



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

BIOLOGÍA EVOLUTIVA

**Selección natural en las defensas contra herbívoros de poblaciones  
nativas y foráneas de *Datura stramonium***

## TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**FRANCO NERY LIÑÁN VIGO**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:** Dr. Juan Servando Núñez Farfán

Instituto de Ecología, UNAM

**COMITÉ TUTOR:**

Dra. Karina Boege Paré

Instituto de Ecología, UNAM

Dr. Pedro Luis Valverde Padilla

Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa

CD. MX.

Septiembre, 2021



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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





# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

BIOLOGÍA EVOLUTIVA

Selección natural en las defensas contra herbívoros de poblaciones  
nativas y foráneas de *Datura stramonium*

## TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**FRANCO NERY LIÑÁN VIGO**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:** Dr. Juan Servando Núñez Farfán  
Instituto de Ecología, UNAM

**COMITÉ TUTOR:** Dra. Karina Boege Paré  
Instituto de Ecología, UNAM  
Dr. Pedro Luis Valverde Padilla  
Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa

MÉXICO, CD. MX.

Septiembre, 2021

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA

OFICIO CPCB/802/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité de Ecología y Biología Evolutiva del Posgrado en Ciencias Biológicas, del día 24 de mayo de 2021, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Biología Evolutiva**, del estudiante **LIÑÁN VIGO FRANCO NERY** con número de cuenta **520462016** con la tesis **“SELECCIÓN NATURAL EN LAS DEFENSAS CONTRA HERBÍVOROS DE POBLACIONES NATIVAS Y FORÁNEAS DE *Datura stramonium*”**, bajo la dirección del Tutor Principal **DR. JUAN SERVANDO NÚÑEZ FARFAN**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI  
Vocal: DRA. NATALIA IVALÚ CACHO GONZÁLEZ  
Vocal: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI  
Vocal: DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO  
Secretario: DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA

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

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 26 de agosto de 2021

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1° Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria  
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

## **Agradecimientos institucionales**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la oportunidad brindada.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo otorgado para la realización de estudios de maestría con la beca número 750295.

Al proyecto PAPIIT IN216620, "Evolución de la defensa química de las plantas cuando sus herbívoros están ausentes", que financió esta investigación.

A mi tutor principal, Dr. Juan Núñez Farfán y el comité tutor, Dra. Karina Boege Paré y Dr. Pedro Luis Valverde Padilla por sus valiosas observaciones y comentarios durante la realización de este trabajo.

## **Agradecimientos a título personal**

Al Dr. Juan Núñez Farfán, por abrirme las puertas de su laboratorio y permitirme trabajar en el mismo; brindarme el apoyo, paciencia y tiempo necesario para realizar el presente trabajo.

A la Dr. Rosalinda Tapia, por su buena disposición a ayudarme a lo largo del trabajo y su apoyo logístico.

Al equipo y compañeros del Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución, que prestaron su tiempo para ayudarme sin dudar.

A los miembros del jurado por sus valiosos comentarios, Dra. Ivalú Cacho, Dra. Ek del Val, Dr. Juan Fornoni, Dr. Mauricio Quesada y Dr. Pedro Luis Valverde.

A mi familia, por su apoyo y amor incondicional pese al tiempo y la distancia.

# ÍNDICE

<b>Tabla de contenido</b>	<b>Página</b>
<b>LISTA DE FIGURAS Y TABLAS.....</b>	<b>i</b>
<b>RESUMEN.....</b>	<b>1</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>2</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>3</b>
<b>II. HIPÓTESIS.....</b>	<b>6</b>
<b>III. OBJETIVO.....</b>	<b>6</b>
<b>IV. MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>7</b>
<i>Sistema de estudio .....</i>	<i>7</i>
<i>Experimento en invernadero .....</i>	<i>7</i>
<i>Rasgos medidos.....</i>	<i>9</i>
<i>Plasticidad fenotípica en respuesta al daño foliar.....</i>	<i>10</i>
<i>Análisis de datos.....</i>	<i>11</i>
Rasgos asociados de la tolerancia .....	14
Análisis de selección .....	14
<b>V. RESULTADOS.....</b>	<b>15</b>
Diferencias entre niveles de daño y poblaciones .....	15
Respuestas plásticas al daño foliar .....	18
<b>VI. DISCUSIÓN .....</b>	<b>32</b>
<b>VII. CONCLUSIÓN.....</b>	<b>39</b>
<b>VIII. REFERENCIAS.....</b>	<b>39</b>
<b>IX. ANEXOS.....</b>	<b>50</b>



## LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

### FIGURAS

### Página

- Figura 1.** Diagrama de cajas y bigotes para: A. Área foliar inicial y B. Diámetro basal inicial. La cruz indica el promedio y las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) en la prueba de Tukey..... 13
- Figura 2.** Respuesta de las plantas de *Datura stramonium* de poblaciones nativas y foráneas a distintos niveles de daño foliar. Los símbolos representan valores promedios y un error estándar de los datos no transformados ajustados por el área foliar y diámetro basal inicial. Las letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ) Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán, poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia..... 17
- Figura 3.** Plasticidad estimada mediante RDPI para: A. Área foliar, B. Diámetro, C. SLA, D. LMF (fracción de masa foliar), E. SMF (fracción de masa de tallos), F. RMF (fracción de masa de raíces), G. R/S (proporción raíz/vástago), H. Biomasa vegetativa, I. Número de Frutos, J. Peso de semillas, K. Peso promedio de semillas, L. Adecuación (Tolerancia). Los símbolos indican promedios del RDPI para poblaciones nativas (símbolos abiertos) y foráneas (símbolos cerrados) de *Datura stramonium*. Las letras indican diferencias significativas en la prueba de Tukey ( $P < 0.05$ ) ..... 19
- Figura 4.** Norma de reacción para el daño foliar de la adecuación (patrón de tolerancia) de las familias de cada población de *Datura stramonium*. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia..... 21
- Figura 5.** Componentes principales (CP1 y CP2) para los rasgos vegetativos de las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia..... 24
- Figura 6.** Gradientes de selección sobre los componentes principales en la población de Teotihuacán en los tres niveles de daño. La adecuación relativa se calculó dividiendo el valor de adecuación de cada planta entre el valor promedio de adecuación de la población en un nivel de daño determinado. Los valores significativos,  $P < 0.05$ , se indican en negritas..... 26

<b>Figura 7.</b> Gradientes de selección sobre los componentes principales en la población de Ticumán en los tres niveles de daño. La adecuación relativa se calculó dividiendo el valor de adecuación de cada planta entre el valor promedio de adecuación de la población en un nivel de daño determinado. .....	27
<b>Figura 8.</b> Gradientes de selección sobre los componentes principales en la población de Valdeflores en los tres niveles de daño. La adecuación relativa se calculó dividiendo el valor de adecuación de cada planta entre el valor promedio de adecuación de la población en un nivel de daño determinado. Los valores significativos, $P < 0.05$ , se indican en negritas.....	28
<b>Figura 9.</b> Gradientes de selección sobre los componentes principales en la población de Zubia en los tres niveles de daño. La adecuación relativa se calculó dividiendo el valor de adecuación de cada planta entre el valor promedio de adecuación de la población en un nivel de daño determinado. Los valores significativos, $P < 0.05$ , se indican en negritas.....	29
<b>Figura 10.</b> Norma de reacción para la biomasa en respuesta al daño foliar para las poblaciones de <i>Datura stramonium</i> estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.....	54
<b>Figura 11.</b> Norma de reacción para área foliar en respuesta al daño foliar para las poblaciones de <i>Datura stramonium</i> estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia. ....	55
<b>Figura 12.</b> Norma de reacción para diámetro basal en respuesta al daño foliar para las poblaciones de <i>Datura stramonium</i> estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia. .....	56
<b>Figura 13.</b> Norma de reacción para área foliar específica en respuesta al daño foliar para las poblaciones de <i>Datura stramonium</i> estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.....	57
<b>Figura 14.</b> Norma de reacción para la proporción raíz/vástago en respuesta al daño foliar para las poblaciones de <i>Datura stramonium</i> estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.....	58

<b>Figura 15.</b> Norma de reacción para la fracción de masa foliar en respuesta al daño foliar para las poblaciones de <i>Datura stramonium</i> estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.....	59
<b>Figura 16.</b> Norma de reacción para la fracción de masa de tallos en respuesta al daño foliar para las poblaciones de <i>Datura stramonium</i> estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.....	60
<b>Figura 17.</b> Norma de reacción para la fracción de masa de raíces en respuesta al daño foliar para las poblaciones de <i>Datura stramonium</i> estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.....	61
<b>Figura 18.</b> Norma de reacción para el número de frutos en respuesta al daño foliar para las poblaciones de <i>Datura stramonium</i> estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.....	62
<b>Figura 19.</b> Norma de reacción para el peso total de semillas en respuesta al daño foliar para las poblaciones de <i>Datura stramonium</i> estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.....	63
<b>Figura 20.</b> Norma de reacción para el peso promedio de semilla en respuesta al daño foliar para las poblaciones de <i>Datura stramonium</i> estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.....	64
<b>Figura 21.</b> Plasticidad en adecuación (tolerancia) con el índice de plasticidad (RDPI) ajustado.....	66

## TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Características ambientales de las cuatro poblaciones de <i>Datura stramonium</i> utilizadas.....	8
<b>Tabla 2.</b> ANOVA para los rasgos medidos al momento del daño .....	12
<b>Tabla 3.</b> ANOVAs para los RDPI de cada rasgo en función de la población .....	20
<b>Tabla 4.</b> Regresión por pasos de la tolerancia al daño foliar sobre los rasgos medidos .....	22
<b>Tabla 5.</b> Componentes principales de los rasgos vegetativos. Los valores en negritas corresponden a las variables con mayor influencia en el componente principal.....	23
<b>Tabla 6.</b> Gradientes de selección ( $\beta$ ) para los componentes principales para cada población y nivel de daño foliar. EE: error estándar. Los gradientes significativos se indican en negritas ( $P < 0.05$ ) .....	30
<b>Tabla 7.</b> Gradientes de selección ( $\beta$ ) para tolerancia y rasgos asociados, en cada población y niveles de daño foliar. EE: error estándar. Los gradientes significativos se indican con negritas ( $P < 0.05$ ) .....	31
<b>Tabla 8.</b> Correlación fenotípica entre los rasgos medidos. Los valores representan el coeficiente de correlación de Pearson, estimados a partir de los residuales estandarizados por nivel de daño y población. Valores significativos ( $P < 0.05$ ) en negritas.....	50
<b>Tabla 9.</b> Significancia de los tests de relación de verosimilitud de los análisis de efectos lineales mixtos para cada rasgo medido. Términos significativos en negritas.....	51
<b>Tabla 10.</b> Diferencias en RDPI para regiones (México/España). Se utilizó un análisis de efectos mixto. El factor fijo fue la región y el factor aleatorio fue la población anidada en la región. *El estadístico de prueba para el factor fijo fue $t$ y para el aleatorio fue $\chi^2$ (luego de un test de relación de verosimilitud entre un modelo incluyendo el factor aleatorio y un modelo que no). Los factores significativos en negritas ( $P < 0.05$ ) .....	53
<b>Tabla 11.</b> ANOVA para el RDPI ajustado en adecuación en función de la población.....	65

**Selección natural en las defensas contra herbívoros de poblaciones nativas y  
foráneas de *Datura stramonium***

Franco Liñán Vigo

## Resumen

La dirección en que las defensas de las plantas evolucionan depende de la comunidad de herbívoros presente en su ambiente. Cuando las plantas son introducidas a nuevos hábitats, generalmente se liberan de sus enemigos naturales, promoviendo que los recursos utilizados en producir y mantener las defensas en contra de los herbívoros puedan invertirse en otras funciones como crecimiento o reproducción. Por esta razón se espera que el nivel de defensas de poblaciones en un nuevo ambiente disminuya respecto a poblaciones nativas. Sin embargo, si el crecimiento o la habilidad competitiva comparten rasgos con la tolerancia al daño foliar, se espera que las poblaciones foráneas sean más tolerantes que las nativas y que en ausencia de daño produzcan más semillas. Para poner a prueba esta hipótesis, se realizó un estudio comparando poblaciones nativas y foráneas de *Datura stramonium*, herbácea anual nativa de México. Se realizó un experimento en invernadero utilizando plantas de poblaciones mexicanas y españolas bajo tres niveles de daño foliar, en las que se midieron rasgos de asignación de biomasa, área foliar, área foliar específica (SLA), peso de semillas total y promedio y número de semillas. Además, se investigó la asociación de estos rasgos y su plasticidad con la tolerancia al daño foliar. No se detectaron diferencias significativas entre poblaciones para la tolerancia y las poblaciones nativas produjeron mayor número de semillas en ausencia de daño. Los análisis indican que rasgos asociados al crecimiento y habilidad competitiva (SLA y RMF: asignación de biomasa a las raíces) se asocian también con la tolerancia, aunque no en la misma dirección. La RMF se asoció positivamente, mientras que la SLA se asoció negativamente con la tolerancia. Esta asociación sugiere que la tolerancia puede ser mantenida o incluso beneficiada pese a la ausencia de herbívoros y que los costos de esta defensa se reducirían al contribuir a otras funciones.

