
1.3.1 <i>Resistencia a la herbivoría</i>	5
1.3.2 <i>Tolerancia a la herbivoría</i>	6
1.4 Densidad de larvas y frecuencia de plantas resistentes y tolerantes dentro de la población	10
1.5 Preferencia de oviposición de la hembra y desempeño de su descendencia	11
<b>II. Material y Método</b>	15
2.1 Sistema de estudio	15
2.2 Diseño experimental	17
2.3 Análisis de datos	23
<b>III. Resultados</b>	24
3.1 Preferencia de oviposición de la hembra	24
3.2 Supervivencia de las larvas y densidad final de herbívoros	25
<b>IV. Discusión</b>	29
<b>V. Conclusiones</b>	35
<b>VI. Perspectivas</b>	36
<b>Literatura citada</b>	38



## Resumen

En este trabajo se evaluó el efecto de la resistencia y la tolerancia a la herbivoría de la planta *Datura stramonium* sobre la preferencia de oviposición de su herbívoro especialista *Lema trilineata*. En particular, se determinó si la resistencia y la tolerancia de la planta, así como la frecuencia con la que se encuentran representadas cada una de estas defensas dentro de la población afectan la preferencia de oviposición de la hembra. Además, se evaluó si el sitio elegido por la hembra para ovipositar es aquel que favorece mayormente a su descendencia. Para tal fin, se realizó un experimento en donde se manipuló la frecuencia de plantas resistentes y tolerantes dentro de jaulas y, además, se controló la densidad inicial de adultos herbívoros por jaula. A lo largo de cuatro censos semanales se contó el número de huevos por planta como medida de la preferencia de oviposición de *L. trilineata*. Además, se estimó la supervivencia de las larvas como el porcentaje de larvas que alcanzaron el tercer estadio larval respecto al número inicial de huevos por planta. Después de dos meses de iniciado el experimento, se contó el número final de adultos por jaula. Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que ni la resistencia ni la tolerancia de *D. stramonium* afectan la preferencia de oviposición de *L. trilineata*. De igual forma, la frecuencia de plantas resistentes y tolerantes en la población no afectó la preferencia de oviposición de las hembras. Sin embargo, se encontró que la preferencia de oviposición depende de la interacción entre ambos factores. Es decir, las hembras modificaron su preferencia de oviposición dependiendo del tipo de defensa que expresa la planta y de qué tan común era esta defensa en la población. Por otro lado, el sitio elegido por la hembra para ovipositar no tuvo un efecto sobre la supervivencia de las larvas, mientras que la densidad de larvas por planta afectó negativamente esta variable. Además, el efecto negativo de la densidad de larvas sobre su supervivencia sólo se expresó en plantas resistentes. Finalmente, la frecuencia de plantas resistentes y tolerantes en las jaulas afectó la densidad final de herbívoros adultos.

## I. Introducción

En condiciones naturales las larvas de muchas especies de insectos herbívoros presentan poca movilidad, por lo que deben completar su desarrollo en las plantas en que eclosionaron (Singer, 1986; Thompson & Pellmyr, 1991). Por esta razón, la selección natural debería favorecer a las hembras que ovipositen en plantas que incrementen la supervivencia y el desempeño de su descendencia (Thompson, 1988; Thompson & Pellmyr, 1991; Mayhew, 1997; Craig & Itami, 2008). Sin embargo, la mayoría de los estudios sobre este tema han encontrado que la planta “elegida” por la hembra para la oviposición no siempre es óptima para el desempeño de su descendencia (*revisado en* Mayhew, 2001). En la última década se han propuesto varias hipótesis para explicar este fenómeno. Entre las explicaciones más aceptadas están la existencia de limitaciones sensoriales por parte de la hembra (Bernays, 2001), la presencia de depredadores o parasitoides que pueden atacar a las larvas (Björkman *et al.*, 1997) y la llegada de nuevas especies de plantas a las poblaciones (Thomas *et al.*, 1987; Thompson, 1988). Hasta el momento, ninguna de estas hipótesis ha sido validada completamente.

En este trabajo se propone que el tipo de defensa expresado por las plantas (resistencia o tolerancia, que serán definidas más adelante) y la frecuencia con la que éstas se presentan dentro de las poblaciones, pueden condicionar tanto la preferencia de oviposición de la hembra como el desempeño de su descendencia. Lo anterior sucedería si la defensa (resistencia y tolerancia) de las plantas afectara la densidad poblacional de los herbívoros. Trabajos previos sugieren que el tamaño poblacional de los herbívoros cambia con la frecuencia de

plantas resistentes y tolerantes presente en la población: disminuye cuando la frecuencia de plantas resistentes es alta (Underwood & Rausher, 2000; Thaler *et al.*, 2001) y aumenta con la frecuencia de plantas tolerantes (Roy & Kirshner, 2000; Espinosa & Fornoni, 2006). De esta forma, la densidad poblacional de los herbívoros y, por lo tanto, la intensidad de la competencia intraespecífica que hay en una planta cambiaría, provocando que la elección de la hembra y el desempeño de las larvas se modifique.

## **1.1 Preferencia de oviposición en insectos herbívoros**

En los últimos años, se ha incrementado el número de estudios sobre la preferencia de oviposición en insectos herbívoros. Sin embargo, también ha aumentado el uso ambiguo de una serie de conceptos relacionados con la elección de la hembra, como son preferencia, aceptabilidad, especificidad y electividad. En este trabajo se seguirán las definiciones propuestas por Michael Singer (2000). Si al encuentro con las plantas A y B el insecto oviposita o se alimenta de la planta A, se dice que el insecto prefiere a la planta A sobre la planta B. Por otro lado, la palabra aceptabilidad hace referencia a la probabilidad de que una planta sea aceptada por el insecto para ovipositar o alimentarse. De esta forma, el término preferencia está relacionado con la conducta y fisiología del insecto, mientras que el concepto de aceptabilidad involucra características de la planta (e.g. tamaño, calidad nutricional, etc.).

Otro concepto encontrado con frecuencia en los trabajos sobre preferencia de oviposición en insectos herbívoros es el de especificidad. La especificidad se ha definido como el número de especies de plantas en las cuáles una hembra decide ovipositar cuando todas las plantas son ofrecidas de manera simultánea (Thompson, 1988). Por último, la palabra electividad se refiere a los cambios en la preferencia de los herbívoros entre diferentes especies de plantas dependiendo de su disponibilidad dentro del parche. De esta forma, los términos especificidad y electividad son características que surgen de la interacción entre el insecto y su planta hospedera (Singer, 2000).

La preferencia de oviposición se puede estimar mediante diferentes pruebas. En algunos casos, la preferencia se cuantifica de forma discreta. Es decir, se les

ofrece a los insectos una sola especie de planta y después de algunas horas se registra si hubo o no oviposición. Existen otras pruebas en las que se estima la preferencia de forma continua. Por ejemplo, se ofrecen diferentes especies de plantas a los insectos de forma secuencial y se estima el tiempo en el que permanecieron en una o algunas de las especies (Singer, 1982, 1986). En otros casos la preferencia se puede estimar en términos del número o la proporción de huevos depositados en cada especie de planta (Singer, 1986; Dudu *et al.*, 1998; Yamaga & Ohgushi, 1999; Goverde *et al.*, 2008). La mayoría de los estudios sobre este tema se han realizado comparando diferentes especies de plantas y muy pocos han evaluado si existen diferencias en la preferencia por parte de los herbívoros hacia ciertos genotipos al interior de una sola población de plantas (Thompson, 1988; Mayhew, 1997). Sin embargo, la capacidad de las hembras para percibir variación en la calidad nutricional entre los individuos de una especie de plantas puede jugar un papel importante en la evolución de la preferencia de oviposición en insectos herbívoros (Rausher & Papaj, 1983; Damman & Feeny, 1988).

## **1.2 Señales involucradas en la preferencia de oviposición en insectos herbívoros**

La elección de una planta por parte de una hembra para ovipositar depende de diversos factores relacionados tanto con el insecto como con la planta hospedera (revisado en Fernandez & Hilker, 2007). Entre los factores intrínsecos del insecto se encuentran su estado motivacional (i.e. la disposición de un insecto para ovipositar) (Singer *et al.*, 1988, Singer *et al.*, 1992), su capacidad de aprender (Egas & Sabelis, 2001), la presencia de limitaciones sensoriales (Bernays, 2001),

su capacidad para lidiar con las defensas de las plantas (revisado en Fernandez & Hilker, 2007) y su capacidad para asimilar los nutrientes que la planta ofrece (Leather, 2002). Por otro lado, existen varias características de las plantas que también influyen en la preferencia de oviposición del insecto, como son la arquitectura de la planta (Raghu *et al.*, 2004), su tamaño (Price, 1991), la cantidad de sustancias volátiles emitidas (Bruce *et al.*, 2005), el color de la planta (Zehnder & Speese, 1987; Szentesi *et al.*, 2002) y la calidad nutricional (Kursar *et al.*, 2006).

La expresión de todas estas características puede cambiar después de que la planta ha sido dañada. Por ejemplo, una planta que ya ha sido colonizada por el insecto puede ser considerada por la hembra como una planta adecuada para ovipositar (Gardner & Agrawal, 2002; Fernandez & Hilker, 2007). Sin embargo, también puede ser percibida como un lugar en el que la calidad del tejido foliar es baja, ya sea porque se ha inducido la producción de compuestos de defensa (Wold & Marquis, 1997) o porque la competencia intra e interespecífica entre las larvas es alta (Wise & Weinberg, 2002; Wise *et al.*, 2006).

### **1.3 Defensas de las plantas: resistencia y tolerancia a la herbivoría**

Dentro de los factores que afectan la preferencia de oviposición de los insectos se encuentran las defensas de las plantas (Thompson & Pellmyr, 1991; Wise *et al.*, 2008). En general, se consideran mecanismos de defensa aquellos atributos de las plantas que confieren beneficios en adecuación en presencia de herbívoros (Karban & Baldwin, 1997). Las plantas responden a la acción de sus consumidores mediante mecanismos de defensa como son la resistencia y la tolerancia (Núñez-Farfán *et al.*, 2007). Los mecanismos de resistencia pueden ser

de tipo constitutivo o inducido, dependiendo de si su expresión está condicionada o no a la presencia de daño (Rosenthal & Kotanen, 1994). Cuando el nivel de resistencia de una planta no depende de la incidencia de daño por parte de los herbívoros, se considera que su defensa es constitutiva. Por el contrario, cuando el nivel de resistencia se incrementa después del daño se considera que la respuesta es de tipo inducida (Karban & Baldwin, 1997). Por otro lado, se ha propuesto que los mecanismos de tolerancia sólo se activan después de que ha habido daño por herbívoros (Strauss & Agrawal, 1999). Sin embargo, en los últimos años se ha evaluado si la tolerancia involucra algún componente constitutivo o si sólo constituye una respuesta inducida (Strauss *et al.*, 2003). A continuación se detallan algunos aspectos de ambos tipos de defensa.