## Abstract

The direction of the evolution of plant defenses depends on herbivores' community present in its native range. When plants are introduced into a new range, this will generally be released from their natural enemies. This scenario fosters that the resources used to produce and maintain defenses against herbivores damage can be used for other functions like growth and/or reproduction. Thus, it is expected that the defense level of populations in a new range would be lower than that of native populations. However, if growth and competitive ability share traits with tolerance to leaf damage, it is expected that plants in non-native populations should have greater tolerance than native ones and in the absence of damage they have greater production of seeds. To test this hypothesis, a study was realized comparing native and non-native populations of *Datura stramonium*, an annual herb native of México. Biomass allocation, root to shoot ratio, leaf area, specific leaf area (SLA), seed mass and seed number were measured in plants of Mexican and Spanish populations grown in a greenhouse, under three levels of leaf damage. Additionally, the association of the measured traits and their plasticity with tolerance to leaf damage was investigated. Native populations produced more seeds than non-native ones in absence of leaf damage and no significant difference was detected between native and non-native populations for tolerance. The analysis indicate that traits associated with growth and competitive ability (SLA and RMF: root mass fraction) are also associated with tolerance, although in an opposite manner. The RMF was positively associated, whereas the SLA was negatively associated with tolerance. This result suggests that tolerance could be maintained or even benefited despite the absence of herbivores and the costs of this defense would be reduced by contributing to other functions.

## **I. Introducción**

Las invasiones biológicas representan una de las principales amenazas a la biodiversidad. Sin embargo, también representan una oportunidad para estudiar y entender los cambios evolutivos posteriores a la introducción de especies a nuevos hábitats (Wolfe et al. 2004, Bossdorf et al. 2005, Prentis et al. 2008). La introducción de poblaciones vegetales a un nuevo hábitat implica que éstas experimenten nuevas y diferentes interacciones de las que han influenciado originalmente su historia evolutiva. Por ejemplo, la ausencia de enemigos naturales (i.e. herbívoros tróficos) en un nuevo hábitat resulta en niveles de herbivoría y regulación más bajos en comparación al hábitat nativo, como lo postulado por la hipótesis de liberación del enemigo (ERH) (Keane & Crawley 2002). Por ello, puede esperarse que se favorezca la reasignación de los recursos de las defensas a otras funciones como crecimiento, reproducción o capacidad competitiva, como señala la hipótesis de la capacidad competitiva incrementada (EICA) (Blossey & Nötzold 1995). De este modo, es posible encontrar que las poblaciones introducidas son más fecundas y grandes en comparación a las nativas (Jakobs et al. 2004). La ERH y la hipótesis EICA plantean un escenario posible, posterior a la introducción a un ambiente nuevo, donde la evolución de la defensa dependerá de: los herbívoros presentes en el nuevo ambiente (generalistas o especialistas), el costo de las defensas, las correlaciones existentes entre los rasgos que componen las defensas y si estos rasgos desempeñan otros roles, como contribuir a la capacidad competitiva (Fornoni 2011, Honor & Colautti 2020, Avila-Sakar 2020, Núñez-Farfán & Valverde 2020).

Las plantas pueden lidiar con los herbívoros mediante dos estrategias defensivas: resistencia y tolerancia. Mediante la resistencia pueden evitar los efectos negativos de la herbivoría (Núñez-Farfán et al. 2007). Alternativamente, una vez que el daño ocurre, las plantas pueden tolerar el daño por medio de rasgos que amortigüen la pérdida de adecuación (Simms 2000, Núñez-Farfán et al. 2007). Así, la tolerancia puede considerarse como la norma



de reacción de la adecuación en un gradiente de daño (Simms 2000, Stowe et al. 2000) y es posible distinguir tres patrones generales de tolerancia: tolerancia completa (adecuación constante en el gradiente de daño), subtolerancia (la adecuación se ve reducida conforme el daño aumenta) y sobretolerancia (la adecuación aumenta en el gradiente de daño). El primer caso representa la ausencia de plasticidad en adecuación mientras que los dos siguientes corresponden a respuestas plásticas, aunque diferentes en dirección. El patrón de tolerancia observado depende de los rasgos asociados a la tolerancia, así como de sus cambios plásticos una vez que ocurre el daño (Alpert & Simms 2002, Camargo 2020). La evolución de la resistencia y la tolerancia en plantas depende de la presencia de variación genética en las poblaciones naturales (Rausher 1996, Mauricio 1998, Fornoni & Núñez-Farfán 2000, Fornoni et al. 2003), los costos de estas estrategias (Shonle & Bergelson 2000, Fornoni et al. 2004) y la presión selectiva ejercida por la comunidad de herbívoros (especialistas y generalistas) de estas poblaciones (Muola et al. 2010, Carmona & Fornoni, 2013, Castillo et al. 2014).

Ambas estrategias defensivas han sido estudiadas en el marco de poblaciones y especies invasoras (Zhang et al. 2018). Los resultados han sido variables, y se ha encontrado poblaciones invasoras con menores niveles de defensa (Wolfe et al. 2004), niveles similares (Bossdorf et al. 2004) o más defendidas que las poblaciones nativas (Ashton & Ler dau 2008). Estos patrones pueden surgir de la asociación que existe entre los rasgos que conforman las estrategias defensivas, así como posibles compromisos o disyuntivas (*trade-offs*) entre resistencia y tolerancia (Fineblum & Rausher 1995, de Jong & van der Meijden 2000, Zou et al. 2008a). Rasgos morfológicos, como los tricomas (Valverde et al. 2001, Núñez-Farfán et al. 2007), metabolitos secundarios (Shonle & Bergelson 2000) y asociaciones mutualistas con los enemigos naturales de los herbívoros (Price et al. 1980, Ness 2006) conforman la resistencia. En cambio, rasgos asociados al crecimiento (Weis et al. 2000, Camargo et al. 2015, Avila-Sakar 2020), capacidad competitiva (Stasty et al. 2005, Zou et al. 2008b), captura

de recursos y patrones de asignación de biomasa se asocian con la tolerancia (Rosenthal & Kotanen, 1994, Strauss & Agrawal, 1999, Stowe et al. 2000). Es posible que una menor inversión en resistencia a favor del crecimiento o capacidad competitiva también beneficie a la tolerancia. Si la presencia de herbívoros es menor y en consecuencia el daño en un nuevo ambiente, se esperaría que la selección actuase en contra de las defensas, como la resistencia, y a favor del crecimiento o capacidad competitiva (Franks et al. 2008). Sin embargo, si otra estrategia defensiva como la tolerancia contribuye a mejorar la habilidad competitiva ésta puede ser seleccionada a favor, ya que sus costos se reducen al contribuir a otra función. Por lo tanto, esta estrategia podría ser seleccionada en un ambiente sin herbívoros y donde los costos de la resistencia sean mayores a sus beneficios (Zou et al. 2008a, Fornoni 2011, Núñez-Farfán & Valverde 2020).

En este estudio se evaluaron las diferencias en algunos rasgos vegetativos, la adecuación (medida como el número de semillas) y tolerancia de poblaciones mexicanas y españolas de *Datura stramonium*, herbácea anual nativa de México e invasora en casi todas las regiones tropicales y templadas del mundo (Núñez-Farfán & Dirzo 1994, van Kleunen et al. 2007). Para esto se realizó un experimento en invernadero bajo tres niveles de daño foliar simulando el daño realizado por herbívoros foliares. Además, se investigó la asociación de los rasgos medidos con la tolerancia al daño foliar. Debido a que se ha encontrado que las poblaciones españolas experimentan niveles menores de daño (Valverde et al. 2015) y tienen niveles menores de resistencia (concentraciones más bajas de alcaloides) que las poblaciones nativas (Castillo et al. 2019) es posible que los recursos históricamente destinados a la resistencia costosa (Shonle & Bergelson 2000) se hayan reasignado a rasgos asociados con el crecimiento y la tolerancia (Carmago et al. 2015) en poblaciones contemporáneas de la especie en el nuevo ambiente.

## **II. Hipótesis**

Asumiendo (con base en Valverde et al. 2015) que las poblaciones foráneas de *Datura stramonium* han experimentado históricamente niveles de herbivorismo menores y que la inversión en los rasgos asociados a la resistencia (e.g. alcaloides) implican costos que hacen que sea ésta seleccionada en contra cuando no hay herbívoros, los genotipos de poblaciones foráneas podrían asignar recursos al crecimiento (rasgos subyacentes a la tolerancia) y por ende la tolerancia. A la luz de esta hipótesis se predice que: i) Las plantas foráneas alcanzarán, en promedio, una mayor adecuación que las poblaciones nativas, en un ambiente sin herbivorismo. ii) Las plantas foráneas experimentarán una reducción menor en adecuación en un gradiente de daño (i.e., tendrán mayor tolerancia), con respecto a las poblaciones nativas.

## **III. Objetivo**

Determinar la adecuación de las poblaciones de *D. stramonium* provenientes de ambientes nativos (México) y foráneos (España) en presencia y ausencia de daño foliar.

- a. Cuantificar la adecuación promedio de genotipos de distintas poblaciones nativas (mexicanas) y foráneas (españolas) de *Datura stramonium*, en un gradiente de daño foliar en ausencia de herbívoros.
- b. Determinar las diferencias en la expresión fenotípica de los caracteres vegetativos asociados con mecanismos de tolerancia y éxito reproductivo de las plantas en distintos niveles de daño.

## IV. Materiales y Métodos

### *Sistema de estudio*

*Datura stramonium* L. (Solanaceae) es una planta herbácea anual cosmopolita nativa de Norteamérica, México y el sur de los Estados Unidos, donde es posible encontrarla en varias comunidades vegetales (Núñez-Farfán & Dirzo, 1994, Weaver & Warwick, 1984). *Datura stramonium* es una especie invasora en casi todas las regiones templadas y tropicales del mundo (van Kleunen et al. 2007). En España, *D. stramonium* fue introducida probablemente después de la conquista de México entre los años 1540 y 1577 y habita campos de cultivo y hábitats ruderales como riberas, bordes de carreteras, campos de cultivo, entre otros (Sanz Elorza et al. 2004). El nivel de daño foliar causado por artrópodos herbívoros es diferente entre regiones (nativas/foráneas); las poblaciones españolas experimentan en promedio menor nivel de daño por herbívoros (2.5 %) en comparación a las poblaciones mexicanas (50.3%) (Valverde et al. 2015). En México, las hojas de *D. stramonium* son consumidas por los especialistas tróficos *Lema daturaphila* (syn *L. trilineata*) y *Epitrix parvula* (Coleoptera: Chrysomelidae) y en ocasiones por el generalista *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) (Núñez-Farfán & Dirzo 1994, Núñez-Farfán et al. 1996). Las hojas de las plantas de las poblaciones españolas son consumidas principalmente por el generalista *Helicoverpa armigera* (Noctuidae: Lepidoptera) (Valverde et al. 2015).

### *Experimento en invernadero*

Se seleccionó aleatoriamente un total de 10 progenies naturales (medios hermanos maternos, de aquí en adelante familias) de cuatro poblaciones de *D. stramonium*, dos provenientes de México y dos de España (Tabla 1) (Valverde et al. 2001, Castillo et al. 2019). Las semillas fueron germinadas en placas de Petri con papel filtro humedecido en cámaras ambientales

controladas (fotoperiodo de 12:12 horas de luz/oscuridad, temperatura media 28/23°C). Previamente fueron sometidas a 4 ciclos de 30 minutos de lavado con agua caliente (40°C) y agua fría (20°C) (15 minutos por temperatura), para romper la latencia. La testa fue removida para mejorar la germinación. Al momento de tener los cotiledones completamente extendidos (7 a 10 días), fueron trasplantadas a macetas plásticas con una mezcla de 3 partes de arena y 2 de perlita y trasladadas al invernadero. La posición de cada maceta dentro del invernadero se aleatorizó cada 15 días para reducir la posible variación debido a la heterogeneidad ambiental dentro del invernadero. Después de treinta días, se añadieron nutrientes a cada maceta en forma de 100 ml de la solución nutritiva (Peters 20-20-20 NPK: 3.9% NH<sub>4</sub>-N, 5.8% NO<sub>3</sub>-N, 10% urea-N, 20% P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, 20% K<sub>2</sub>O-K) a una concentración de 2g/L cada semana, durante cinco semanas. Cada población estuvo representada por 10 familias, a excepción de Ticumán, la cual estuvo representada por 8 familias debido a la escasa germinación y muerte durante la fase de plántula. Cada familia tuvo en total de 7 a 12 plantas. El tamaño de muestra total fue 444 plantas: 120 de Teotihuacán, 86 de Ticumán, 119 de Valdeflores y 119 de Zubia.

Tabla 1. Características ambientales de las cuatro poblaciones de *Datura stramonium* utilizadas. \* 7 a 12 plantas por familia

Población	Estado/ Provincia (País)	No. de familias*	Hábitat	Altitud (m s.n.m.)	Precipitación anual media (mm)	Temperatura anual media (°C)
Teotihuacán	Estado de México (MEX)	10	matorral xerófilo	2050	559.6	14.8
Ticumán	Morelos (MEX)	8	bosque tropical seco	961	802.1	23.1
Valdeflores	Sevilla (ESP)	10	ribera	287	337.5	15
Zubia	Granada (ESP)	10	campo de cultivo	692	598.2	17

## Aplicación del daño foliar

La aplicación del daño foliar fue en un mismo estadio fenológico (Fornoni & Nuñez-Farfán 2000, Cisneros-Silva et al. 2017), específicamente cuando cada planta presentó un botón floral en la ramificación del tercer orden. Se escogió esta etapa debido a que durante esta etapa las plantas experimentan una mayor cantidad de daño foliar (hasta 100% del área foliar) (Núñez-Farfán & Dirzo 1994, Carmona & Fornoni 2013). Se asignaron aleatoriamente de 3 a 4 plantas de cada familia a uno de los tres niveles de daño foliar (0%, 30%, 60%). Debido a la influencia que el tamaño de las plantas puede tener en la respuesta al daño se midieron el área foliar y el diámetro basal de las plantas antes de aplicar el daño. El área foliar se calculó usando la relación de longitud de la hoja con el área foliar mediante la ecuación:  $[\text{área foliar}] = 2.47 * [\text{longitud de la hoja}] + 0.34 * [\text{longitud de la hoja}]^2 - 12.37$  ( $R^2 = 0.97$ ). Esta ecuación se calculó a partir de una muestra de 30 hojas medidas aleatoriamente. Se incluyeron hojas de diferentes tamaños de todas las poblaciones para incluir la mayor variación posible. Una vez calculada el área foliar se procedió a retirar el porcentaje correspondiente con un sacabocados (diámetro de  $1.1\text{cm}^2$ ) sin dañar la venación principal de las hojas; de este modo se simula el daño que realizan los herbívoros foliares a esta planta.

## *Rasgos medidos*

El número total de semillas producido por cada planta se consideró como medida de la adecuación materna. No se consideró la adecuación masculina debido a *D. stramonium* es altamente autocompatible y no está limitada por la visita de polinizadores (Núñez-Farfán et al. 1996), además, los polinizadores especialistas están ausentes en España (Jiménez-Lobato et al. 2017), por lo tanto, se analizó principalmente el número de semillas producto de autofertilización natural. Se colectaron todos los frutos producidos por cada planta y se

almacenaron individualmente en bolsas de papel, para el conteo de semillas. Posteriormente se pesó la masa total y el peso promedio de las semillas producida por cada planta. Para la estimación del área foliar específica (SLA) se escogió aleatoriamente una hoja completamente extendida de la tercera ramificación de cada una de las plantas, se midió su longitud para estimar su área foliar en fresco y se desecó a 70°C durante 72 horas. El área foliar estimada se dividió entre el peso seco obtenido para obtener un estimado del SLA (van Kleunen & Schmid, 2003). Al término del experimento (60 días después de la aplicación del daño), se midió nuevamente el diámetro basal y se colectaron las diferentes partes de la planta, que fueron separadas en hojas, tallos y raíces. El área foliar se estimó de la misma forma que cuando se aplicó el daño foliar. Se cuantificó el peso seco después de secar las diferentes partes de la planta en un horno a 70°C durante 72 horas. Con esos datos se obtuvieron la proporción raíz/vástago (R/S: peso seco de las raíces/ peso seco de las hojas y los tallos), fracción de masa foliar (LMF: peso seco de las hojas/peso seco total), fracción de masa de tallos (SMF: peso seco de tallos/peso seco total), fracción de masa de las raíces (RMF: peso seco de raíces/peso seco total) y el peso seco total representó la biomasa total.

#### *Plasticidad fenotípica en respuesta al daño foliar*

Para determinar la plasticidad de los rasgos medidos se utilizó el índice de plasticidad basado en distancias relativas (relative distance plasticity index, RDPI de aquí en adelante; Valladares et al. 2006). Este índice se calcula a partir de la diferencia absoluta del valor del rasgo entre dos individuos de la misma familia crecidos en dos ambientes diferentes dividido entre la suma de esos valores; el resultado se denomina distancia relativa. Estas distancias relativas se calcularon para cada par de individuos de una misma familia crecidos en ambientes diferentes (i.e. niveles de daño diferentes). Se utilizó el promedio de estas distancias relativas como RDPI. Este índice tiene varía desde 0 a 1, donde 0 representa nula plasticidad y 1, la máxima

plasticidad (Valladares et al. 2006). El RDPI se calculó para cada rasgo y cada familia, entonces, se obtuvo el promedio y error estándar por cada población. El RDPI de la adecuación se consideró como medida de la tolerancia al daño foliar. Bajo este enfoque, un RDPI de 0 indicaría tolerancia completa (i.e. no plasticidad para la adecuación en respuesta al daño foliar), mientras que valores diferentes a 0 indicarían un efecto del daño foliar sobre la adecuación. Sin embargo, al no poder distinguir directamente un patrón subtolerante de uno sobretolerante mediante el RDPI, se usó la norma de reacción para distinguir entre patrones de forma visual.

#### *Análisis de datos*

Previo a los análisis algunos de los rasgos se transformaron para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Los datos del área foliar, el diámetro basal, la biomasa total, la proporción raíz/vástago y el peso promedio de semilla fueron transformados con la función logaritmo natural; los rasgos de asignación de biomasa (LMF, SMF y RMF) con la función arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción y el número de frutos mediante raíz cuadrada. El área foliar y diámetro basal medidos previos a la aplicación del daño se analizaron mediante un análisis de varianza para investigar diferencias entre las poblaciones para estos rasgos y determinar su uso como covariables en el análisis de los rasgos medidos al final del experimento.

Para determinar diferencias en los rasgos medidos al final del experimento entre poblaciones y niveles de daño se realizó un análisis de efectos lineales mixtos para cada uno de los rasgos, donde la variable respuesta fue el rasgo en consideración. Se optó por este análisis debido a la naturaleza anidada del factor familia y al desbalance en el experimento. Además, se calcularon las correlaciones fenotípicas entre variables con el coeficiente de



correlación de Pearson (Tabla 8). Se empezó con un modelo completo incluyendo el nivel de daño y población como factores fijos, la familia se consideró como factor aleatorio anidado dentro de la población y como covariables se usaron área foliar y diámetro basal al momento del daño debido a que se detectó diferencias entre las poblaciones para estos rasgos. (Tabla 2, Figura 1). La significancia del término familia se evaluó mediante un test de relación de verosimilitud  $\chi^2$  entre un modelo que incluía el término familia y otro que no (función *lme* y *gls*, respectivamente) (Zurr et al. 2009). La significancia de los términos fijos se evaluó por pasos comparando un modelo completo con uno reducido, que no incluía un factor fijo determinado, utilizando un test de relación de verosimilitud  $\chi^2$  (Zurr et al. 2009). Todos los análisis de efectos lineales mixtos fueron realizados en R 3.6.3 (R Foundation for Statistical Computing 2020) y el paquete *nlme* (Pinheiro et al. 2020). Para distinguir las diferencias significativas entre niveles de daños y poblaciones se utilizó una prueba de Tukey.

Tabla 2. ANOVA para los rasgos medidos antes del daño. \* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$

Área foliar	Fuente de variación	GL	SC	CM	<i>F</i>
	Población		3	16.14	5.381
Error		440	42.01	0.095	
Diámetro basal	Fuente de variación	GL	SC	CM	<i>F</i>
	Población		3	0.494	0.1648
Error		440	8.977	0.0204	

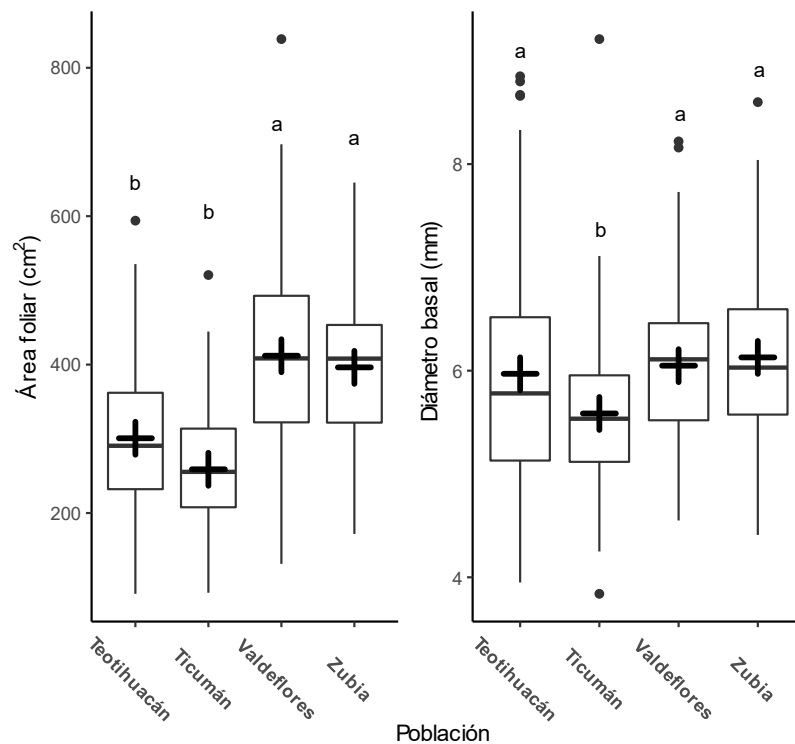


Figura. 1. Diagrama de cajas y bigotes para: A. Área foliar inicial y B. Diámetro basal inicial. La cruz indica el promedio y las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) en la prueba de Tukey. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán, poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.

Para evaluar diferencias en la plasticidad de las poblaciones se realizó un ANOVA de un factor para cada rasgo, donde la variable independiente fue la población y la variable respuesta el valor de RDPI del rasgo. Una prueba de Tukey se realizó cuando se detectaron diferencias significativas en los ANOVAs. Debido a que los valores de RDPI van de 0 a 1, los valores fueron transformaron con la función arcoseno de la raíz cuadrada previamente a los análisis. Un análisis previo comparando el efecto de la región (México/España) y las poblaciones anidadas en la región no detectó diferencias entre regiones, aunque sí para poblaciones (Tabla 10).

## Rasgos asociados de la tolerancia

Para estimar la asociación de los rasgos vegetativos con la tolerancia se realizó una regresión por pasos (*stepwise regression*) (Strauss et al. 2003). Como variables predictoras de la tolerancia se utilizaron el valor de plasticidad (RDPI) y el gran promedio de cada rasgo (i.e. el promedio del rasgo en los tres niveles de daño) para cada familia (Weinig et al. 2003, Camargo 2020). Se añadieron las variables una por una al modelo, el estadístico  $F$  de la variable a ser añadida tenía que ser significativo al nivel de entrada de  $P = 0.15$ . Luego de añadirse la variable, la significancia de cada variable en el modelo fue reevaluada y eliminada si no producía un estadístico  $F$  significativo al nivel de “permanencia” de  $P = 0.10$  (Strauss et al. 2003). La selección de variables acabó cuando ninguna variable fuera del modelo tuvo un estadístico  $F$  significativo al nivel de entrada y cada variable en el modelo era significativa al nivel de permanencia (Strauss et al. 2003).

## Análisis de selección

La variación en los rasgos vegetativos medidos se resumió a través de un análisis de componentes principales (PCA). Los *loadings* de este análisis fueron usados para explorar si la selección favorece una cierta combinación de rasgos (Boege 2010, Damián et al. 2020). Se utilizó un análisis de regresión múltiple en el cual la variable de respuesta fue la adecuación y las variables predictoras fueron los *scores* de los componentes principales obtenidos en el PCA.

Para estimar la magnitud y dirección de la selección sobre los rasgos asociados a la tolerancia, se utilizó un análisis de regresión múltiple para predecir el número de semillas promedio como medida de la adecuación en función de la tolerancia y los rasgos asociados a ésta (Lande & Arnold 1983). Debido a que estos valores se calculan para cada familia, este

fue un análisis de selección genotípica (Rausher 1992). La adecuación se relativizó dividiendo el número de semillas promedio de cada familia entre el número de semillas promedio en cada nivel de daño de modo que  $\bar{w} = 1$ . Las variables predictoras se estandarizaron ( $\bar{x} = 0$  y  $s = 1$ ) para cada nivel de daño foliar. No se evaluó dentro de cada población por nivel de daño debido al número bajo de familias.

## V. Resultados

### Diferencias entre niveles de daño y poblaciones

El daño foliar redujo la producción de semillas en todas las poblaciones ( $\chi^2 = 9.12$ ,  $P = 0.0104$ ), y la interacción daño foliar  $\times$  población no fue significativa ( $\chi^2 = 5.23$ ,  $P = 0.5148$ ), lo cual sugiere que estas poblaciones son afectadas de igual forma por el daño, es decir, tienen niveles de tolerancia similares. A nivel de poblaciones, se detectaron diferencias en la producción de semillas ( $\chi^2 = 14.02$ ,  $P = 0.0029$ ) siendo las poblaciones de Teotihuacán y Ticumán las que produjeron un mayor número de semillas (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). Se detectó variabilidad para el número de semillas producida por cada familia dentro de cada población ( $\chi^2 = 35.885$ ,  $P < 0.0001$ ). El área foliar y el diámetro basal previos a la aplicación del daño foliar tuvieron un efecto positivo significativo en la producción de semillas ( $\chi^2 = 27.42$ ,  $P < 0.0001$  y  $\chi^2 = 4.985$ ,  $P < 0.0256$ , respectivamente).

El área foliar, LMF, biomasa total, peso total de semillas y peso promedio de semilla, fueron significativamente menores en el nivel de daño más alto, en cambio, el SLA y SMF aumentaron conforme el daño (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ , Figura 2). Para estos rasgos también se detectaron diferencias entre las poblaciones, con excepción del LMF ( $\chi^2 = 5.353$ ,  $P = 0.1477$ ). El SLA fue diferente entre las cuatro poblaciones ( $\chi^2 = 52.187$ ,  $P < 0.0001$ ). En particular, las poblaciones foráneas tuvieron valores 26% más altos de SLA en comparación

a las poblaciones nativas (Figura 2C). Las poblaciones que produjeron mayor biomasa fueron Ticumán (nativa) y Valdeflores (foránea), un 30% más respecto a Teotihuacán y Zubia. El peso total de semillas fue menor en la población Zubia respecto a las otras tres poblaciones (Figura 2J). El peso promedio de semillas de la población Valdeflores es de un 4% a 20% mayor en comparación a las demás poblaciones (Figura 2K). Se detectó una interacción significativa Daño × Población para el área foliar ( $\chi^2 = 36.097$ ,  $P < 0.0001$ ), siendo la población de Ticumán la que experimentó una menor reducción del área foliar ante el daño foliar (37.8% a 52.8%) en comparación a las otras poblaciones (63.5% a 69.1%) (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ , Figura 2A).