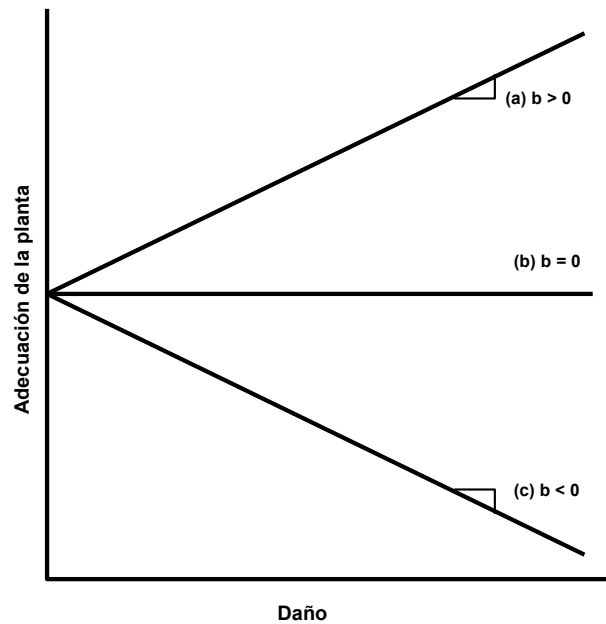
#### *1.3.1 Resistencia a la herbivoría*

Los caracteres de resistencia son atributos que evitan o reducen la cantidad de daño foliar (Fritz & Simms, 1992) y disminuyen la preferencia y el desempeño de los herbívoros (Karban & Baldwin, 1997). La presencia de metabolitos secundarios (Mauricio & Rausher, 1997; Shonle & Bergelson, 2000), espinas y tricomas (Gómez & Zamora, 2000; Valverde *et al.*, 2001) y la alta dureza de las hojas (Gurevitch *et al.*, 2002) se consideran mecanismos de resistencia. La resistencia puede ser estimada como el complemento de la porción de tejido vegetal consumido, esto es,  $1 - \text{fracción de daño}$  (Rausher & Simms, 1989). También puede ser estimada como la densidad de espinas (Gómez & Zamora, 2000) y tricomas (Valverde *et al.*, 2001) o como la concentración de metabolitos secundarios presentes en la planta (Shonle & Bergelson, 2000).

#### *1.3.2 Tolerancia a la herbivoría*

La tolerancia puede definirse como la capacidad de reducir el efecto negativo del consumo sobre el éxito reproductivo de la planta (Strauss & Agrawal, 1999). En teoría, es posible estimar el nivel de tolerancia de un individuo. Sin embargo, dado que un mismo individuo no puede experimentar varios niveles de daño simultáneamente, la tolerancia deber ser estimada como una propiedad de un grupo de individuos genéticamente emparentados (Fornoni *et al.*, 2003a). Cuando el nivel de daño es continuo (*i.e.* en condiciones naturales) la tolerancia puede estimarse mediante una norma de reacción a través de un gradiente de daño (Simms & Triplet, 1994). Es decir, la pendiente de la norma de reacción describe el cambio en la adecuación de la planta como respuesta al daño (Fig. 1). De esta forma, un genotipo completamente tolerante tendría una norma de reacción llana (una pendiente igual a cero), ya que no experimentaría una reducción en su adecuación debido al daño (Fig. 1 (b)). Una pendiente negativa indicaría que el genotipo es poco tolerante (Fig. 1 (c)), mientras que una pendiente positiva describiría a un genotipo muy tolerante (Fig. 1 (a)).





**Fig 1.** Norma de reacción hipotética de un genotipo a través de un gradiente de daño. Un genotipo tolerante tendría una pendiente igual a cero ya que su adecuación después del daño por herbívoros no disminuye (b), mientras que, una pendiente negativa indica que el genotipo es poco tolerante ya que después del daño por herbívoros su adecuación se ve afectada y esta disminuye (c). Finalmente, una pendiente positiva indica un genotipo muy tolerante debido a que después del daño por herbívoros la adecuación de este genotipo aumenta (a). Tomado de Strauss & Agrawal, 1999.

A pesar de que los mecanismos involucrados en la expresión de la tolerancia no han sido completamente dilucidados, revisiones recientes mencionan una serie de atributos que se han correlacionado positivamente con la tolerancia

(Rosenthal & Kotanen, 1994; Strauss & Agrawal, 1999; Stowe *et al.*, 2000; Fornoni *et al.*, 2003a). Estos caracteres pueden clasificarse en dos grupos: los que tienen que ver con la fisiología de la planta y los relacionados con su arquitectura vascular (Tabla 1). De esta forma, la pérdida de tejido foliar puede tolerarse mediante una redistribución de recursos o a través de un aumento en la tasa fotosintética o de crecimiento. Sin embargo, aún cuando los recursos sean suficientes y adecuados, la tolerancia puede verse limitada por el número de meristemas que sobrevivieron al daño. Por lo tanto, los caracteres de ambos grupos son probablemente complementarios en la expresión de la tolerancia.

Son varios los estudios que han evaluado cómo las defensas de las plantas afectan la preferencia de oviposición de las hembras de insectos herbívoros (Lamb *et al.*, 2003; Ohgushi, 2005; Wise *et al.*, 2008). Sin embargo, la mayoría de estos trabajos se han enfocado en caracteres de resistencia, específicamente en la concentración de metabolitos secundarios (Bernays & Chapman, 2000; Wise & Weinberg, 2002; Johnson *et al.*, 2003; Lamb *et al.*, 2003; Wise *et al.*, 2008, Krug & Proksch, 1993). Por el contrario, el efecto de la tolerancia de las plantas sobre la preferencia de las hembras ha sido poco estudiado, y se ha hecho de forma correlativa. Es decir, los trabajos sobre este tema han evaluado si la preferencia de los herbívoros se relaciona con la presencia de diversos caracteres de las plantas que a su vez se asocian positivamente con la tolerancia. Por ejemplo, algunos trabajos previos han demostrado que el número de ramificaciones que presenta la planta (Pilson, 1992; Lill & Marquis, 2004), su tamaño (Price, 1991), su tasa de crecimiento (Damman, 1989; Kruess, 2002) y la calidad de sus tejidos (*e.g.* concentración de carbono, nitrógeno, metabolitos, etc.) (Harrison & Karban,

1986; Strauss, 1991; Leather, 1993) afectan la preferencia por parte del herbívoro. Ningún trabajo hasta el momento ha evaluado, a nivel intraespecífico, si la presencia de plantas resistentes y tolerantes afecta la preferencia de oviposición de las hembras herbívoras.

**Tabla 1.** Mecanismos de tolerancia a la herbivoría reportados en diferentes especies de plantas. Información obtenida de Rosenthal y Kotanen (1994), Strauss y Agrawal (1999) y Stowe *et al* (2000).

	<b>Mecanismos de tolerancia</b>	<b>Familia / Especie</b>
<i>Fisiológicos</i>	Almacenamiento de recursos en la raíz antes del daño	<i>Themeda tiandra</i> <i>Asclepias syriaca</i>
	Incremento en la tasa fotosintética después del daño	<i>Salix planifolia</i> <i>Abutilon theophrasti</i>
	Mayor crecimiento después del daño	<i>Lycopersicon esculentum</i> <i>Salix planifolia</i>
	Redistribución de recursos después del daño	<i>Artemisia tridentata</i>
	Mayor absorción de recursos después del daño	<i>Abutilon theophrasti</i>
	Reactivación de meristemas después del daño	<i>Piper arieianum</i> <i>Raphanus raphanistrum</i>
<i>Arquitectura Vascular</i>	Meristemas protegidos antes del daño	<i>Gramíneas</i>
	Modificación de la arquitectura vascular después del daño	<i>Abies concolor</i> <i>Urtica dioica</i>

#### **1.4 Densidad de larvas y frecuencia de plantas resistentes y tolerantes dentro de la población.**

Como se mencionó anteriormente, la preferencia de oviposición de las hembras disminuye cuando la competencia inter e intraespecífica con otros herbívoros

dentro de la planta incrementa (Wise & Weinberg, 2002; Wise *et al.*, 2006). En otras palabras, la densidad de larvas presente en las plantas influye en la preferencia de oviposición de las hembras. Actualmente se reconoce que las fuerzas descendentes (enemigos naturales) y ascendentes (limitación de recursos) regulan las densidades poblacionales de muchos insectos herbívoros (Power, 1992; Karimzadeh *et al.*, 2004) y, al mismo tiempo, podrían condicionar la preferencia de oviposición de las hembras. Por ejemplo, varios estudios han encontrado que las hembras no ovipositan en plantas con alta densidad de larvas de insectos, debido a que la probabilidad de que éstas sean detectadas por depredadores o parasitoides aumenta a altas densidades (Price *et al.*, 1980; Bernays & Graham, 1988; Vet & Dicke, 1992). Por otro lado, se ha encontrado que la presencia de rasgos de resistencia en las plantas disminuye la densidad de larvas (Agrawal, 1998; Bultman *et al.*, 2004; Underwood *et al.*, 2005), modificando así los patrones de oviposición de las hembras (Wise & Weinberg, 2002).

Uno de los aspectos que aún no ha sido considerado en trabajos previos es cómo la frecuencia de las plantas (*i.e.* su abundancia relativa dentro de la población) puede afectar la densidad de herbívoros y, como consecuencia, la preferencia de oviposición de las hembras. Algunos estudios mencionan que la frecuencia de la especie vegetal preferida por la hembra para ovipositar influye en su patrón de búsqueda, alterando el tiempo que invierte en encontrar un hospedero adecuado para ovipositar (Bach, 1984; Morrow *et al.*, 1989; Schoonhoven *et al.*, 1998; Meiners & Obermaier, 2004). Lo anterior sugiere que la preferencia de oviposición de la hembra podría depender de la frecuencia con la que se presentan diferentes genotipos defensivos de plantas dentro de una

población (Ayala & Campbell, 1974). Por lo cual, la frecuencia de plantas resistentes y tolerantes podría modificar la densidad de herbívoros por planta y condicionar la decisión de oviposición de la hembra. Hasta el momento, ningún trabajo ha evaluado cómo la frecuencia de genotipos resistentes y tolerantes dentro de una población de plantas influye en la densidad poblacional de los herbívoros que se alimentan de ella y en la preferencia de oviposición la hembra.

### **1.5 Preferencia de oviposición de la hembra y desempeño de su descendencia**

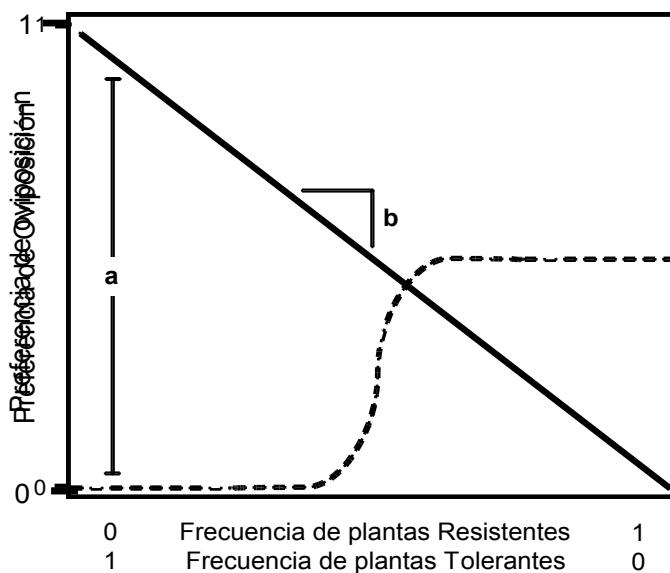
Uno de los grandes supuestos en los modelos sobre la evolución de la preferencia de oviposición en insectos herbívoros es que la preferencia de la hembra y el desempeño de su descendencia están correlacionados positivamente (Jaenike, 1978; Thompson & Pellmyr, 1991; Craig & Itami, 2008). Sin embargo, la mayoría de los trabajos no han detectado dicha correlación, e incluso han reportado correlaciones negativas (*revisado en* Mayhew, 2001). Se han propuesto varias hipótesis para explicar estos resultados: (1) ciertas limitaciones sensoriales por parte de la hembra podrían reducir su capacidad para detectar plantas de alta calidad y ovipositar en ellas (Bernays, 2001); (2) si los periodos de oviposición son cortos, el tiempo para que una hembra encuentre una planta adecuada es limitado (Nozawa & Ohgushi, 2002); (3) cuando llegan a la comunidad nuevas especies de plantas, la competencia intraespecífica entre las larvas que ocupan cada planta podría reducirse, pero los herbívoros no estarían adaptados para ovipositar sobre estas nuevas plantas (Thomas *et al.*, 1987; Thompson, 1988); (4) la presencia de enemigos naturales de las larvas, como depredadores o parasitoides, pueden

afectar la preferencia de oviposición de la hembra (Björkman *et al.*, 1997; Heisswolf *et al.*, 2005); (5) podrían presentarse compromisos entre el éxito reproductivo de la madre y el desempeño de sus larvas, ya que la planta adecuada para la alimentación de la hembra no necesariamente favorece el desempeño de las larvas (Scheirs *et al.*, 2000). Sin embargo, ninguna de estas hipótesis ha sido completamente validada (Thompson, 1988; Mayhew, 2001).