El nivel de daño foliar no influyó sobre el diámetro basal, RMF, R/S y número de frutos. En cambio, el factor Población fue significativo para estos rasgos (Tabla 9). La población de Teotihuacán tuvo el diámetro basal más pequeño (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). El SMF fue un 13.6% menor en las poblaciones de Valdeflores y Zubia (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ , Figura 2E), en cambio, el RMF y R/S fueron un 28.8% y 39.1% más altos en estas poblaciones, respectivamente. Esto sugiere una mayor asignación de biomasa a las raíces en las poblaciones foráneas (Figura 2F y 2G). La población que produjo mayor número de frutos fue Teotihuacán (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ , Figura 2L).

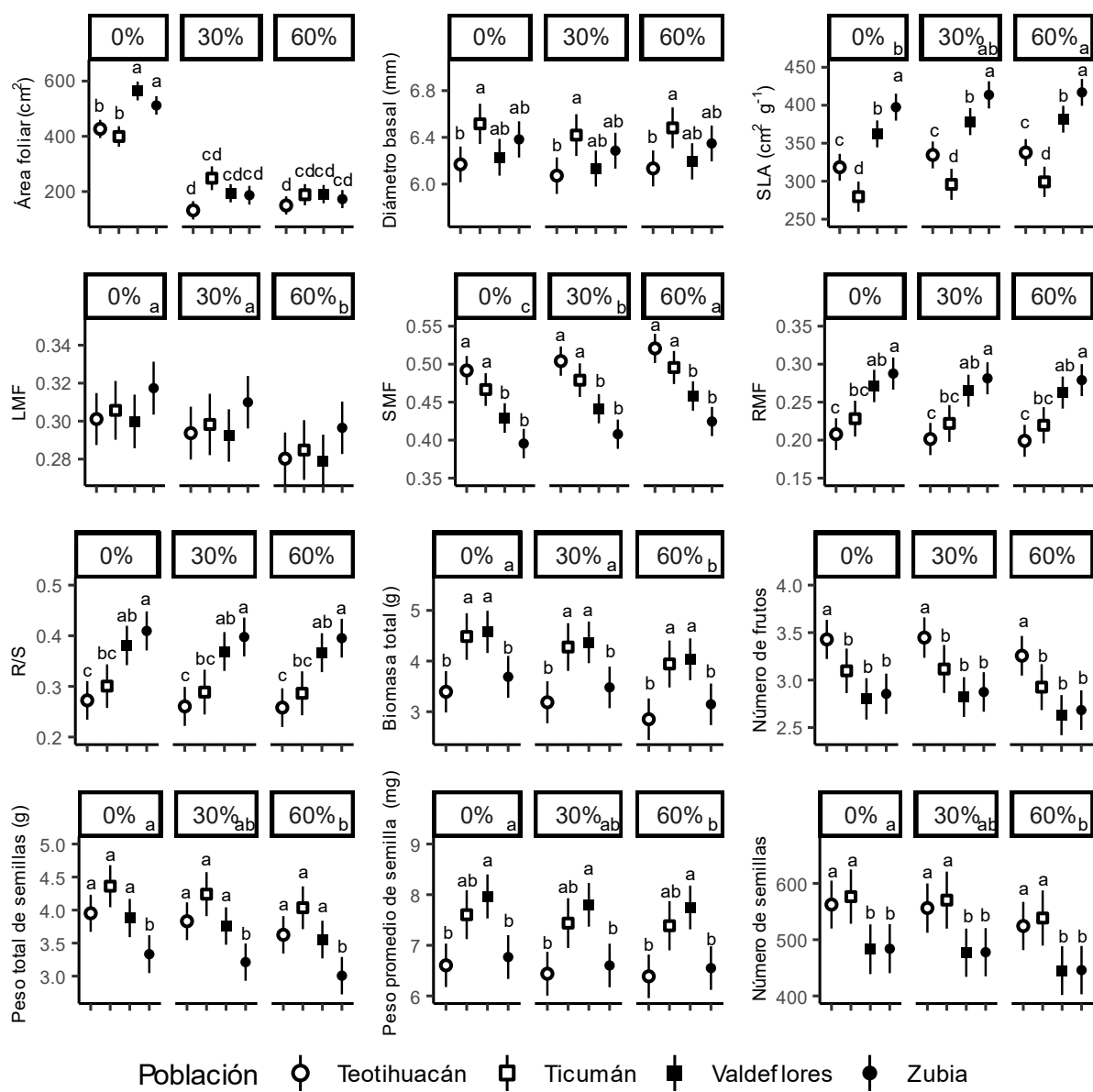


Figura 2. Respuesta de las plantas de *Datura stramonium* de poblaciones nativas (símbolos abiertos) y foráneas (símbolos cerrados) a distintos niveles de daño foliar (0%, 30%, 60%). Los símbolos representan valores promedio y un error estándar de los datos no transformados ajustados por el área foliar y diámetro basal inicial. Las letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán, poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia. LMF: fracción de masa foliar, SMF: fracción de masa de tallos, RMF: fracción de masa de raíces, R/S: Proporción raíz/vástago.

## Respuestas plásticas al daño foliar

En general la plasticidad (RDPI) en respuesta al daño foliar de los rasgos medidos es relativamente baja en las poblaciones estudiadas. Los valores más bajos de plasticidad fueron los del SMF y los más altos los del área foliar (Figura 3A). Se detectaron diferencias entre poblaciones para la magnitud de la plasticidad del área foliar, el diámetro basal, la asignación de biomasa a las raíces (RMF y R/S) y peso promedio de semilla (Tabla 3). Estas diferencias dependieron de cada rasgo. En el caso de área foliar, la población de Ticumán fue la menos plástica comparada a las otras tres poblaciones (Figura 3A). La plasticidad en RMF fue más alta en las poblaciones de Teotihuacán y Valdeflores (Figura 3F). La población de Zubia fue la menos plástica en diámetro (Figura 3B), aunque junto a Ticumán fueron las más plásticas en peso promedio de semillas (Figura 3K). La plasticidad en adecuación fue baja (entre 12% a 16% de RDPI). No se detectaron diferencias significativas entre poblaciones lo que sugiere que estas poblaciones toleran el daño de forma similar. La observación de las normas de reacción muestra que el patrón predominante para las cuatro poblaciones estudiadas es la subtolerancia (Figura 4).

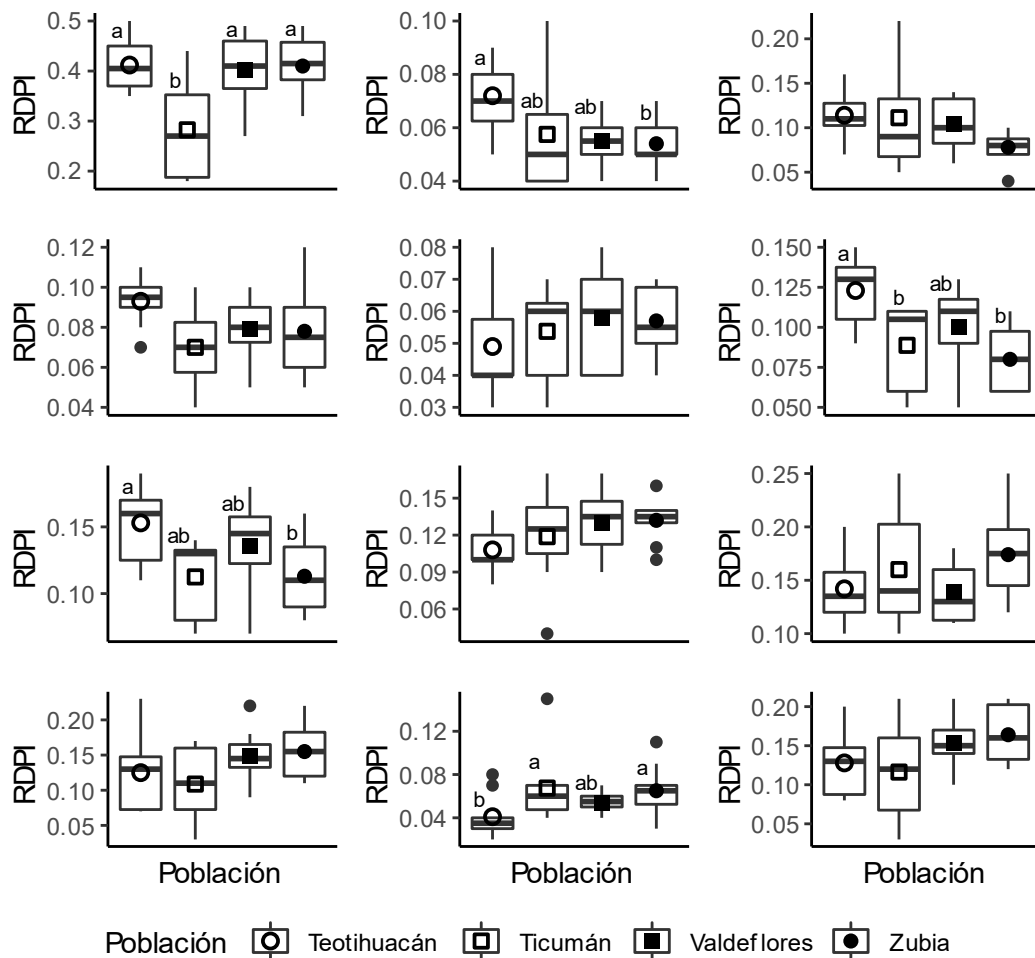


Figura. 3. Plasticidad estimada mediante RDPI para: A. Área foliar, B. Diámetro, C. SLA, D.LMF (fracción de masa foliar), E. SMF (fracción de masa de tallos), F. RMF (fracción de masa de raíces), G. R/S (proporción raíz/vástago), H. Biomasa vegetativa, I. Número de Frutos, J. Peso de semillas, K. Peso promedio de semillas, L. Adecuación (Tolerancia). Los símbolos indican promedios del RDPI para poblaciones nativas (símbolos abiertos) y foráneas (símbolos cerrados) de *Datura stramonium*. Las letras indican diferencias significativas en la prueba de Tukey ( $P < 0.05$ ).



Tabla 3. ANOVAs para los RDPI de cada rasgo en función de la población. \*  $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$

<b>Rasgo</b>	<b>Factor</b>	<b>GL</b>	<b>SC</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Área foliar	Población	3	0.1282	0.0427	6.203	0.002**
	Error	34	0.2342	0.0069		
Diámetro basal	Población	3	0.012	0.004	3.639	0.022*
	Error	34	0.0374	0.0011		
SLA	Población	3	0.0247	0.0082	2.251	0.1
	Error	34	0.1244	0.0037		
LMF	Población	3	0.0116	0.0039	2.79	0.055
	Error	34	0.047	0.0014		
SMF	Población	3	0.0038	0.0013	0.838	0.483
	Error	34	0.0515	0.0015		
RMF	Población	3	0.0338	0.0113	5.381	0.004**
	Error	34	0.0711	0.0021		
R/S	Población	3	0.0268	0.0089	3.389	0.029*
	Error	34	0.0897	0.0026		
Biomasa	Población	3	0.0104	0.0035	1.671	0.192
	Error	34	0.0706	0.0021		
No. frutos	Población	3	0.0151	0.005	1.651	0.196
	Error	34	0.1033	0.003		
Peso total de semillas	Población	3	0.039	0.013	2.322	0.093
	Error	34	0.1903	0.0056		
Peso promedio de semilla	Población	3	0.0201	0.0067	3.246	0.034*
	Error	34	0.0701	0.0021		
No. semillas	Población	3	0.0405	0.0135	2.785	0.056
	Error	34	0.1649	0.0048		

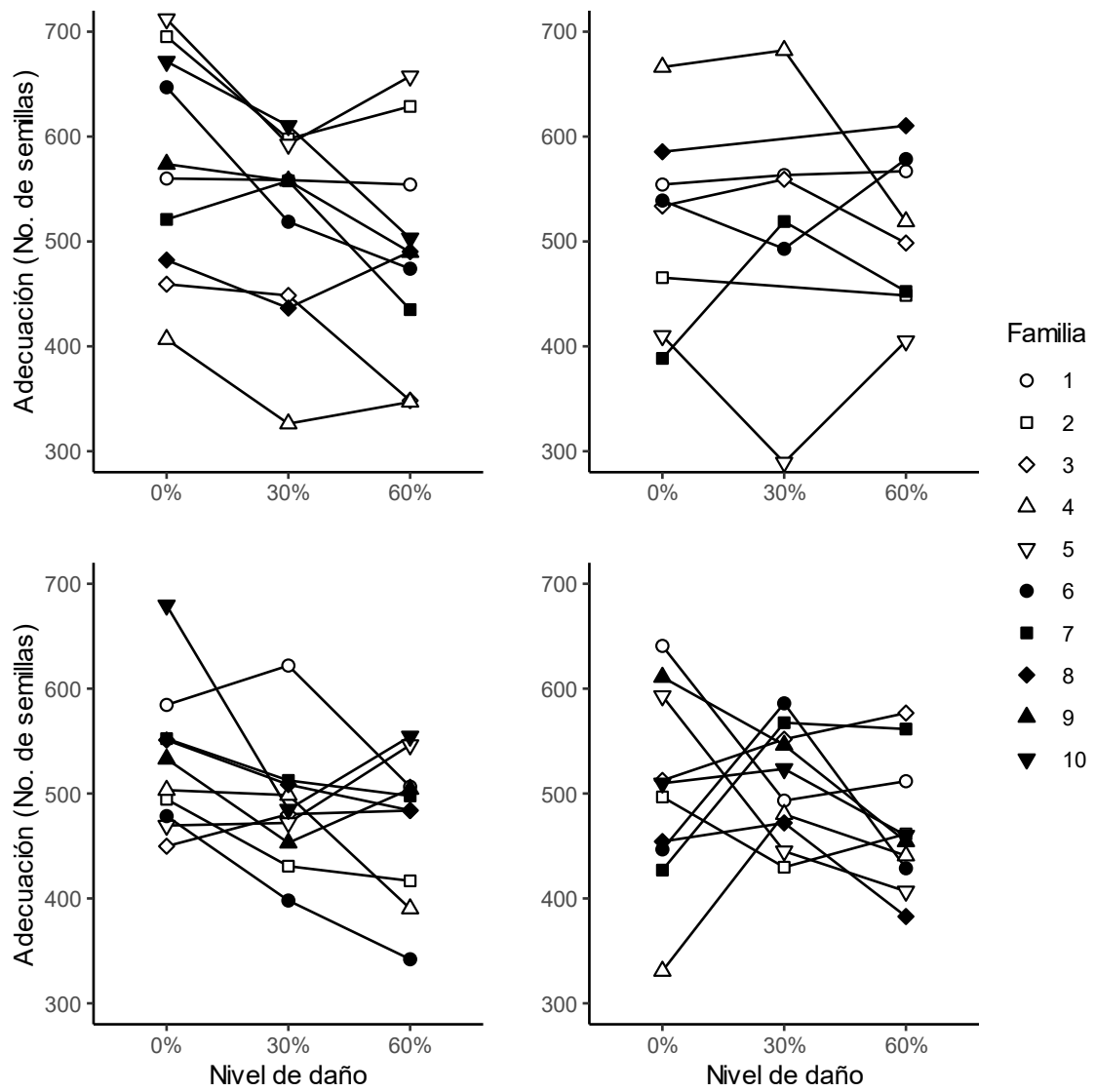


Figura 4. Norma de reacción para el daño foliar de la adecuación (patrón de tolerancia) de las familias de cada población de *Datura stramonium*. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.

## Rasgos asociados a la tolerancia

Se encontró que la plasticidad de biomasa, SLA y RMF se asocian con la tolerancia al daño foliar y explican conjuntamente un 30% de la variación en tolerancia (Tabla 4). La plasticidad de biomasa y el SLA se correlacionan positivamente con la tolerancia, en cambio, la RMF se correlaciona negativamente. En este caso debido a que el patrón de tolerancia es subtolerancia, estas relaciones implican que, a mayor plasticidad en biomasa, mayor valor de SLA y menor valor de RMF la planta será menos tolerante. El rasgo con mayor influencia en la tolerancia fue la plasticidad de biomasa.

Tabla 4. Regresión por pasos. La variable respuesta fue la tolerancia y las predictoras fueron el gran promedio y la plasticidad de los rasgos vegetativos medidos. Se muestran los rasgos que se asociaron significativamente con la tolerancia.

<b>Rasgo</b>	<b>Estimador</b>	<b><math>R^2</math></b>		<b>P</b>	<b>Paso</b>
		<b>Estimador</b>	<b>acumulado</b>		
Plasticidad de					
Biomasa	0.461		0.18	0.002	1
SLA	0.517		0.24	0.008	2
RMF	-0.357		0.30	0.064	3

## Selección sobre los rasgos vegetativos

La variación en los rasgos morfológicos fue resumida en tres componentes principales (CP), que explican conjuntamente un 76.8% de la variación observada (Tabla 5). El CP1 se correlaciona positivamente con la asignación de biomasa a los tallos (SMF) y negativamente con la asignación de biomasa a las raíces (R/S y RMF). El CP2 está correlacionado

positivamente con la asignación de biomasa a las hojas (LMF) pero negativamente con la asignación a los tallos (SMF) y la biomasa total. Finalmente, el CP3 se correlacionó positivamente con la inversión en estructuras fotosintéticas (área foliar y LMF) y la biomasa total.

Tabla 5. Componentes principales de los rasgos vegetativos. Los valores en negritas corresponden a las variables con mayor influencia en el componente principal.

<b>Rasgo</b>	<b>CP1</b>	<b>CP2</b>	<b>CP3</b>
Diámetro basal	-0.270	-0.388	0.047
Área foliar	-0.178	-0.154	<b>0.660</b>
SLA	-0.223	0.394	-0.079
Biomasa	-0.262	<b>-0.443</b>	<b>0.411</b>
R/S	<b>-0.529</b>	0.059	-0.196
LMF	0.183	<b>0.515</b>	<b>0.527</b>
SMF	<b>0.422</b>	<b>-0.449</b>	-0.189
RMF	<b>-0.534</b>	0.064	-0.186
Autovalor ( <i>eigenvalue</i> )	3.178	1.532	1.433
Varianza (%)	39.723	19.153	17.917
Varianza acumulada (%)	39.723	58.877	76.794

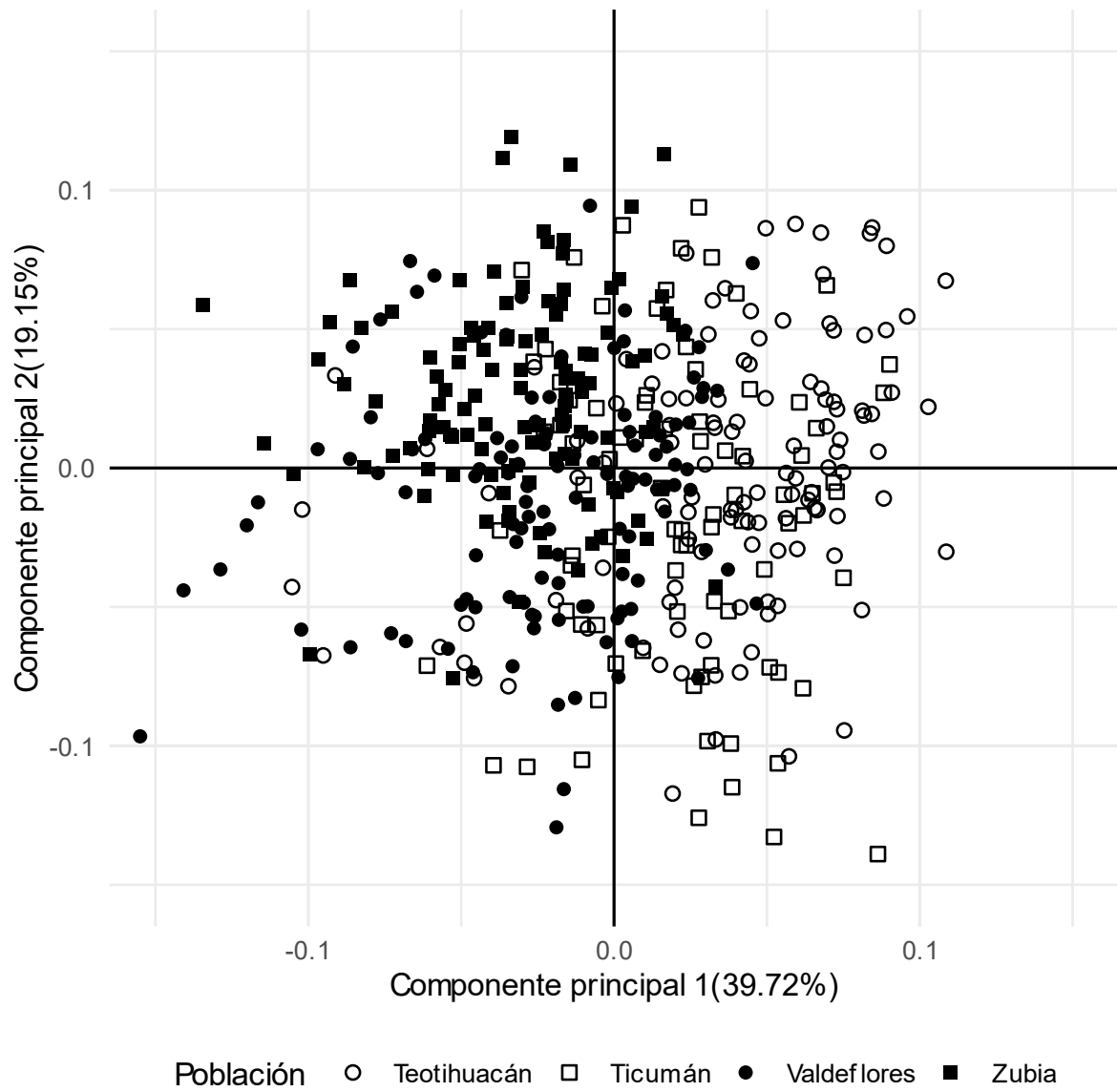


Figura 5. Componentes principales (CP 1 y CP2) para los rasgos vegetativos de las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.

Se identificaron gradientes de selección significativos actuando sobre los tres CP en la población de Teotihuacán, mientras que en la población de Ticumán no se detectó ningún gradiente significativo (Tabla 6, Figura 7). El patrón de selección en Teotihuacán sobre los CP en los tres niveles de daño es similar (Figura 6). Los CP1 y CP2 son seleccionados negativamente. Esto sugiere que la combinación de rasgos del CP1 y CP2 tiene un efecto negativo sobre la producción de semillas (Figura 6). En cambio, los rasgos que componen el CP3 influyen positivamente en la producción de semillas (Figura 6).

En las poblaciones foráneas, Valdeflores y Zubia, se detectaron gradientes de selección sólo en ausencia de daño foliar (Tabla 6). El CP1 se selecciona negativamente, aunque los gradientes no resultaron significativos. El CP2 se selecciona negativamente en ambas poblaciones (Figura 8, Figura 9). El CP3 sólo es seleccionado en la población de Valdeflores y favorece la producción de semillas (Figura 7).

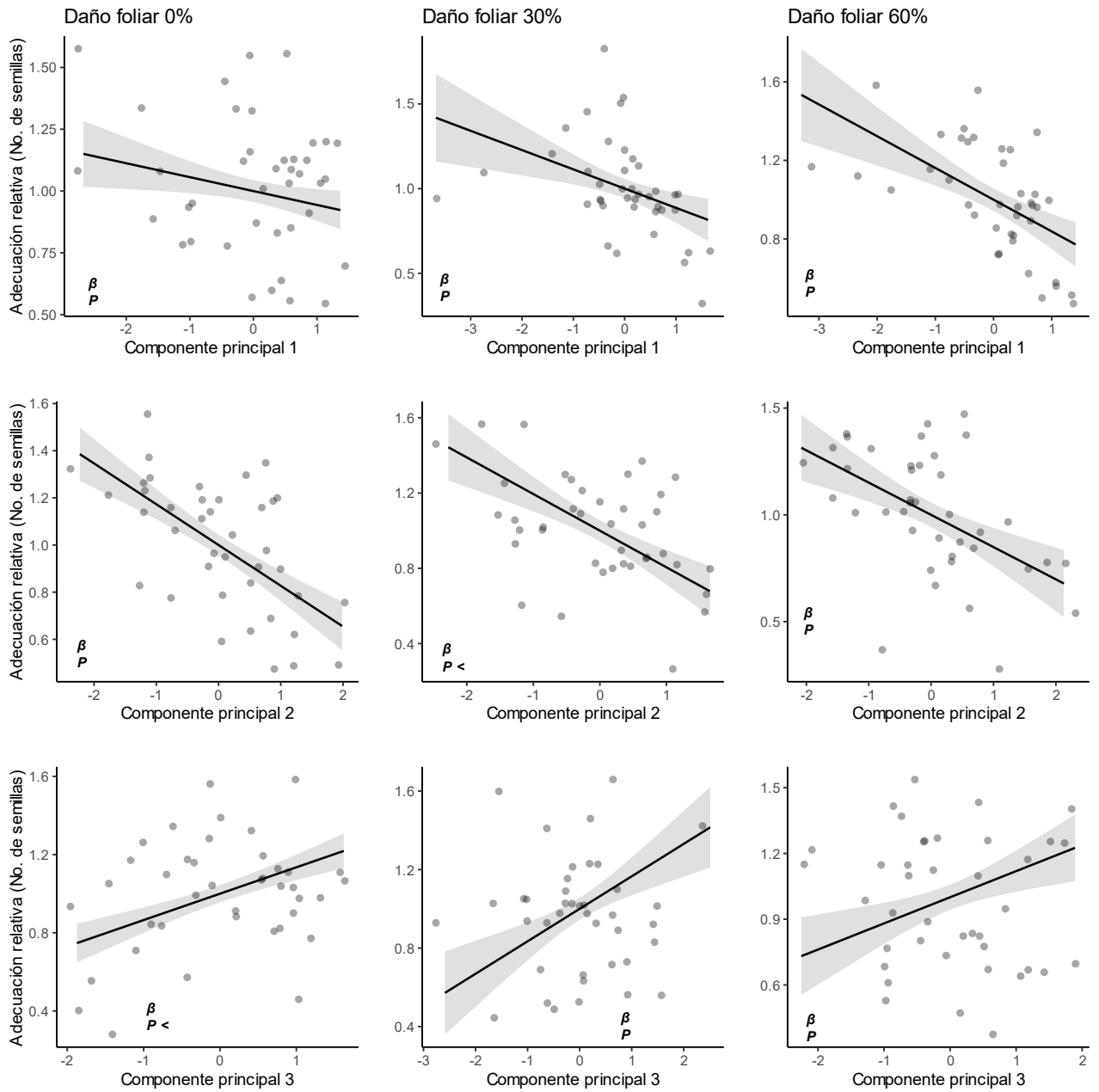


Figura 6. Gradientes de selección sobre los componentes principales en la población de Teotihuacán en los tres niveles de daño. La adecuación relativa se calculó dividiendo el valor de adecuación de cada planta entre el valor promedio de adecuación de la población en un nivel de daño determinado. Los valores significativos,  $P < 0.05$ , se indican en negritas.