Para entender la ausencia de una relación entre la preferencia de oviposición de la hembra y el desempeño de las larvas es necesario evaluar cómo se modifican la preferencia de oviposición de la hembra y el desempeño de las larvas en relación con (1) la resistencia y la tolerancia en las plantas y (2) la frecuencia con la que estas defensas están representadas en las poblaciones de plantas. Un estudio previo realizado con la planta *Datura stramonium*, demostró que la resistencia de esta planta disminuye la supervivencia de las larvas de su herbívoro especialista *Lema trilineata*, mientras que, la tolerancia no afecta su desempeño (Espinosa & Fornoni, 2006). Debido al efecto diferencial de ambos tipos de defensa sobre la supervivencia de las larvas, se espera que las hembras prefieran ovipositar en plantas tolerantes que en plantas resistentes (Fig. 2, valor de **a**). Además, si la frecuencia de plantas tolerantes es alta, el tiempo de búsqueda y el gasto energético de la hembra disminuirían, por lo que podría encontrarse una relación positiva entre la preferencia de oviposición de las hembras y el desempeño de las larvas. Este beneficio podría verse reducido si al aumentar la supervivencia y/o desempeño del herbívoro en las poblaciones de plantas con mayor frecuencia de plantas tolerantes incrementa la intensidad de la competencia intra-específica para las larvas.

Los factores antes mencionados harían que la preferencia de oviposición de la hembra cambie dependiendo de la frecuencia de plantas resistentes y tolerantes. Algunos estudios previos sugieren que el tamaño poblacional de los insectos (*i.e.* densidad) disminuye con la frecuencia de plantas resistentes (Underwood & Rausher, 2000; Thaler *et al.*, 2001) y, aumenta con la frecuencia de plantas tolerantes (Roy & Kirshner, 2000; Espinosa & Fornoni, 2006). De esta forma, se espera que la preferencia de oviposición de las hembras por plantas tolerantes disminuya conforme aumenta su frecuencia (Fig. 2, valor de **b**). Este decremento en la preferencia de oviposición será resultado de un aumento en la densidad de larvas en cada una de las plantas tolerantes y, por lo tanto, en la intensidad de la competencia por el área foliar o por un espacio para ovipositar sobre estas plantas. Bajo este escenario, se espera que las hembras ovipositen en plantas resistentes, ya que el costo de ovipositar sobre una planta tolerante con mucha densidad y competencia será mayor que el costo por ovipositar sobre una planta resistente. Por esta razón, es posible que la relación entre preferencia de oviposición de las hembras y el desempeño de las larvas no se detecte de forma muy evidente.

La finalidad de este trabajo es evaluar si la resistencia y la tolerancia de la planta *D. stramonium* afectan la preferencia de oviposición de las hembras del herbívoro especialista *L. trilineata*. Se pretende evaluar también si la frecuencia con la que se encuentran representadas estas defensas dentro de la población de *D. stramonium* afectan la preferencia de oviposición de *L. trilineata*. Además, evaluar la relación entre la preferencia de oviposición de la hembra y la supervivencia de sus larvas, y si esta variable es una función de la densidad de



**Figura 2.** Modelo hipotético que explica el efecto de la frecuencia de plantas resistentes y tolerantes dentro de la población sobre la preferencia de oviposición de insectos herbívoros. Las líneas discontinua y continua representan la preferencia hacia plantas resistentes y tolerantes respectivamente. El valor de **a** representa la diferencia en preferencia entre plantas resistentes y tolerantes debido a que la tolerancia no afecta el desempeño de las larvas. El valor de **b** representa una disminución en la preferencia de oviposición por plantas tolerantes debido a un incremento en la densidad de larvas en estas plantas. Cuando la preferencia por plantas tolerantes disminuya, las hembras preferirán ovipositar en plantas resistentes (línea discontinua) ya que el costo por ovipositar sobre una planta tolerante con mucha densidad es mayor al costo de ovipositar sobre una planta resistente con poca densidad.



## II. Material y Método

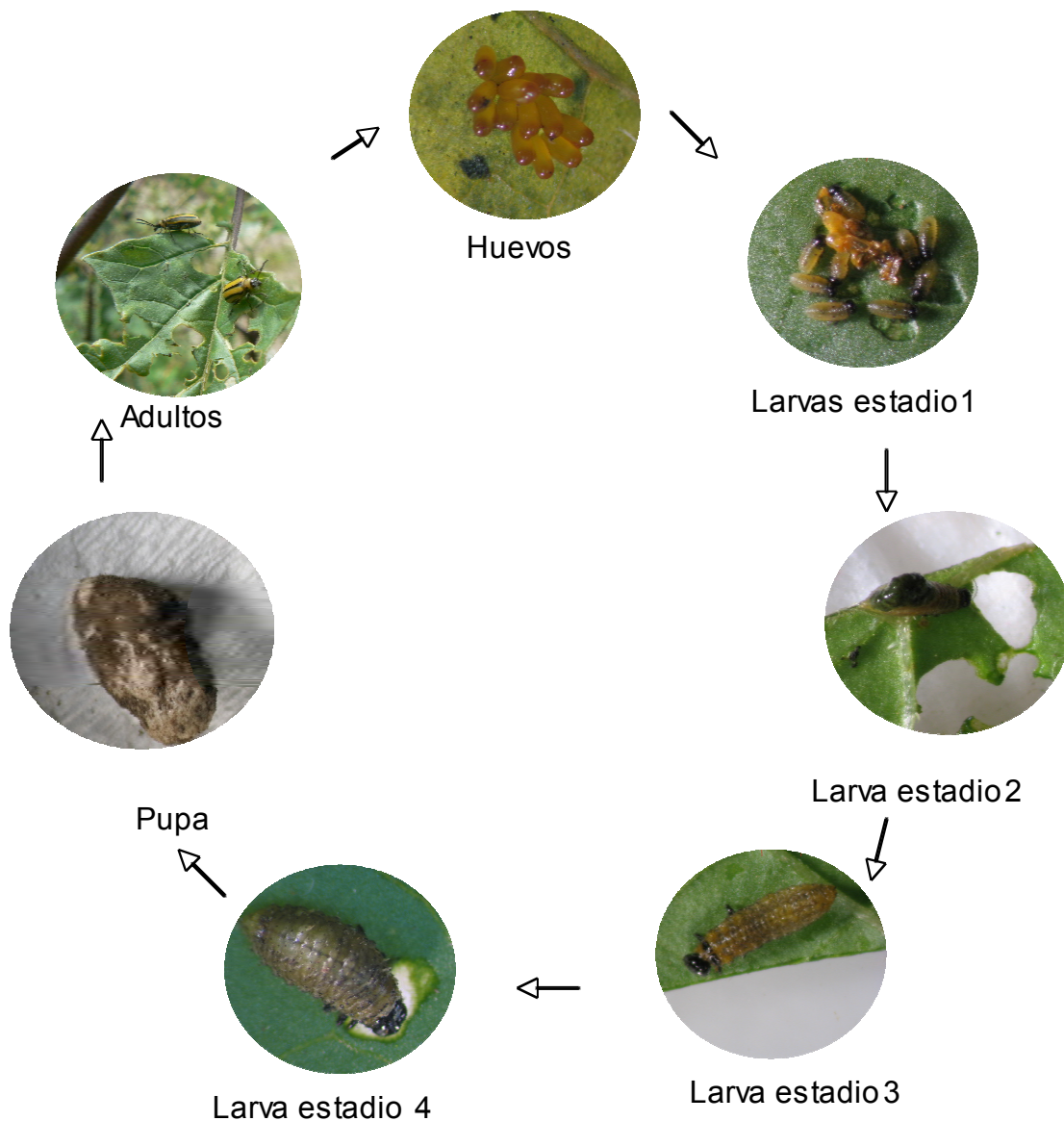
### 2.1 Sistema de estudio

Mejor conocida en nuestro país con el nombre común de toloache, *D. stramonium* (Solanaceae) es una hierba anual que se propaga exclusivamente por semillas y que sostiene una diversa comunidad de herbívoros, parásitos y patógenos. Se distribuye en zonas templadas, coloniza hábitats perturbados y puede alcanzar una altura de 2 m. Tiene tallos ramificados dicotómicamente con hojas grandes de color verde oscuro con bordes irregularmente dentados y sus flores son tubulares (Weaver & Warwick, 1984; Núñez-Farfán & Dirzo, 1994) (Fig. 3). *Lema trilineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) es el herbívoro foliar más importante de *D. stramonium*. Las larvas y adultos de este coleóptero consumen una gran cantidad de tejido foliar, llegando a producir defoliaciones del 100% (*obs. pers.*). Todos los estadios larvales del desarrollo de este crisomélido se llevan a cabo sobre las hojas de *D. stramonium* (Núñez-Farfán & Dirzo, 1994) (Fig. 4). Los adultos comienzan a aparearse inmediatamente después de emerger del estadio de pupa y las hembras ovipositan en el envés de las hojas, después de aproximadamente tres a ocho días de emergidos. En condiciones naturales, el periodo de oviposición puede durar de tres a cuatro meses. Los huevos son alargados, de color amarillo brillante y están recubiertos por una capa mucilaginosa que los mantiene unidos entre ellos y con el tejido foliar. Después de eclosionar, las larvas comienzan a alimentarse del tejido foliar vivo de *D. stramonium*. Kogan y Goeden (1970) reportaron cuatro estadios larvales antes del periodo de pupa (Fig. 4).



**Figura 3.** Imagen de la planta *Datura stramonium* (Solanaceae).

Algunos estudios previos indican que la pérdida de área foliar reduce la adecuación de *D. stramonium* (Valverde *et al.*, 2001). En general, se sabe que esta especie puede responder ante la presencia de sus consumidores mediante mecanismos de resistencia y de tolerancia. Como componentes de la resistencia a la herbivoría, presenta alcaloides tropanos (Shonle & Bergelson, 2000) y tricomas foliares (Valverde *et al.*, 2001). Se ha reportado también que existe variación genética en la expresión de la tolerancia a la herbivoría; así como, variación poblacional en los costos y beneficios de esta estrategia defensiva (Fornoni & Núñez-Farfán, 2000; Fornoni *et al.*, 2003b; 2004). Recientemente se demostró que la resistencia en *D. stramonium* tiene un efecto negativo sobre la supervivencia de *L. trilineata*, mientras que la tolerancia no tiene efecto alguno sobre su desempeño (Espinosa & Fornoni, 2006).