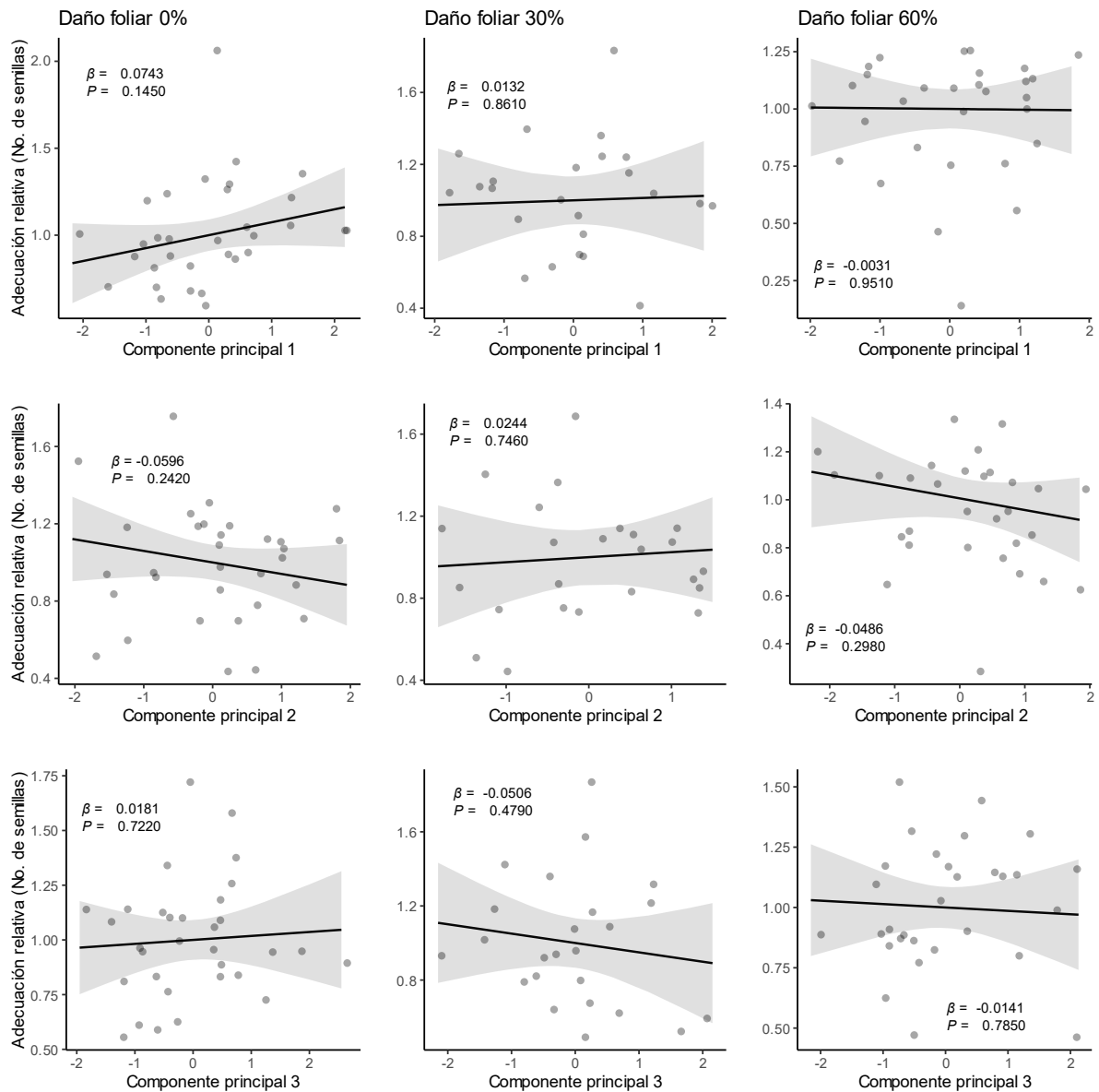


Figura 7. Gradientes de selección sobre los componentes principales en la población de Ticumán en los tres niveles de daño. La adecuación relativa se calculó dividiendo el valor de adecuación de cada planta entre el valor promedio de adecuación de la población en un nivel de daño determinado.



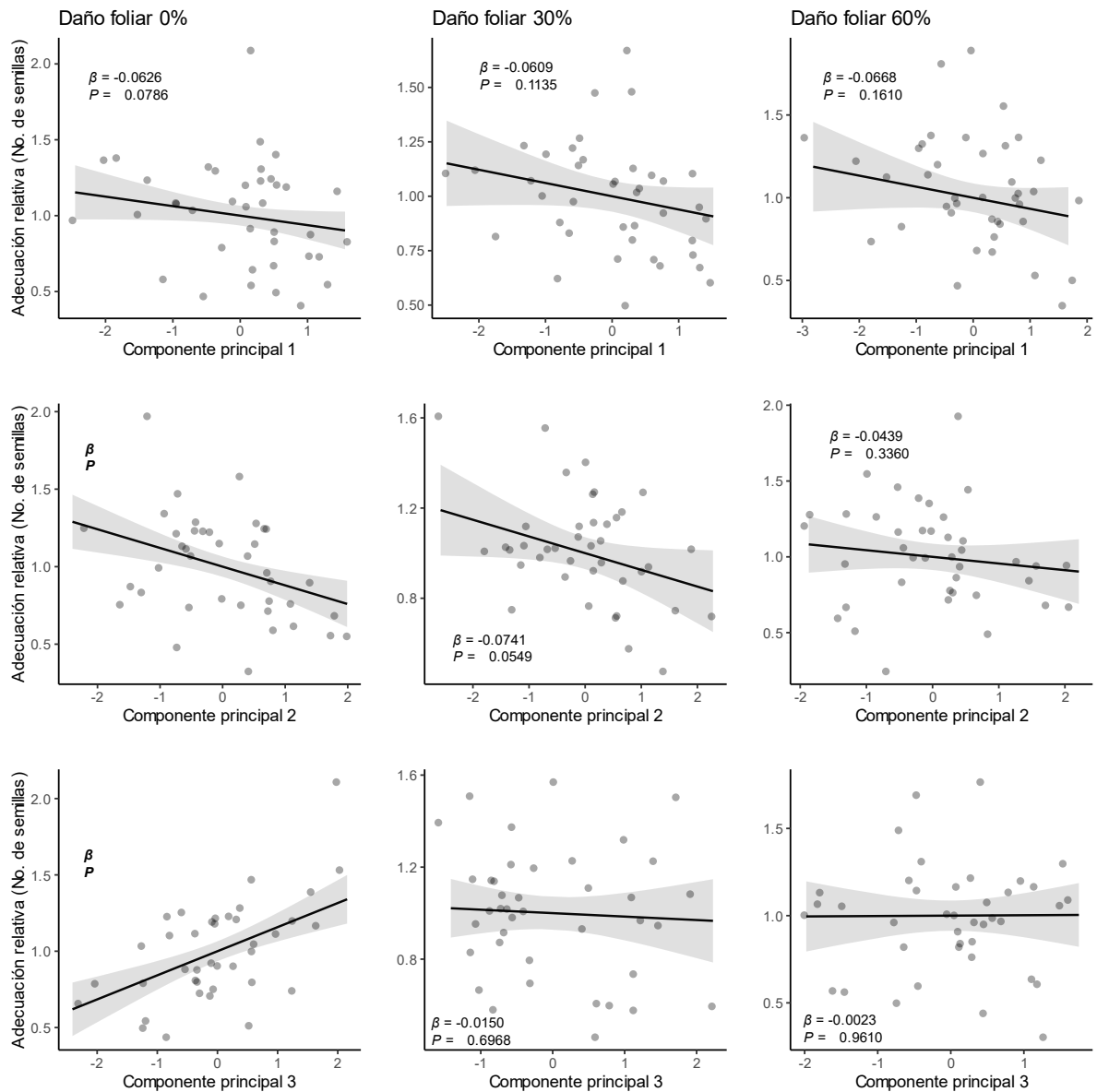


Figura 8. Gradientes de selección sobre los componentes principales en la población de Valdeflores en los tres niveles de daño. La adecuación relativa se calculó dividiendo el valor de adecuación de cada planta entre el valor promedio de adecuación de la población en un nivel de daño determinado. Los valores significativos,  $P < 0.05$ , se indican en negritas.

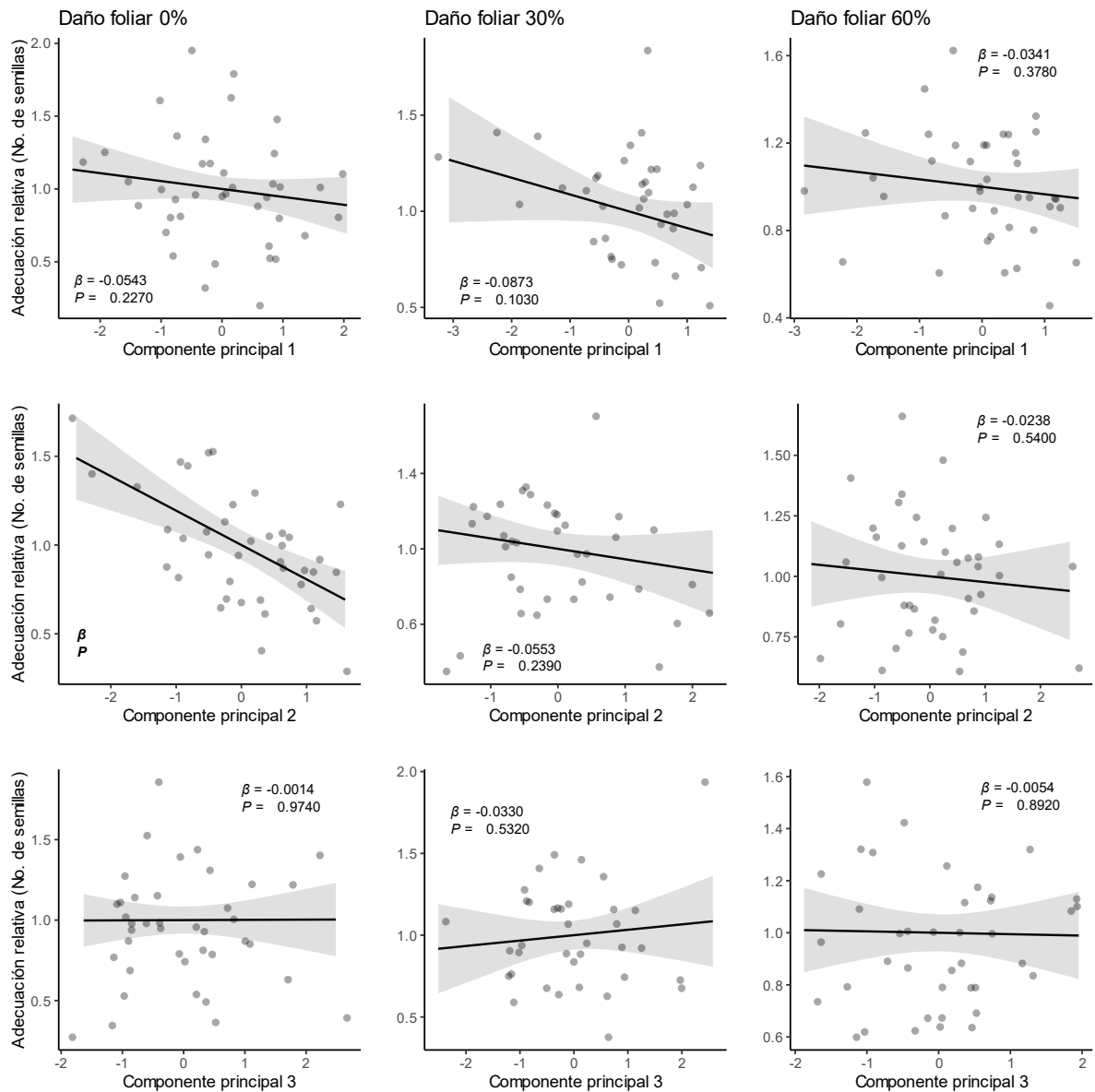


Figura 9. Gradientes de selección sobre los componentes principales en la población de Zubia en los tres niveles de daño. La adecuación relativa se calculó dividiendo el valor de adecuación de cada planta entre el valor promedio de adecuación de la población en un nivel de daño determinado. Los valores significativos,  $P < 0.05$ , se indican en negritas.

Tabla 6. Gradientes de selección ( $\beta$ ) para los componentes principales para cada población y nivel de daño foliar. EE: error estándar. Los gradientes significativos se indican en negritas ( $P < 0.05$ ).