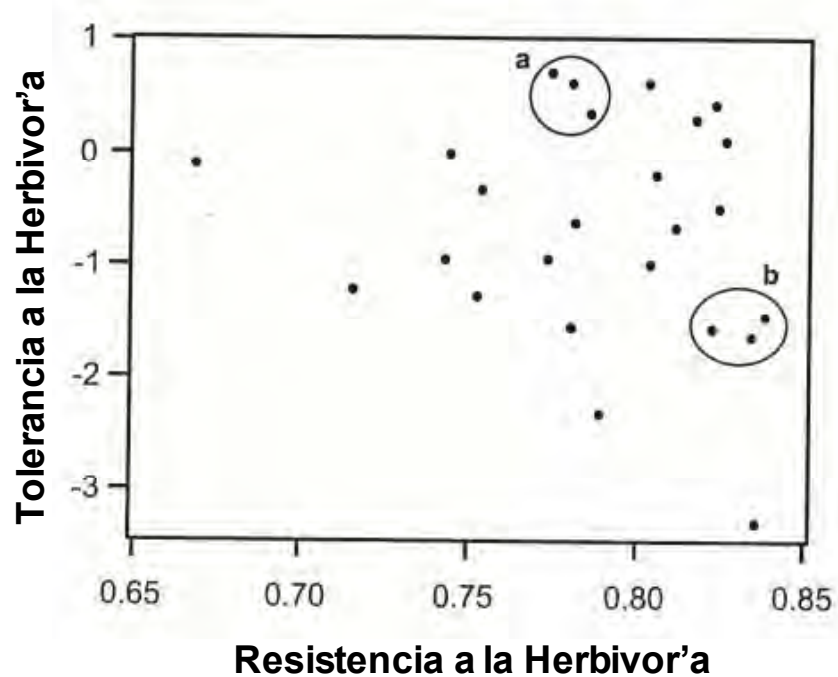
**Figura 4.** Ciclo de vida del herbívoro especialista *Lema trilineata* (Coleóptera: Chrysomelidae) (*obs. pers.*).

## 2.2 Diseño experimental

El material vegetal utilizado en este estudio provino de la localidad de Ticumán, Morelos, ubicada aproximadamente a 70 km de la Ciudad de México. Estudios previos realizados en esta población de *D. stramonium* detectaron variación genética en la resistencia y en la tolerancia a la herbivoría (Fornoni *et al.*, 2003b;

2004). En estos trabajos, plantas de 25 familias genéticas de medios hermanos maternos fueron sembradas en una parcela experimental localizada en Ticuman para que fueran consumidas por sus herbívoros nativos. Dos meses después, todas las plantas fueron cosechadas y, tanto las hojas como los frutos, fueron colectados para estimar el daño y la adecuación (producción de semillas) de las plantas. Posteriormente, se estimó la resistencia y la tolerancia a la herbivoría de cada una de las familias genéticas. La resistencia promedio de cada familia se estimó utilizando el inverso del daño por herbívoros (resistencia =  $1 -$  la fracción de área foliar consumida) de cada una de las plantas por familia y obteniendo el promedio. Por otro lado, la tolerancia de cada familia genética se estimó como la pendiente de la relación entre la producción de semillas y el daño de las plantas pertenecientes a cada familia. A partir de estos resultados, se realizó una correlación estadística ( $r$  de Pearson) entre los valores de resistencia y de tolerancia de las 25 familias con la finalidad de elegir seis familias genéticas. Se eligieron dos grupos de familias de acuerdo con su estrategia de defensa: tres familias genéticas que expresan niveles altos de resistencia pero baja tolerancia y, tres familias genéticas que son poco resistentes pero que expresan altos niveles de tolerancia (Fig. 5). Estos dos grupos de familias genéticas difieren significativamente tanto en su nivel de resistencia ( $F_{1,23} = 12.78, P = 0.0016$ ) como de tolerancia ( $F_{1,21} = 5.48, P = 0.0292$ ). Dado que no se detectaron diferencias en resistencia y tolerancia entre las tres familias genéticas dentro de cada uno de los grupos de defensa, las tres familias genéticas de cada grupo pueden ser consideradas réplicas de la estrategia defensiva que representaban.

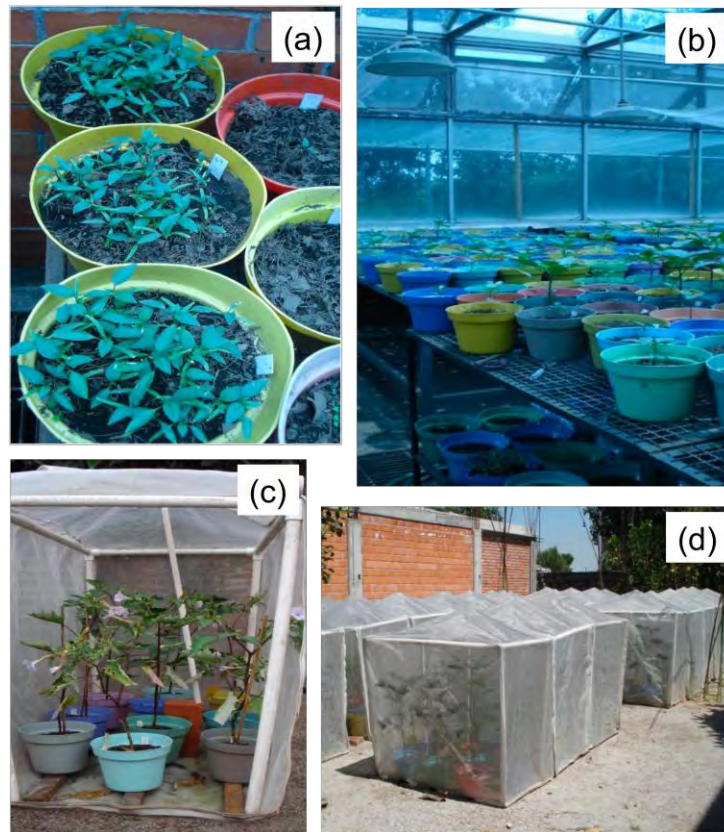
Durante el verano de 2008, aproximadamente 200 semillas por familia se pusieron a germinar conforme a los métodos descritos en Fornoni y Núñez-Farfán (2000) para obtener un total de 30 plantulas por familia (N = 180) (Fig. 6a). Después de dos semanas, las plántulas se sembraron individualmente en macetas de 4 litros y se colocaron en el invernadero del Instituto de Ecología (UNAM) (Fig. 6b). Debido a la baja tasa de crecimiento de las plantas, éstas se regaron en dos ocasiones con un fertilizante soluble en agua (Scotts 20:20:20 N:P:K Peters Professional ®) a una concentración de 0.22 y 1.4% respectivamente. Dos meses después del transplante, se evaluó el tamaño de las plantas como el producto de su altura y el número de hojas expandidas. Posteriormente, todas las plantas se trasladaron en sus macetas a un jardín común ubicado en la zona media del Ajusco (zona sur del Distrito Federal).



**Figura 5.** Correlación genética entre la resistencia y la tolerancia a la herbivoría de varias familias de *D. stramonium* provenientes de la población de Ticumán, cada punto representa una familia genética. Dentro de los círculos se muestran aquellas familias genéticas que expresan menores niveles de resistencia y altos niveles de tolerancia (**a**) y las familias genéticas con altos niveles de resistencia y menor tolerancia (**b**).

El experimento consistió en manipular la frecuencia de plantas resistentes y tolerantes dentro de unas jaulas de malla antiáfido, de medidas 130 x 75 x 100 cm, que se construyeron para tal efecto. Cada jaula tenía diez plantas, y se diseñaron tres tratamientos de frecuencia: 1:9, 5:5 y 9:1 de plantas resistentes y tolerantes respectivamente. Las plantas eran de aproximadamente el mismo tamaño (Fig.

6c). La ubicación de las plantas dentro de cada jaula se asignó aleatoriamente y no se reacomodaron a lo largo del experimento. En total, se tuvieron seis replicas (i.e. jaulas) por tratamiento de frecuencia distribuidas en tres bloques aleatorios en el jardín común (Fig. 6d).



**Figura 6.** (a) Germinación de semillas de *D. stramonium*. (b) Crecimiento de *D. stramonium* en el invernadero. (c) Distribución de las plantas dentro de jaulas hechas con malla antiáfido. (d) Vista del jardín común.

A finales de agosto, se colectaron al azar 50 puestas del herbívoro *L. trilineata* provenientes de la reserva del Pedregal de San Ángel. La elección de herbívoros provenientes del Pedregal y de plantas provenientes de Ticumán

asegura que los resultados no presenten un efecto de la adaptación de los herbívoros del Pedregal a los niveles de resistencia y tolerancia de las plantas de su hábitat nativo. Las puestas se mantuvieron bajo condiciones de insectario (26°C; 12:12 Luz:Oscuridad) hasta que emergieron los adultos. Todos los adultos se colocaron dentro de un bote y se esperó hasta que comenzaran a aparearse, identificando de esta manera parejas de adultos vírgenes. Cuando la mayoría de las plantas iniciaron la floración, se colocaron cuatro parejas de adultos vírgenes dentro de cada jaula. Esta fase fenológica de la población de *D. stramonium* corresponde al momento en el que *L. trilineata* comienza a consumir a su hospedero en condiciones naturales (*obs. pers.*). Dos semanas después de colocar a los herbívoros dentro de las jaulas, se empezaron a realizar censos semanales para contar el número de huevos y de larvas presentes en cada planta. El experimento duró aproximadamente dos meses y finalizó cuando emergió la siguiente generación de adultos herbívoros.

Durante el experimento se estimaron las siguientes variables: preferencia de oviposición de las hembras, supervivencia de las larvas, densidad de larvas por planta y densidad final de adultos. La preferencia de oviposición se estimó como el número total de huevos presentes en cada planta. Esta estimación se llevó a cabo a lo largo de cuatro censos semanales realizados entre las seis y las diez de la mañana, cuando los herbívoros se encuentran relativamente inactivos. Dado que en condiciones naturales las larvas no se pueden marcar, su supervivencia se estimó como la probabilidad de que alcanzaran el tercer estadio larval. Un estudio previo mostró que las larvas del tercer estadio tienen una probabilidad del 96% de llegar a adultos (Garrido, 2004). A partir de los datos obtenidos en los censos, se



estimó la supervivencia de las larvas por planta como el porcentaje de huevos que eclosionaron y que llegaron al tercer estadio larval. Al final del experimento todas las plantas fueron cosechadas y las hojas se guardaron en prensas para posteriormente medirlas. La densidad de larvas por planta se estimó como la suma total de huevos y de larvas de los estadios uno y dos (encontradas en el censo cuatro) entre el área foliar de la planta, es decir como el número de individuos por planta. El área foliar por planta se estimó utilizando un medidor de área (Analizador Digital de Imágenes, WINDIAS BASIC). Finalmente, cuando la segunda generación de adultos emergió, se contó el número total de adultos por jaula para obtener la densidad final.

### **2.3 Análisis de datos**

La preferencia de oviposición se evaluó mediante un Análisis de Varianza de medidas repetidas, ya que se realizaron conteos del número de huevos presentes en cada planta (resistente o tolerante) durante cuatro censos semanales. Debido a que el número de huevos por planta no se ajustó a una distribución normal, se utilizó el procedimiento CATMOD de SAS 8.0 (SAS, 1999) que ajusta modelos lineales a datos de conteos. El modelo incluyó las siguientes fuentes de variación: tipo de defensa, tratamiento de frecuencia de plantas resistentes y tolerantes, tiempo (censos) y todas las interacciones entre estos factores. Posteriormente se realizaron pruebas de Tukey-Kramer para detectar cuáles pares de medias diferían. La supervivencia de las larvas se analizó mediante un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con una distribución Poisson y la opción Log para la función de ligamiento. Para este análisis se consideraron como fuentes de variación el tipo

de defensa, la densidad de larvas como covariable y la interacción entre ambas. Finalmente, el efecto de la frecuencia de plantas resistentes y tolerantes sobre la densidad final de herbívoros se evaluó mediante un Análisis de Varianza de una vía, seguido de pruebas poshoc de Tukey-Kramer. Los análisis de esta última variable se realizaron en el programa JMP 7 (SAS, 1999).

### III. Resultados

#### 3.1 Preferencia de oviposición de la hembra

La estrategia de defensa que presentaron las plantas de *D. stramonium* no tuvo un efecto sobre la preferencia de oviposición de su herbívoro especialista *L. trilineata* (Tabla 2). Es decir, el número promedio de huevos depositados en plantas resistentes ( $40.94 \pm 3.3$  huevos) (media  $\pm$  EE) fue estadísticamente equivalente al número de huevos depositados en plantas tolerantes ( $45.62 \pm 3.96$  huevos) (Fig. 7). Tampoco se encontró un efecto de la frecuencia con la que se ofrecieron plantas resistentes y tolerantes sobre el número de huevos depositados por planta (Tabla 2). Sin embargo, se detectó un efecto significativo de la interacción entre el tipo de defensa y la frecuencia de aparición sobre el número de huevos por planta (Tabla 2). Este resultado sugiere que la preferencia de oviposición del herbívoro depende no sólo de la estrategia de defensa que expresa la planta, sino también de la frecuencia con la que dicha defensa se encuentra representada en la población de plantas. En general, los herbívoros prefirieron ovipositar en plantas tolerantes cuando éstas se encontraban a bajas frecuencias rodeadas de plantas resistentes (Fig. 8). Por otro lado, el tiempo también tuvo un efecto sobre la preferencia de oviposición (Tabla 2), indicando que el número de huevos presentes en cada planta varió a lo largo de la temporada (Fig. 9). Finalmente, ninguna de las interacciones que incluyeron el factor tiempo tuvieron un efecto sobre la preferencia de oviposición, excepto la interacción entre el tipo de defensa y el tiempo, que tuvo un efecto marginalmente significativo (Tabla 2).

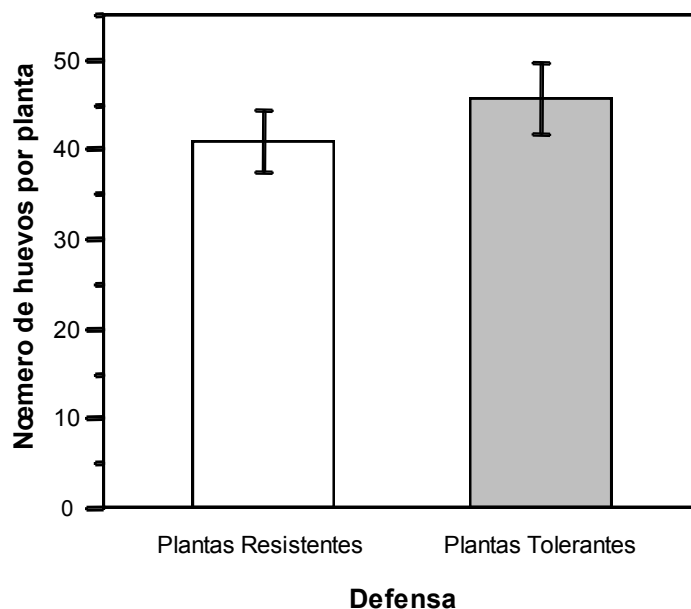
### 3.2 Supervivencia de las larvas y densidad final de herbívoros

No se detectó un efecto de la estrategia de defensa de las plantas sobre la supervivencia de las larvas ( $\chi^2 = 2.06$ ,  $P = 0.1504$ ). En promedio, el porcentaje de supervivencia fue de 50.2% y 49.8% en plantas resistentes y tolerantes respectivamente. Sin embargo, la densidad de larvas que había sobre las plantas sí tuvo un efecto significativo sobre esta variable ( $\chi^2 = 14.98$ ,  $P = 0.0001$ ) al igual que la interacción defensa por densidad ( $\chi^2 = 8.77$ ,  $P = 0.0031$ ). En general, el efecto de la densidad sobre la supervivencia de las larvas fue negativo y éste sólo se expresó en plantas resistentes (Fig. 10). Finalmente, la frecuencia con la que se presentaron las plantas resistentes y tolerantes afectó la densidad final del herbívoro ( $\chi^2 = 319.7$ ,  $P = < 0.0001$ ). La densidad de adultos de la segunda generación fue mayor cuando las plantas resistentes se encontraban en baja frecuencia ( $224.8 \pm 41.5$  adultos) y disminuyó conforme aumentó la frecuencia de plantas resistentes dentro de las parcelas experimentales ( $123.5 \pm 32.1$  adultos) (Fig. 11).

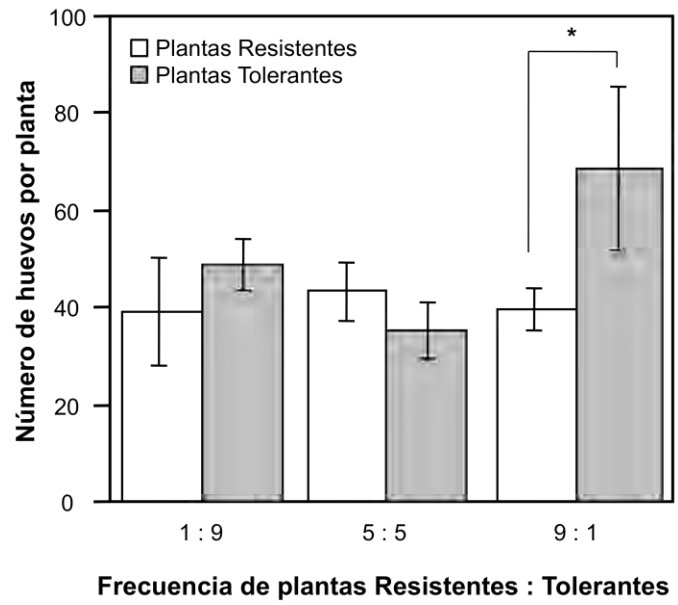
**TABLA 2.** Resultados del Análisis de Varianza de medidas repetidas para la preferencia de oviposición, estimada como el número de huevos por planta. Los valores en negritas indican los efectos significativos.

<b>Fuente de Variación</b>	<b>g.l.</b>	<b><math>\chi^2</math></b>	<b>P</b>
Defensa	1	0.65	0.4207
Frecuencia	2	1.94	0.3786
Defensa × Frecuencia	2	6.45	<b>0.0398</b>
Tiempo	3	192.87	<b>&lt; 0.0001</b>
Defensa × Tiempo	3	7.77	0.0510 †
Frecuencia × Tiempo	6	5.29	0.5072
Defensa × Frecuencia × Tiempo	6	5.53	0.4774

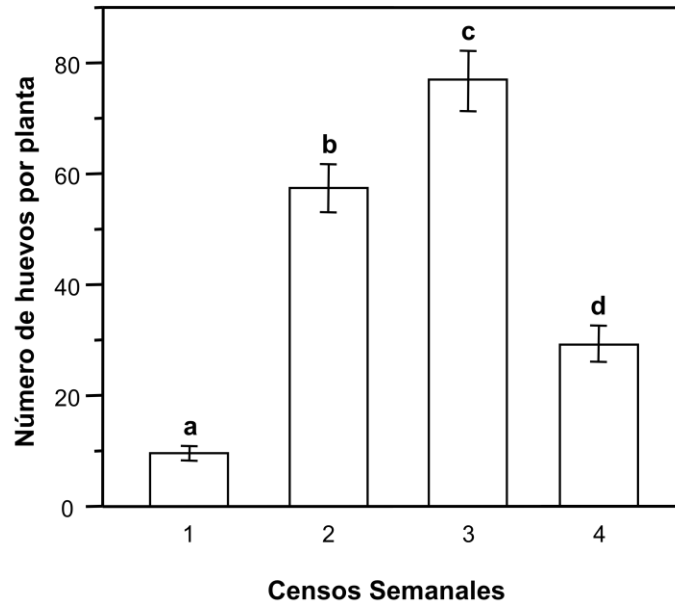
† valores marginalmente significativos



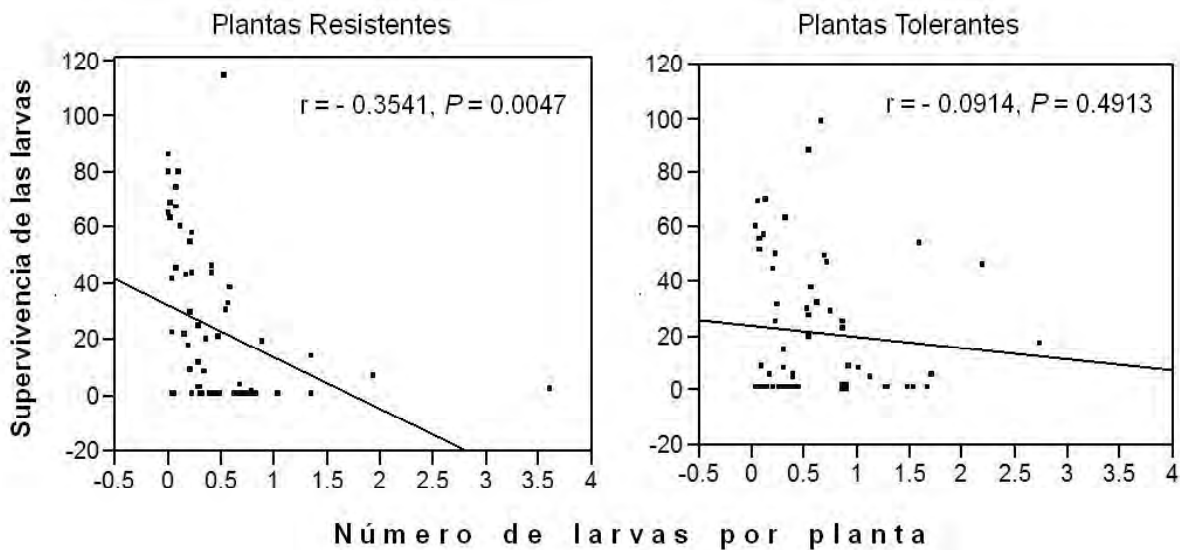
**Figura 7.** Número promedio de huevos presentes en plantas resistentes ( $40.94 \pm$  EE 3.3 huevos) y en plantas tolerantes ( $45.62 \pm$  EE 3.96 huevos). Población N=90 plantas resistentes y N=90 plantas tolerantes.