	Daño foliar = 0%			Daño foliar = 30%			Daño foliar = 60%		
	$\beta$	EE	<i>P</i>	$\beta$	EE	<i>P</i>	$\beta$	EE	<i>P</i>
<b>Teotihuacán</b>									
CP1	<b>-0.0563</b>	0.0240	0.0249	<b>-0.1137</b>	0.0350	0.0025	<b>-0.1616</b>	0.0352	0.0001
CP2	<b>-0.1730</b>	0.0239	0.0000	<b>-0.1946</b>	0.0374	0.0000	<b>-0.1510</b>	0.0351	0.0001
CP3	<b>0.1350</b>	0.0242	0.0000	<b>0.1656</b>	0.0402	0.0002	<b>0.1193</b>	0.0380	0.0034
<b>Ticumán</b>									
CP1	0.0743	0.0496	0.1450	0.0132	0.0744	0.8610	-0.0031	0.0501	0.9510
CP2	-0.0596	0.0499	0.2420	0.0244	0.0743	0.7460	-0.0486	0.0457	0.2980
CP3	0.0181	0.0505	0.7220	-0.0506	0.0700	0.4790	-0.0141	0.0510	0.7850
<b>Valdeflores</b>									
CP1	-0.0626	0.0346	0.0786	-0.0609	0.0375	0.1135	-0.0668	0.0466	0.1610
CP2	<b>-0.1207</b>	0.0344	0.0013	-0.0741	0.0373	0.0549	-0.0439	0.0451	0.3360
CP3	<b>0.1579</b>	0.0344	0.0001	-0.0150	0.0382	0.6968	0.0023	0.0469	0.9610
<b>Zubia</b>									
CP1	-0.0543	0.0442	0.2270	-0.0873	0.0521	0.1030	-0.0341	0.0382	0.3780
CP2	<b>-0.1936</b>	0.0442	0.0001	-0.0553	0.0462	0.2390	-0.0238	0.0384	0.5400
CP3	0.0014	0.0436	0.9740	0.0330	0.0522	0.5320	-0.0054	0.0396	0.8920

## Selección sobre los rasgos asociados a la tolerancia

Se detectó selección sobre la tolerancia en dos de los niveles de daño. Solo en un nivel de daño se detectó selección sobre un rasgo asociado a la tolerancia (daño foliar 0%) (Tabla 7). La subtolerancia fue seleccionada negativamente ante un daño foliar de 0 y 60%. Este resultado sugiere que pese a la ausencia de daño foliar es posible que la capacidad de tolerar el daño se vea favorecida. Además, en ausencia de daño foliar, se detectó selección negativa sobre el RMF. En este caso, plantas con menor asignación de biomasa a la raíz tienen mayor adecuación pese a que esto contribuya a que sean subtolerantes. En ningún caso se pudo detectar selección sobre la plasticidad de biomasa (Tabla 7), rasgo con mayor influencia en la tolerancia (Tabla 4), ni sobre SLA, aunque en ausencia de daño se detectó un gradiente positivo de significancia marginal sobre SLA.

Tabla 7. Gradientes de selección ( $\beta$ ) para tolerancia y rasgos asociados, en cada nivel de daño foliar. EE: error estándar. Los gradientes significativos se indican con negritas ( $P \leq 0.05$ ).

	<b>Rasgo</b>	<b><math>\beta</math></b>	<b>EE</b>	<b>P</b>	
<b>Daño foliar 0%</b>	plasticidad de biomasa	0.021	0.029	0.488	
	SLA	0.058	0.032	0.076	.
	RMF	<b>-0.074</b>	0.030	0.020	*
	Subtolerancia	<b>-0.096</b>	0.032	0.004	**
<b>Daño foliar 30%</b>	plasticidad de biomasa	-0.022	0.028	0.441	
	SLA	-0.024	0.033	0.470	
	RMF	0.033	0.033	0.326	
	Subtolerancia	-0.039	0.028	0.172	
<b>Daño foliar 60%</b>	plasticidad de biomasa	-0.013	0.027	0.626	
	SLA	-0.009	0.028	0.755	
	RMF	0.025	0.028	0.366	
	Subtolerancia	<b>-0.079</b>	0.027	0.006	**

## VI. Discusión

El daño foliar redujo la producción de semillas (adecuación) de las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas. Contrario a lo esperado bajo la hipótesis EICA, las poblaciones nativas, Teotihuacán y Ticumán, tuvieron una adecuación mayor en un ambiente sin daño foliar comparadas con las poblaciones foráneas, Valdeflores y Zubia. Además, la reducción de la adecuación en un gradiente de daño fue similar para las poblaciones dado que la interacción daño  $\times$  población no fue significativa. Esto concuerda con los valores de RDPI en adecuación obtenidos, que fueron similares entre poblaciones, sugiriendo niveles de tolerancia similares para estas poblaciones (Figura 3, Tabla 3).

Las poblaciones foráneas tuvieron mayor área foliar, área foliar específica (SLA) y mayor asignación de biomasa a las raíces (R/S y RMF más altos) en comparación con las poblaciones nativas. Estas características concuerdan con lo reportado por otros estudios para poblaciones invasoras, con excepción del RMF, que generalmente es más bajo en poblaciones invasoras (Leishman et al. 2007, Zou et al. 2008, Woo et al. 2020). Una mayor asignación de biomasa a las hojas y menor asignación de biomasa a la raíz (LMF altos y RMF bajos, respectivamente) se asocian con una mayor fecundidad (Zheng et al. 2009). Sin embargo, las poblaciones foráneas no fueron diferentes en LMF con respecto a las poblaciones nativas, pero sí lo fueron en la asignación de biomasa a los tallos (SMF) (Figura 2D y 2E). Por ello, es posible que las estructuras de soporte estén contribuyendo a la producción de semillas en las poblaciones nativas generando la diferencia encontrada en este estudio (Figura 2L).

Además, es importante notar que algunos estudios asocian una mayor habilidad competitiva con una mayor asignación de biomasa a la raíz (valores más altos de R/S y RMF) y mayor SLA para la captura de recursos limitantes (Aerts et al. 1991, Chapin et al. 1992, Poorter & Nagel

2000, DeWalt et al. 2004, Szymura & Szymura 2015) así como con la capacidad de sobrevivir en entornos mediterráneos, como España (Grotkopp & Rejmánek 2007). Esto podría explicar la mayor asignación de biomasa a las raíces y SLA que caracterizó a las poblaciones foráneas de *Datura stramonium* en este estudio (Figura 5).

Algunos estudios sugieren que la plasticidad de las poblaciones invasivas es mayor en comparación a las poblaciones nativas (Richards et al. 2006, Davidson et al. 2011). Los resultados de este trabajo no apoyan esta hipótesis ya que la plasticidad fue similar entre las poblaciones nativas y foráneas. Una posible explicación es que la plasticidad es específica para un determinado factor ambiental (Bradshaw 1965, Pigliucci et al. 2006). Por ejemplo, en los estudios donde se reporta que las poblaciones o especies invasoras tienen mayor plasticidad, el factor ambiental es disponibilidad hídrica, nutrientes, luz o una combinación de estos (Caño et al. 2008, Funk 2008, Matesanz et al. 2012, Woo et al. 2020). En cambio, en este estudio el factor fue el daño foliar, por lo tanto, no se puede descartar que las poblaciones foráneas de *D. stramonium* puedan responder con un nivel de plasticidad diferente a otro factor ambiental. Por otro lado, algunos estudios encuentran que los valores de los rasgos son los que diferencian a las poblaciones invasoras de las nativas y no la plasticidad (Godoy et al. 2012, Matzek 2012, Marchini et al. 2018), siendo este el caso para las poblaciones foráneas de *D. stramonium* las cuales poseen valores más altos de área foliar, SLA, R/S y RMF (Figura 2).

Con base a la hipótesis de la evolución de habilidad competitiva incrementada (EICA) las poblaciones en un nuevo ambiente donde se vean liberadas de sus enemigos naturales tendrán menores defensas debido a que esos recursos se invierten en crecimiento o en capacidad competitiva. En el caso de *D. stramonium* se ha encontrado que las poblaciones foráneas experimentan niveles más bajos de herbivoría y las plantas de estas poblaciones tienen tamaños

más grandes que las poblaciones nativas (Valverde et al. 2015). Además, tienen una concentración menor de alcaloides, que conforman la estrategia de resistencia en esta especie, en comparación a las poblaciones nativas de esta planta (Castillo et al. 2019), lo cual da soporte a la EICA. Para el caso de la tolerancia, se esperaba que los rasgos que confieren capacidad competitiva se asocien con esta estrategia defensiva y de este modo las poblaciones foráneas sean más tolerante al daño foliar que las poblaciones nativas. Rasgos como el SLA y RMF se asocian con la capacidad competitiva y la captura de recursos (Aerts et al. 1991, Grotkopp & Rejmánek 2007, Leishman et al. 2007). Pese a que se detectó asociación de estos rasgos con la tolerancia (Tabla 4) y fueron significativamente distintos entre poblaciones nativas y foráneas, no se detectó diferencias en la tolerancia entre poblaciones foráneas y nativas. El patrón similar de tolerancia encontrado puede deberse a cómo se asocian con la tolerancia los rasgos que confieren capacidad competitiva (SLA y RMF). La relación con la tolerancia de estos dos rasgos es inversa, a mayor SLA la tolerancia es menor, en cambio, a mayor RMF la tolerancia es mayor. Las poblaciones foráneas tuvieron valores altos de RMF lo que les ayudaría a tolerar mejor el daño foliar, sin embargo, este efecto positivo es cancelado por el efecto negativo de valores altos de SLA sobre la tolerancia. La situación inversa ocurre en las poblaciones nativas. Estos resultados junto con el hecho de que fueron las poblaciones nativas las que produjeron mayor número de semillas en ausencia de daño contrastan con las predicciones de la hipótesis EICA. Estos resultados son similares a lo encontrado para poblaciones nativas e introducidas de *Alliaria petiolata* (Bossdorf et al. 2004). En este caso, se encontró que las poblaciones introducidas tuvieron una tolerancia similar a las poblaciones nativas. Los autores de dicho estudio señalan como posible causa de este patrón a que la tolerancia no ha evolucionado dado el tiempo de transcurrido desde la introducción de esta especie a un nuevo ambiente (aproximadamente 150 años) o que la tolerancia cumple otras funciones además de la defensa (Bossdorf et al. 2004). En el caso de las poblaciones

estudiadas de *D. stramonium* el tiempo transcurrido desde su introducción no podría explicar la ausencia de diferencia en el nivel de tolerancia de poblaciones nativas y foráneas, ya que ha transcurrido mucho más tiempo del mínimo para que haya un cambio evolutivo (aproximadamente 500 años) (Prentis et al. 2008). Sin embargo, una introducción más reciente o incluso introducciones múltiples son escenarios posibles.

En caso de que la tolerancia (o los rasgos que la componen) cumpla otras funciones, además de la defensa, parece ser un escenario más probable en el caso de *D. stramonium*. Existe evidencia de que esta estrategia implica costos de adecuación y que estos son variables según el ambiente (Fornoni et al. 2004). El desempeñar un rol en otras funciones ayudaría a reducir los costos asociados a esta estrategia en un ambiente donde el daño foliar es mucho menor (Honor-Collauti, 2020). Sin embargo, cómo se relacionen estas funciones con la tolerancia o sus rasgos subyacentes determinará su respuesta a los diferentes factores selectivos influyendo la persistencia de las poblaciones en un nuevo ambiente. Además, es posible que los mecanismos por los cuales las plantas alcanzan un nivel determinado de tolerancia varíen entre diferentes especies de modo que no se pueda predecir con certeza la dirección en la que esta estrategia defensiva evolucionará, sin que previamente estos mecanismos se conozcan. Por ejemplo, en *Jacobea vulgaris* (Asteraceae) y *Sapium sefiberum* (Euphorbiaceae) se ha encontrado que las poblaciones introducidas son más grandes (áreas foliares más grandes), vigorosas y más tolerantes al daño por herbívoros que las poblaciones nativas (Stastny et al. 2005, Zou et al. 2008a). En estos casos parece ser que los rasgos más importantes en la respuesta de tolerancia son la eficiencia fotosintética por área foliar y la tasa de crecimiento, los cuales también promoverían la habilidad competitiva (Cahill et al. 2008)



Se ha sugerido que una asignación de biomasa mayor a la raíz (R/S y RMF altos) y el almacenamiento de carbohidratos no estructurales contribuyen con la tolerancia al daño foliar (Strauss & Agrawal 1999, Erb et al. 2009). Estos compuestos pueden ser movilizados de la raíz al vástago para mantener el crecimiento después del daño foliar en plantas tanto filogenéticamente cercanas a *Datura*, como de linajes distantes, entre ellas *Nicotiana attenuata* (Solanaceae), *Cichorium intybus* (Asteraceae) y *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) (Schwachtje et al. 2006, Lee et al. 2015). La posibilidad de que esto suceda en *D. stramonium* merece investigación futura. Respecto al SLA, este se asocia positivamente a la tasa de crecimiento relativo, por lo que plantas con valores más altos suelen tener tasas de crecimiento relativo más altas (Poorter 2009). Se ha postulado que las plantas que tienen tasas de crecimiento mayores toleran menos el daño que plantas con tasas de crecimiento menores (Hilbert et al. 1981). Esto podría explicar el efecto negativo del SLA sobre la tolerancia. No obstante, el SLA no es el único componente del crecimiento relativo y se ha encontrado que la contribución de éstos cambia en respuesta al daño foliar (Camargo et al. 2015). El otro componente medido en este estudio fue la fracción de masa foliar (LMF), el cual no resultó asociado con la tolerancia y no fue diferente entre poblaciones (Figura 2D).