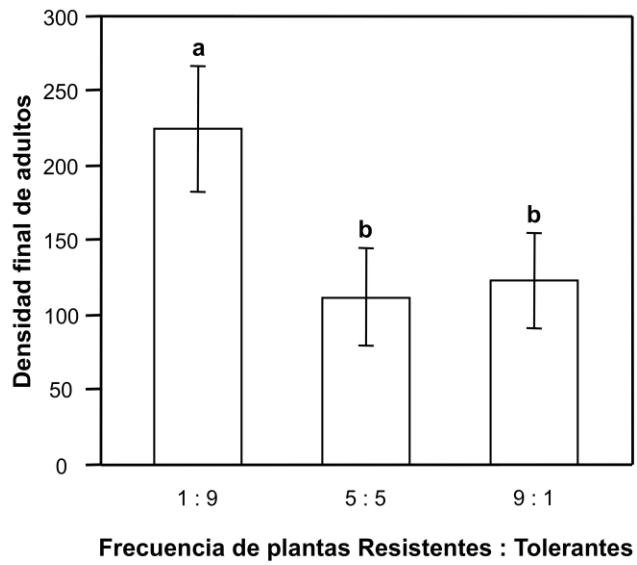
**Figura 8.** Efecto de la interacción entre el tipo de defensa y la frecuencia con la que se presenta sobre el número promedio de huevos por planta. (Nota: \* representa diferencias significativas de acuerdo a Tukey-Kramer). N=60 plantas por tratamiento de frecuencia.



**Figura 9.** Variación en el número promedio ( $\pm$  EE) de huevos en las 180 plantas a lo largo de cuatro censos semanales. Las barras con letras diferentes representan diferencias significativas de acuerdo a Tukey-Kramer.



**Figura 10.** Relación entre la densidad de larvas (número de individuos por planta) sobre la supervivencia de las larvas de *L. trilineata* en plantas resistentes y tolerantes de *D. stramonium*. Cada punto es una planta. Los valores del estadístico  $r$  y su  $p$  asociada se presentan arriba de cada gráfica.



**Figura 11.** Promedio ( $\pm$  EE) de la densidad final de adultos de la segunda generación en tratamientos con diferente frecuencia de plantas resistentes y tolerantes. Las barras con letras diferentes representan diferencias significativas entre los tratamientos de frecuencias de acuerdo a Tukey-Kramer.



## IV. Discusión

### *Efecto de la frecuencia de plantas resistentes y tolerantes sobre la preferencia de oviposición de la hembra*

Hasta el momento, pocos estudios han evaluado la preferencia de los insectos entre distintos genotipos de la misma especie. Algunos de estos estudios han encontrado que las hembras de los herbívoros reconocen y prefieren ciertos genotipos dependiendo de su composición química (Valladares & Lawton, 1991; Lin *et al.*, 1998; Pettis *et al.*, 2004; Rapley *et al.*, 2004). Sin embargo, otros trabajos no han detectado diferencias en la preferencia de los insectos por genotipos que difieren en la intensidad de su resistencia (Nielsen *et al.*, 2001), o en la concentración de nitrógeno en las hojas (Glynn *et al.*, 2004). En este trabajo tampoco se encontró que las hembras de *L. trilineata* tuvieran mayor preferencia por ovipositar en plantas con diferentes tipos de defensa (resistencia o tolerancia). A pesar de que se seleccionaron familias genéticas de *D. stramonium* que diferían en la expresión de su defensa, es posible que bajo las condiciones particulares en las que se realizó este experimento (*e.g.* crecer en un ambiente abiótico diferente a su hábitat de origen y con la presencia de un herbívoro perteneciente a otra población), las diferencias en resistencia y tolerancia no se hayan expresado. Si esto fuera cierto, es posible que la ausencia de una preferencia de oviposición se deba a que los diferentes genotipos de las plantas experimentales hayan expresado niveles similares de resistencia y tolerancia. Sin embargo, se tiene evidencia de que durante este experimento las familias genéticas que se eligieron por expresar mayores niveles de resistencia continuaron expresando una alta

resistencia ( $F_{1,354} = 7.9541$ ,  $P = 0.0051$ ).

Por otro lado, la ausencia de una preferencia de oviposición por parte de las hembras pudo deberse a la presencia de limitaciones sensoriales en las hembras que les impidieron distinguir entre diferentes genotipos de sus plantas alimenticias (Bernays, 2001). En particular, el papel que juegan las señales visuales en la preferencia de oviposición de las hembras se ha estudiado ampliamente en escarabajos de la familia Chrysomelidae (revisado en Fernandez & Hilker, 2007), a la cual pertenece *L. trilineata*. Aparentemente, estos insectos se orientan y encuentran a sus plantas hospederas por medio de siluetas (Jermy *et al.*, 1988), tamaño de la planta (Price, 1991; Heisswolf *et al.*, 2006) y colores (Zehnder & Speese, 1987; Szentesi *et al.*, 2002). Dado que en este experimento todas las plantas que estaban dentro de las jaulas eran aproximadamente del mismo tamaño, es posible que las señales que utilicen las hembras para detectar y encontrar a sus plantas preferidas se hayan visto reducidas. Sin embargo, aún no se sabe cuáles son las señales que utiliza *L. trilineata* para encontrar y discriminar entre diferentes hospederos.

Otra posible explicación para la ausencia de una preferencia de oviposición por parte de las hembras es una limitación del tiempo que las hembras tienen para ovipositar (Odendaal & Rausher, 1990). Las hembras de este insecto comienzan a ovipositar inmediatamente después de aparearse (*obs. pers.*), por lo que el tiempo que tienen para buscar una planta adecuada para ovipositar podría ser reducido. Es posible también que la calidad nutricional de las plantas resistentes y tolerantes sea similar y que la hembra no las perciba como diferentes (Awmack & Leather, 2002), por lo que el beneficio de ovipositar en cualquier planta es el mismo.

Finalmente, muchas especies de insectos herbívoros han desarrollado mecanismos de desintoxicación (Bernays & Chapman, 2000) y, por lo tanto, se han adaptado a sus plantas hospederas (Kaltz & Shykoff, 1998; Zhan *et al.*, 2002). *Lema trilineata* es un herbívoro especialista de *D. stramonium*, por lo que es posible que presente adaptaciones que le permiten enfrentar con éxito las defensas de su planta hospedera y que el efecto de la resistencia de las plantas no condicione la preferencia de oviposición de la hembra.

De forma interesante, se encontró que las hembras prefieren ovipositar en las plantas tolerantes, pero sólo cuando éstas se presentan en bajas frecuencias rodeadas de plantas resistentes (Fig. 8). Este resultado sugiere que las hembras sí pueden distinguir entre plantas resistentes y tolerantes, pero que la frecuencia con la que se encuentran ambos tipos de defensa condiciona fuertemente esta distinción. Estudios previos han reportado que la elección de la hembra está relacionada con la abundancia relativa de ciertos genotipos que son preferidos por ella (Singer, 1971; Courtney & Forsberg, 1988; Mayhew, 1997). Sin embargo, estos mismos estudios reportan que cuando el genotipo de mayor preferencia es muy raro, las hembras ovipositan en plantas que no son de su preferencia. En este trabajo se encontró el resultado contrario, ya que las hembras sí pudieron localizar a las plantas tolerantes, pero sólo cuando éstas se encontraban en baja frecuencia. Trabajos previos han supuesto que el tiempo de búsqueda de las hembras depende de la frecuencia con la que se encuentran diferentes genotipos en las poblaciones y de la probabilidad de encontrar a un hospedero de alta calidad (Jaenike, 1978; Williams, 1983; Thompson, 1986). Es probable que las hembras de *L. trilineata* modifiquen el tiempo de búsqueda de un sitio para

ovipositar dependiendo de la frecuencia de plantas resistentes y tolerantes.

El efecto del transcurso del tiempo sobre la preferencia de oviposición de las hembras podría estar relacionado con la densidad de larvas y, por lo tanto, con un incremento en la competencia intraespecífica por los recursos en las plantas con mayores densidades de larvas (Wise *et al.*, 2006; Fernandez & Hilker, 2007). Al comienzo de este experimento las hembras podían ovipositar libremente, pero el número de huevos por planta incrementó notablemente para el segundo ( $57.3 \pm 4.3$  huevos/planta) y el tercer censo ( $76.8 \pm 5.3$  huevos/planta). Este incremento pudo condicionar la preferencia subsecuente de las hembras. En el último censo, el número de larvas por planta era alto tanto en plantas tolerantes ( $64.2 \pm 6.4$  larvas/planta) como en plantas resistentes ( $59.8 \pm 5.3$  larvas/planta), por lo que había pocos recursos para que las larvas pudieran alimentarse y un espacio muy reducido para ovipositar.

#### *Relación entre la preferencia de oviposición de la hembra y la supervivencia de su descendencia*

En este trabajo no se detectó una relación entre la preferencia de oviposición de las hembras y el desempeño de las larvas (en términos de supervivencia), ya que la preferencia de las hembras por plantas tolerantes dependió de su frecuencia en el hábitat y, la supervivencia de las larvas fue similar en plantas resistentes y tolerantes. En 1988, Thompson planteó una hipótesis para tratar de explicar la ausencia de una correlación entre la preferencia de oviposición de la hembra y el desempeño de su descendencia. Esta hipótesis propone que la preferencia de oviposición de la hembra cambia en función de la distribución espacial y

abundancia relativa de diferentes genotipos de plantas dentro de la población (o del parche). De esta forma, la presencia y/o abundancia relativa de las especies o genotipos preferidos por las hembras y de aquellos que resultan más adecuados para el desempeño de las larvas cambian a lo largo del tiempo. Bajo estas condiciones, es probable que la acción de la selección natural hacia favorecer el uso y la preferencia de genotipos específicos no sea consistente a través de las generaciones y, por lo tanto, no se esperaría que existiera una correlación fuerte entre la preferencia de oviposición de las hembras y el desempeño de su progenie. Si, en condiciones naturales, la frecuencia de plantas resistentes y tolerantes de *D. stramonium* varía espacial y temporalmente, es posible que aún cuando las hembras prefieran ovipositar sobre plantas tolerantes, no se detecte una asociación entre la preferencia de oviposición de la hembra y el desempeño de las larvas (Futuyma, 1983).

El movimiento de las larvas entre las diferentes plantas de una población podría también explicar la ausencia de una relación entre la preferencia de oviposición de las hembras y el desempeño de las larvas. Algunos estudios previos muestran que larvas de estadios avanzados pueden desplazarse hacia otros hospederos si la planta en donde eclosionaron no es adecuada para su desarrollo (Gotthard *et al.*, 2005; Kursar *et al.*, 2006). En este experimento se observó que las larvas del tercer y cuarto estadio tienen mayor movilidad que las larvas más jóvenes. Sin embargo, no se evaluó si su desplazamiento está en función de la calidad de las plantas hospederas o de la densidad de larvas por planta. Además, es posible que las larvas alcancen su mejor desempeño (mayor tasa de crecimiento) bajo una dieta mixta (MacFarlane & Thorsteinson, 1980) de

plantas tolerantes y resistentes. Si este fuera el caso, sería muy difícil detectar una correlación entre la preferencia de oviposición de las hembras y el desempeño de las larvas.

En general, la densidad de larvas presentes en cada planta tuvo un efecto negativo sobre su supervivencia, ya que cuando la densidad de larvas fue mayor, la supervivencia de las larvas disminuyó. Sin embargo, el efecto negativo de la densidad sobre la supervivencia sólo se expresó en las plantas resistentes (Fig. 10). Este resultado sugiere que la preferencia de oviposición de las hembras podría estar condicionada por la intensidad de la competencia intraespecífica al momento de elegir una planta para ovipositar. Además, el efecto diferencial que tiene la densidad sobre la supervivencia de las larvas en plantas resistentes y tolerantes podría explicar las diferencias en la densidad final de adultos herbívoros por jaula (Fig. 11). Es decir, la baja densidad de adultos herbívoros que se encontró en las jaulas donde la frecuencia de plantas resistentes era alta, puede deberse a que el efecto negativo de la densidad sobre la supervivencia de las larvas sólo se expresó en las plantas resistentes. Además, este resultado sugiere que en promedio, el éxito reproductivo de las hembras aumentó con la frecuencia de plantas tolerantes dentro de la población.

## V. Conclusiones

- Los resultados obtenidos en este trabajo indican que la resistencia y la tolerancia de la planta *D. stramonium* no afectan la preferencia de oviposición de las hembras de *L. trilineata*.
- De igual forma, la frecuencia con la que están representados ambos tipos de defensa en la población de plantas no afectó la preferencia de oviposición de este insecto.
- Sin embargo, se encontró que la preferencia de oviposición de las hembras de *L. trilineata* es afectada por la interacción entre la defensa y la frecuencia. Es decir, las hembras modificaron su preferencia de oviposición dependiendo de la defensa de la planta y de qué tan común es esta defensa dentro de la población.
- Se encontró que el tiempo y la posible relación con la densidad de larvas son factores importantes al momento de elegir una planta adecuada para ovipositar.
- Por otro lado, el tipo de defensa de *D. stramonium* no afectó la supervivencia de las larvas, y tampoco se detectó una asociación entre la preferencia de oviposición de las hembras y la supervivencia de las larvas. Sin embargo, la densidad de larvas y la interacción defensa por densidad sí tuvieron un efecto significativo. Cuando la densidad de larvas fue mayor, la supervivencia de las larvas disminuyó y el efecto negativo de la densidad sobre la supervivencia sólo se expresó en las plantas resistentes.

- Finalmente, la frecuencia con la que se presentaron en la población de plantas los diferentes tipos de defensas sí afectó la densidad final de adultos herbívoros: al aumentar la frecuencia de plantas tolerantes aumentó el tamaño de la población de *L. trilineata*, mientras que el incremento en frecuencia de plantas resistentes redujo la densidad de herbívoros.



## VI. Perspectivas

La realización de este trabajo aportó nueva evidencia acerca del efecto de la frecuencia de diferentes tipos de defensas (resistencia y tolerancia) en una población de plantas sobre la preferencia de oviposición de la hembra. Sin embargo, también surgieron nuevas preguntas que podrían ser evaluadas en futuros trabajos sobre preferencia de oviposición en insectos herbívoros. En particular, en este sistema de estudio (*D. stramonium* – *L. trilineata*), sería interesante evaluar los siguientes aspectos:

- Estimar si la preferencia de oviposición de la hembra depende de la cantidad de daño que presenta la planta. Para evaluar este aspecto, se podría manipular la densidad de larvas en cada planta y, posteriormente, podría estimarse la preferencia.
- Estimar la capacidad de desplazamiento de las larvas y evaluar si éstas pueden cambiar de hospedero durante su desarrollo. Además, evaluar si dichos cambios están relacionados con características químicas o físicas de las plantas que se modifican durante su ontogenia.
- *Datura stramonium* es consumida por varias especies de insectos herbívoros (Núñez-Farfán & Dirzo, 1994). En este trabajo se evaluó la preferencia de uno de sus consumidores. Sin embargo, sería interesante evaluar si la presencia previa de otro herbívoro condiciona la preferencia de terceras especies.
- Se podría evaluar si la preferencia de oviposición de la hembra está en función de la presencia o abundancia de sus depredadores y parasitoides (fuerzas descendentes). *Lema trilineata* es un sistema de estudio ideal para evaluar

estos efectos, ya que presenta dos especies de parasitoides (generalistas y especialistas) y podría estimarse si éstos ejercen diferentes presiones de selección sobre la supervivencia de las larvas y, por lo tanto, afectan indirectamente la preferencia de oviposición de la hembra.

- Finalmente, hasta ahora no se conocen cuáles son los mecanismos de tolerancia que tiene *D. stramonium*, por lo cual sería conveniente realizar estudios que nos indiquen los mecanismos con los cuales responde esta especie de planta al daño causado por sus herbívoros.

## Literatura citada

Agrawal A.A. 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science* **279**, 1201-1202.

Awmack, C.S. & Leather, S.R. 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* **47**, 817-844.

Ayala, F.J. & Campbell, C.A. 1974. Frequency-dependent selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**, 115-138.

Bach, C.E. 1984. Plant spatial pattern and herbivore population dynamics: Plant factors affecting the movement patterns of a tropical cucurbit specialist (*Acalymma innubum*). *Ecology* **65**, 175-190.

Bernays, E.A. 2001. Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annual Review of Entomology* **46**, 703-727.

Bernays, E.A. & Chapman, R.F. 2000. Plant secondary compounds and grasshoppers: beyond plant defenses. *Journal of Chemical Ecology* **26**, 1773-1794.

Bernays, E.A. & Graham, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* **69**, 886-892.

Björkman, C., Larsson, S. & Bommarco, R. 1997. Oviposition preference in pine sawflies: a trade-off between larval growth and defence against natural enemies. *Oikos* **79**, 45-52.

Bruce, T.J.A., Wadhams, L.J. & Woodcock, C.M. 2005. Insect host location: a volatile situation. *Trends in Plant Science* **10**, 269-274.

Bultman T.L., Bell, G. & Martin, W.D. 2004. A fungal endophyte mediates reversal of wound-induced resistance and constrains tolerance in a grass. *Ecology* **85**, 679-685.

Courtney, S.P. & Forsberg J. 1988. Host use by two pierid butterflies varies with host density. *Functional Ecology* **2**, 67-75.

Craig, T.P. & Itami, J.K. 2008. *Specialization, Speciation, and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. University of California, Press, Berkeley. U.S.A. 227-244 p.

Damman, H. 1989. Facilitative interactions between two lepidopteran herbivores of *Asimina*. *Oecologia* **78**, 214-219.

Damman, H. & Feeny, P. 1988. Mechanisms and consequences of selective oviposition by the zebra swallowtail butterfly. *Animal Behaviour* **36**, 563-573.

- Dudu, P.O., Okiwelu, S.N. & Lale N.E.S. 1998. Oviposition of *Oryzaephilus mercator* (Fauvel) (Coleoptera: Silvanidae) on *Arachis hypogaea* (L.) (Papilionaceae), *Citrullus lanatus* (Thunb.) (Cucurbitaceae) and *Irvingia gabonensis* Var. *Excelsa* (Baillon)(Irvingiaceae). *Journal of Stored Products Research* **34**, 37-44.
- Egas, M. & Sabelis M.W. 2001. Adaptive learning of host preference in a herbivorous arthropod. *Ecology Letters* **4**, 190-195.
- Espinosa, G.E. & Fornoni, J. 2006. Host tolerance does not impose selection on natural enemies. *New Phytologist* **170**, 609-614.
- Fernandez, P. & Hilker, M. 2007. Host plant location by Chrysomelidae. *Basic and Applied Ecology* **8**, 97-116.
- Fornoni, J. & Núñez-Farfán, J. 2000. Evolutionary ecology of *Datura stramonium*: genetic variation and costs for tolerance to defoliation. *Evolution* **54**, 789-797.
- Fornoni, J. & Núñez-Farfán, J. & Valverde, P.L. 2003a. Evolutionary ecology of tolerance to herbivory: advances and perspectives. *Comments on Theoretical Biology* **8**, 1-21.
- Fornoni, J., Valverde, P.L. & Núñez-Farfán, J. 2003b. Quantitative genetics of plant tolerance and resistance against natural enemies of two natural populations of *Datura stramonium*. *Evolutionary Ecology Research* **5**, 1049-1065.
- Fornoni, J., Valverde, P.L. & Núñez-Farfán, J. 2004. Population variation in the cost and benefit of tolerance and resistance against herbivory in *Datura stramonium*. *Evolution* **58**, 1696-1704.
- Fritz R.S. & Simms, E.L. 1992. Plant resistance to herbivores and pathogens, ecology, evolution and genetics. Chicago, Chicago University Press. U.S.A. 216-239 p.
- Futuyma, D.J. 1983. Herbivorous insect: host-seeking behavior and mechanisms. Academic Press, New York. U.S.A. 227-244 p.
- Gardner, S.N. & Agrawal, A.A. 2002. Induced plant defence and the evolution of counter-defences in herbivores. *Evolutionary Ecology Research* **4**, 1131-1151.
- Garrido, E.E. 2004. Efecto de la tolerancia en líneas endogámicas de *Datura stramonium* sobre el desempeño de *Lema trilineata*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Glynn, C., Ronnberg-Wastljung, A.C., Julkunen-Tiitto, R. & Weih, M. 2004. Willow genotype, but not drought treatment affects foliar phenolic concentrations and leaf beetle resistance. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **113**, 1-14.

Gómez, J.M. & Zamora, R. 2000. Spatial variation in the selective scenario of *Hormathophylla apinosa* (Cruciferae). *The American Naturalist* **155**, 657-668.

Gotthard, K., Margraf, N., Rasmann, S. & Rahier, M. 2005. The evolution of larval foraging behavior in response to host plant variation in a leaf beetle. *Oikos* **109**, 503-512.

Goverde, M., Bazin, A., Kéry, M. Shykoff, J.A. & Erhardt, A. 2008. Positive effects of cyanogenic glycosides in food plants on larval developmet of the common blue butterfly. *Oecologia* **157**, 409-418.

Gurevitch, J., Scheiner, S.M. & Fox, G.A. 2002. The ecology of plants. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts U.S.A. 213-233 p.

Harrison, S. & Karban, R. 1986. Effects of an early-season folivorous moth on the success of a later-season species, mediated by a change in the quality of the shared host, *Lupinus arboreus* Sims. *Oecologia* **69**, 354-359.

Heisswolf, A., Joachim, P.H. & Obermaier, E. 2006. Multitrophic influences on egg distribution in a specialized leaf beetle at multiple spatial scales. *Basic and Applied Ecology* **7**, 565-576.

Heisswold, A., Obermaier, E. & Poethke, J. 2005. Selection of large host plants for oviposition by a monophagous leaf beetle: nutritional quality or enemy-free space?. *Ecological Entomology* **30**, 299-306.

Jaenike, J. 1978. On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. *Theoretical Population Biology* **14**, 350-356.

Jermey, T., Szentesi, A. & Horvath, J. 1988. Host plant finding in phytophagous insects- The case of the Colorado potato beetle. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **49**, 83-98.

Kaltz, O. & Shykoff, J.A. 1998. Local adaptation in host-parasite systems. *Heredity* **81**, 361-370.

Karban R. & Baldwin, I. 1997. Induced responses to herbivory. Chicago Ill. University of Chicago Press. U.S.A. 1-11 p.

Karimzadeh, J., Bonsall, M. B. & Wright, D.J. 2004. Bottom-up and top-down effects in a tritrophic system: the population dynamics of *Plutella xylostella* (L.)-*Cotesia plutellae* (Kurdjumov) on different host plants. *Ecological Entomology* **29**, 285-293.

Kogan, M. & Goede, R.D. 1970. The biology of *Lema trilineata daturaphila*, (Coleoptera: Chrysomelidae) with notes on efficiency of food utilization by larvae. *Annals of the Entomological Society of America* **63**, 537-546.

Kruess, A. 2002. Indirect interaction between a fungal plant pathogen and a herbivorous beetle of the weed *Cirsium arvense*. *Oecologia* **130**, 563-569.

Krug, E. & Proksch, P. 1993. Influence of dietary alkaloids on survival and growth of *Spodoptera littoralis*. *Biochemical Systematics and Ecology* **21**, 749-756.

Kursar, T.A., Wolfe, B.T., Epps, M.J. & Coley, P.D. 2006. Food quality, competition, and parasitism influence feeding preference in a neotropical Lepidopteran. *Ecology* **87**, 3058-3069.

Lamb, R.J., Sridhar, P., Smith M.A.H. & Wise I.L. 2003. Oviposition preference and offspring performance of a wheat midge *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Diptera: Cecidomyiidae) on defended and less defended wheat plants. *Environmental Entomology* **32**, 414-420.

Leather, S.R. 1993. Early season defoliation of bird cherry influences autumn colonization by the bird cherry aphid, *Rhopalosiphum padi*. *Oikos* **66**, 43-47.

Leather, S.R. 2002. Does variation in offspring size reflect strength of preference performance index in herbivorous insects? *Oikos* **96**, 192-195.

Lill J.T. & Marquis R. 2004. Leaf ties as colonization sites for forest arthropods: an experimental study. *Ecological Entomology* **29**, 300-308.

Lin, S., Binder, B.F. & Hart, E.R. 1998. Chemical ecology of cottonwood leaf beetle adult feeding preferences on Populus. *Journal of Chemical Ecology* **24**, 1791-1802.

MacFarlane, J.H. & Thorsteinson, A.J. 1980. Development and survival of the two-striped grasshopper *Melanoplus bivittatus* (Say) (Orthoptera: Acrididae), on various single and multiple plant diets. *Acrida* **9**, 63-76.

Mauricio, R. & Rausher, M.D. 1997. Experimental manipulation of putative selective agents provides evidence for the role of natural enemies in the evolution of plant defense. *Evolution* **51**, 1435-1444.

Mayhew, P.J. 1997. Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos* **79**, 417-428.

Mayhew, P.J. 2001. Herbivore host choice and optimal bad motherhood. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 165-167.

Meiners, T. & Obermaier, E. 2004. Hide and seek on two spatial scales – Vegetation structure effects herbivore oviposition and egg parasitism. *Basic and Applied Entomology* **5**, 87-94.

Morrow, P.A., Tonkyn, D.W. & Goldberg, R. J. 1989. Patch colonization by *Trirhabda canadensis* (Coleoptera: Chrysomelidae): Effects of plant species composition and wind. *Oecologia* **81**, 43-50.

Nielsen, J.K., Hansen, M.L., Agerbick, N., Petersen, B. L. & Halkier, B.A. 2001. Responses of the flea beetle *Phyllotreta nemorum* and *P. cruciferae* to

metabolically engineered *Arabidopsis thaliana* with altered glucosinolate profile. *Chemoecology* **11**, 75-83.

Nozawa, A. & Ohgushi, T. 2002. Life-history and oviposition preference of the willow spittlebug *Aphrophora pectoralis* (Homoptera: Aphrophoridae). *Entomological Science* **5**, 203-207.

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

Núñez-Farfán, J., Fornoni, J. & Valverde, P.L. 2007. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **38**, 541-566.

Odendaal, F.J. & Rausher, M.D. 1990. Egg load influences search intensity, host selectivity, and clutch size in *Battus philenor* butterflies. *Journal of Insect Behavior* **3**, 183-193.

Ohgushi, T. 2005. Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **36**, 81-105.

Pettis, G.V., Boyd, D.W., Braman, S.K., & Pounders, C. 2004. Potential resistance of crape myrtle cultivars to flea beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) damage. *Journal of Economic Entomology* **97**, 981-992.

Pilson, D. 1992. Aphid distribution and the evolution of goldenrod resistance. *Evolution* **46**, 1358-1372.

Power, M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* **73**, 733-746.

Price, P.W. 1991. The plant vigor hypothesis and the herbivore attack. *Oikos* **62**, 244-251.

Price, P.W., Bouton, C.E., Gross, P., McPheron, B.A., Thompson, J.N. & Weis, A.E. 1980. Interactions among three trophic levels: Influences of plant on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**, 41-65.

Raghu, S., Drew, R.A.I. & Clarke, A.R. 2004. Influence of host plant structure and microclimate on the abundance and behavior of a Tephritid fly. *Journal of Insect Behavior* **17**, 179-190.

Rapley, L.P., Allen, G.R. & Potts, B.M. 2004. Genetic variation in *Eucalyptus globules* in relation to susceptibility from attack by the southern eucalypt leaf beetle, *Chrysophtharta agricola*. *Australian Journal of Botany* **52**, 747-756.

- Rausher, M.D. & Papaj, D.R. 1983. Demographic consequences of discrimination among conspecific host plants by *Battus philenor* butterflies. *Ecology* **64**, 1402-1410.
- Rausher, M.D. & Simms, E.L. 1989. The evolution of resistance to herbivory in *Ipomoea purpurea*. I. Attempts to detect selection. *Evolution* **43**, 563-572.
- Rosenthal, J.P. & Kotanen, P.M. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* **9**, 145-148.
- Roy, B.A. & Kirchner, J.W. 2000. Evolutionary dynamics of pathogen resistance and tolerance. *Evolution* **54**, 51-63.
- SAS Institute Inc. (1999). JMP Version 7. SAS Publishing. North Carolina, U.S.A.
- SAS Institute Inc. (1999). SAS/STAT software: changes and enhancements through release 8.00. Publishing. North Carolina, U.S.A. 429-468 p.
- Scheirs, J., De Bruyn, L. & Verhagen, R. 2000. Optimization of adult performance determines host choice in a grass miner. *Proceedings The Royal Society Biological Sciences* **267**, 2065-2069.
- Schoonhoven, L.M., Jermy, T. & van Loon, J.J.A. 1998. Insect-plant biology. Oxford University Press. Published in U.S.A. 209-232 p.
- Shonle, I. & Bergelson, J. 2000. Evolutionary ecology of the tropane alkaloids of *Datura stramonium* L. (Solanaceae). *Evolution* **54**, 778-788.
- Simms, E.L. & Triplett, J. 1994. Cost and benefits of plant responses to disease: resistance and tolerance. *Evolution* **48**, 1973-1985.
- Singer, M.C. 1971. Evolution of food-plant preference in the butterfly *Euphydryas editha*. *Evolution* **25**, 383-389
- Singer, M.C. 1982. Quantification of host preference by manipulation of oviposition behavior in the butterfly *Euphydryas editha*. *Oecologia* **52**, 224-229.
- Singer, M.C. 1986. Insect-plant interactions. J.R. Miller & T.A. Miller. Springer-Verlag, New York. U.S.A. 65-94 p.
- Singer, M.C. 2000. Reducing ambiguity in describing plant-insect interactions: "preference", "acceptability" and "electivity". *Ecology Letters* **3**, 1-4.
- Singer, M.C., Ng, D. & Thomas C.D. 1988. Heritability of oviposition preference and its relationship to offspring performance within a single insect population. *Evolution* **42**, 977-985.



Singer, M.C., Vasco, D., Parmesan, C., Thomas, C.D. & Ng, D. 1992. Distinguishing between 'preference' and 'motivation' in food choice: an example from insect oviposition. *Animal Behaviour* **44**, 463-471.

Strauss, S.Y. 1991. Direct, indirect, and cumulative effects of three native herbivores on a shared host plant. *Ecology* **72**, 543-558.

Strauss, S.Y. & Agrawal, A.A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 179-185.

Strauss, S.Y., Watson, W. & Allen, M.T. 2003. Predictors of male and female tolerance to insect herbivory in *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* **84**, 2074-2082.

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.

Szentesi, A., Weber, D.C. & Jermy, T. 2002. Role of visual stimuli in host and mate location of the Colorado potato beetle. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **105**, 141-152.

Thaler, J.S., Stout, M.J., Karban, R. & Duffey, S.S. 2001. Jasmonate-mediated induced plant resistance affects a community of herbivores. *Ecological Entomology* **26**, 312-324.

Thomas, C.D., Ng, D., Singer, M.C., Mallet, J.L.B., Parmesan, C. & Billington H.L. 1987. Incorporation of a European weed into the diet of a North American herbivore. *Evolution* **41**, 892-901.

Thompson, J.N. 1986. Oviposition behavior and searching efficiency in a natural population of a braconid parasitoid. *Journal of Animal Ecology* **55**, 352-360.

Thompson, J.N. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **47**, 3-14.

Thompson, J.N. & Pellmyr, O. 1991. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology* **36**, 65-89.

Underwood, N., Anderson, K. & Inouye, B.D. 2005. Induced vs. constitutive resistance and the spatial distribution of insect herbivores among plants. *Ecology* **86**, 594-602.

Underwood, N. & Rausher, M.D. 2000. The effects of host-plant genotype on herbivore population dynamics. *Ecology* **81**, 1565-1576.

Valverde, P.L., Fornoni, J. & Núñez-Farfán, J. 2001. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *Journal of Evolutionary Biology* **14**, 424-432.

- Valladares, G. & Lawton, J.H. 1991. Host-plant selection in the holly leaf-miner: Does mother know best?. *Journal of Animal Ecology* **60**, 227-240.
- Vet, L.E.M. & Dicke, M. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology* **37**, 141-172.
- Weaver, S.E. & Warwick, S.I. 1984. The biology of canadian weeds. *Canadian Journal of Plant Science* **64**, 979-991.
- Williams, K.S. 1983. The coevolution of *Euphydryas chalcedona* butterflies and their larval host plants III: oviposition behavior and host plant quality. *Oecologia* **56**, 336-340.
- Wise, M.J., Partelow, J.M., Everson, K.J., Anselmo, M.K. & Abrahamson, W.G. 2008. Good mothers, bad mothers, and the nature of resistance to herbivory in *Solidago altissima*. *Oecologia* **155**, 257-266.
- Wise, M.J., Kieffer, D.L. & Abrahamson, W.G. 2006. Cost and benefits of gregarious feeding in the meadow spittlebug, *Philaenus spumarius*. *Ecological Entomology* **31**, 548-555.
- Wise, M.J. & Weinberg, A.M. 2002. Prior flea beetle herbivory affects oviposition preference and larval performance of a potato beetle on their shared host plant. *Ecological Entomology* **27**, 115-122.
- Wold, E.N. & Marquis, R.J. 1997. Induce defense in white oak: effects on herbivores and consequences for the plant. *Ecology* **78**, 1356-1369.
- Yamaga, Y. & Ohgushi T. 1999. Preference-performance linkage in a herbivorous lady beetle: consequences of variability of natural enemies. *Oecologia* **119**, 183-190.
- Zehnder, G. & Speese, J. 1987. Assessment of color response and flight activity of *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae) using window flight traps. *Environmental Entomology* **16**, 1199-1202.
- Zhan, J., Mundt, C.C., Hoffer, M.E. & McDonald, B.A. 2002. Local adaptation and effect of host genotype on the rate of pathogen evolution: an experimental test in a plant pathosystem. *Journal of Evolutionary Biology* **15**, 634-647.