El análisis de selección sobre los componentes principales de rasgos vegetativos permitió detectar qué combinaciones de rasgos favorecen la producción de semillas en cada población. En la población de Ticumán no se detectó una relación entre la adecuación y los componentes principales usados en ningún nivel de daño. Por el contrario, en Teotihuacán se detectó selección sobre los tres componentes principales y el patrón es similar en todos los niveles de daño. Esto sugiere que hay otros factores además del daño foliar favoreciendo cierta combinación de rasgos en esta población. Por ejemplo, el CP1 fue seleccionado negativamente implicando que las plantas

que asignaron más biomasa a las raíces en lugar de a los tallos tuvieron adecuación mayor. Una asignación de biomasa mayor a las raíces es importante en condiciones de estrés hídrico (Blum 1996) y es posible que esta población lo experimente debido a que su hábitat es del tipo matorral xerófilo (Tabla 1).

En las poblaciones foráneas, Valdeflores y Zubia, la combinación de rasgos que componen el CP2 fue seleccionada negativamente en ausencia de daño foliar. Las plantas que asignaron más biomasa a sus hojas (LMF) y menos a sus tallos (SMF) tuvieron una adecuación menor. Interesantemente, las poblaciones nativas tuvieron mayor SMF y produjeron mayor número de semillas en comparación a las poblaciones foráneas (Figura 2E). Esto refuerza la idea de que la asignación de biomasa a los tallos podría promover un mayor número de semillas. Una SMF mayor implica tallos más robustos capaces de soportar frutos más grandes y por lo tanto una cantidad mayor de semillas. El CP3 fue favorecido para ambas poblaciones foráneas, las plantas alcanzan una mayor adecuación cuando invierten más en área foliar y tienen más biomasa. Esto contribuiría a que las plantas en un ambiente libre de herbívoros y con recursos suficientes tengan tamaños más grandes.

El análisis de selección para la tolerancia y los rasgos asociados detectó selección a favor para la tolerancia tanto en ausencia como presencia de daño, aunque solo cuando el daño foliar es de 60% (Tabla 7). La presencia de selección a favor de la tolerancia en ausencia de daño sugiere que la tolerancia y sus rasgos asociados estarían contribuyendo a otras funciones en un ambiente sin daño. En ausencia de daño se esperaría que la selección favoreciera a la RMF y el SLA debido su asociación con la captura de recursos (Aerts et al. 1991, Grotkopp & Rejmánek 2007, Leishman et al. 2007). Sin embargo, éste no fue el caso y es posible que otros factores estén influyendo en la dirección en que evolucionan estos rasgos. El balance hídrico y el equilibrio

térmico de las plantas pueden influir en cómo se expresa el SLA (Fitter & Hay, 2002). Valores más bajos de SLA tienden a reducir el área foliar transpirante, pero también reducen la capa límite de las hojas lo cual puede resultar en una reducción de la resistencia estomática, aumentando la tasa de transpiración. Esto puede amortiguarse por la presencia de tricomas en la superficie de las hojas (Kirkham 2005). La RMF fue seleccionada negativamente en ausencia de daño foliar, implicando que una mayor RMF resulta en un menor número de semillas. Una explicación posible es que la reasignación de biomasa de las raíces a otras estructuras de la planta que promuevan la producción de semillas sería favorecida (Bloom et al. 1985). De hecho, las plantas que asignaron más biomasa a los tallos (valores de SMF más altos) produjeron un número mayor de semillas (Figura 2E). Este resultado, junto con la presencia de selección a favor de la tolerancia sugiere una posible limitación para la evolución de la tolerancia en ausencia de daño. Asignar mayor biomasa a las raíces permite capturar recursos limitantes como agua y nutrientes (Bloom et al. 1985, Fitter & Hay, 2002, Grotkopp & Rejmánek 2007). Este experimento fue realizado en condiciones homogéneas de suministro de agua y nutrientes de modo que las diferencias en RMF no son producto de diferencias en las condiciones ambientales. Además, las plantas de poblaciones foráneas destinaron consistentemente más biomasa a sus raíces (RMF más alto) comparadas con las plantas de las poblaciones nativas. Es probable que la RMF en las poblaciones foráneas de *Datura stramonium* haya evolucionado en las poblaciones en respuesta a presiones selectivas durante su establecimiento.

## **VII. Conclusión**

La introducción a un nuevo ambiente sin los mismos niveles de herbivoría puede llevar a cambios en los valores de algunos rasgos como lo hallado aquí para las poblaciones nativas y foráneas de *Datura stramonium*. La asociación de los rasgos como el área foliar específica (SLA) o la fracción de masa de las raíces (RMF) con la tolerancia al daño foliar en este estudio es útil para entender el nivel de tolerancia encontrado en las poblaciones estudiadas. Conocer cómo se asocian los diferentes rasgos que desempeñan roles en la defensa, crecimiento y la habilidad competitiva son importantes para mejorar la comprensión de cómo evolucionan las poblaciones en un nuevo ambiente sin herbívoros.

## **VIII. Referencias**

- Aerts, R., Boot, R., van der Aart, P. (1991) The relation between above- and belowground biomass to allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87, 551-559.
- Alpert, P., Simms, E. (2002) The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology* 16, 285-297.
- Ashton, I., Lerdau, M. (2008) Tolerance to herbivory, and not resistance, may explain differential success of invasive, naturalized, and native North American temperate vines. *Diversity and Distribution*, 14, 169-178.
- Avila-Sakar, G. (2020) Resource allocation and defence against herbivores in wild and model plants. En Núñez-Farfán, J., Valverde, P.L. (eds). *Evolutionary ecology of plant-herbivore interaction*. Springer Nature, Switzerland, pp 37-58.

- Bradshaw, A.D. (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13, 115-155.
- Bloom, A., Chapin, F., Mooney, H. (1985) Resource limitation in plants, an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16, 363-392.
- Blum, A. (1996) Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulations* 20, 135-148.
- Blossey, B., Nötzold, R. (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive non-indigenous plants — a hypothesis. *Journal of Ecology*, 83, 887-889.
- Boege, K. (2010) Induced responses to competition and herbivory: natural selection on multi-trait phenotypic plasticity. *Ecology* 91, 2628-2637.
- Bossdorf, O., Auge, H., Lafuma, L., Rogers, W., Siemann, E., Prati, D. (2005) Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia* 144, 1-11.
- Bossdorf, O., Schröder, S., Prati, D., Auge, H. (2004) Palatability and tolerance to simulated herbivory in native and introduced populations of *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 91, 856-862.
- Cahil, J., Kembel, S., Lamb, E., Keddy, P. (2008) Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? *Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10, 41-50.
- Camargo, I., Tapia-López, R, Núñez-Farfán, J. (2015) Ecotypic variation in growth responses to simulated herbivory, trade-off between maximum relative growth rate and tolerance to defoliation in an annual plant. *AoB PLANTS* 7: plv015; doi:10.1093/aobpla/ plv015
- Camargo, I. (2020) Toward a unifying quest for an understanding of tolerance mechanisms to herbivore damage and its eco-evolutionary dynamics. En Núñez-Farfán, J., Valverde, P.L.

- (eds). Evolutionary ecology of plant-herbivore interaction. Springer Nature, Switzerland, pp 63-81.
- Caño, L., Escarré, J., Fleck, I., Blacon-Moreno, J., Sans, F. (2008) Increased fitness and plasticity of an invasive species in its introduced range: a study using *Senecio pterophorus*. Journal of Ecology 96, 468-476.
- Carmona, D., Fornoni, J. (2013) Herbivores can select for mixed defensive strategies in plants. New Phytologist 197, 576-585.
- Castillo, G., Cruz, L., Tapia-López R, Olmedo-Vicente, E., Carmona, D., et al. (2014). Selection Mosaic Exerted by Specialist and Generalist Herbivores on Chemical and Physical Defense of *Datura stramonium*. PLoS ONE 9(7): e102478. doi: 10.1371/journal.pone.010247
- Castillo, G., Calahorra-Oliart, A., Núñez-Farfán, J., Valverde, P., Arroyo, J., Cruz, L., Tapia-López, R. (2019) Selection on tropane alkaloids in native and non-native populations of *Datura stramonium*. Ecol Evol. 2019; 00:1–9. <https://doi.org/10.1002/ece3.5520>
- Chapin, F., Kellar, A., Pugnaire, F. (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. The American Naturalist 142, 78-92.
- Cisneros-Silva, A., Castillo, G., Chávez-Pesqueira, M., Bello-Bedoy, R., Camargo, I., Núñez-Farfán, J. (2017) Light limitation reduces tolerance to leaf damage in *Datura stramonium*. Evolutionary Ecology Research 18, 351-362.
- Davidson, A., Jennions, M., Nicotra, A. (2011) Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. Ecology letters 14, 419-431.

- Damián, X., Ochoa-López, S., Gaxiola, A., Fornoni, J., Domínguez, C., Boege, K. (2020) Natural selection acting on integrated phenotypes: covariance among functional leaf traits increases plant fitness. *New Phytologist* 225, 546-557.
- DeWalt, S., Denslow, J., Hamrick, J. (2004) Biomass allocation, growth, and photosynthesis of genotypes from native and introduced ranges of the tropical shrub *Clidemia hirta*. *Oecologia* 138, 521-531.
- Erb, M., Lenk, C., Degenhardt, J., Turlings, T. (2009) The underestimated role of roots in defense against leaf attackers. *Trends in Plant Science* 14, 653-659.
- Fineblum, W., Rausher, M. (1995). Tradeoff between resistance and tolerance to herbivore damage in a morning glory. *Nature* 377,517-520.
- Fitter, A., Hay, R. (2002) *Environmental physiology of plants*. Tercera Edición. Academic Press. London. UK.
- Fornoni, J. (2011) Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. *Functional Ecology* 25, 399-407.
- 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., Valverde, P., Núñez-Farfán, J. (2003) 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., Núñez-Farfán, J. (2004) Population variation in the cost and benefit of tolerance and resistant against herbivory in *Datura stramonium*. *Evolution* 58, 1696-1704.

- Franks, S., Pratt, S., Dray, F., Simms, E. (2008) Selection for resistance in invasive plants. *The American Naturalist* 171, 678-691.
- Funk, J. (2008) Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology* 96, 1162-1173.
- Godoy, O., Valladares, F., Castro-Díez, P. (2012) The relative importance for plant invasiveness of trait means, and their plasticity and integration in a multivariate framework. *New Phytologist* 195, 912-922.
- Grotkopp, E., Rejmánek, M. (2007) High seedling relative growth rate and specific leaf area traits of invasive species: phylogenetically independent contrast of woody angiosperms. *American Journal of Botany* 94, 526-532.
- Hilbert, D., Swift, D., Detling, J., Dyer, M. (1981) Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51,14-18.
- Honor, R., Colautti, R. (2020). EICA 2.0: A general model of enemy release and defence in plant and animal invasions. En Traveset, A., Richardson, D. (eds). *Plant invasions: the role of biotic interactions*. CAB International. pp 190-203.
- Jakobs, G., Weber, E., Edwards, P. (2004) Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. *Diversity and Distribution* 10, 11-19.
- Jiménez-Lobato, V., Martínez-Borda, E., Núñez-Farfán, J., Valverde, P., Cruz, L., López-Velázquez, A., Santos-Gally, R., Arroyo, J. (2018) Changes in floral biology and inbreeding depression in native and invaded regions of *Datura stramonium*. *Plant Biology* 20, 214-223.



- de Jong, T., van der Meijden, E. (2000) On the correlation between allocation to defence and regrowth in plants. *Oikos* 88, 503-508.
- Keane, R. & Crawley, M. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 164-170.
- Kirkham, M. (2005) Principles of soil and plant water relations. Academic Press, San Diego, CA
- van Kleunen, M., Fischer, M., Johnson, S. (2007) Reproductive assurance through self-fertilization does not vary with population size in the alien invasive plant *Datura stramonium*. *Oikos* 116, 1400-1412.
- van Kleunen, M., Schmid, B. (2003) No evidence for an evolutionary increased competitive ability in an invasive plant. *Ecology* 84, 2816- 2823.
- Lande, R., Arnold, S. (1983) The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37, 1210-1226.
- Lee, J., Minnee, E., Clark, C. (2015) Patterns in non-structural carbohydrate and nitrogen reserves in chicory (*Cichorium intybus* L.) and plantain (*Plantago lanceolata* L.) during regrowth in summer. *Crop & Pasture Science* 66, 1071-1078.
- Leishman, M., Haslehurst, T., Ares, A., Baruch, Z. (2007) Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons. *New Phytologist* 176, 603-643.
- Marchini, G., Maraist, C., Cruzan, M. (2018) Trait divergence, not plasticity, determines the success of a newly invasive plant. *Annals of Botany* 123, 667-669.
- Mauricio, R. (1998). Costs of resistance to natural enemies in field population of the annual plant *Arabidopsis thaliana*. *The American Naturalist* 151, 20-28.

- Matzek, V. (2012) Trait values, not trait plasticity, best explain invasive species performance in a changing environment. *PLoS ONE* 7(10): e48821. doi: 10.1371/journal.pone.0048821
- Matesanz, S., Horgan-Kobelski, T., Sultan, S. (2012) Phenotypic Plasticity and Population Differentiation in an Ongoing Species Invasion. *PLoS ONE* 7(9): e44955. doi: 10.1371/journal.pone.0044955
- Muola, A., Mutikainen, P., Lilley, M., Laukkanen, L., Salminen, J., Leimu, R. (2010) Associations of plant fitness, leaf chemistry, and damage suggest selection mosaic in plant-herbivore interactions. *Ecology* 91, 2650-2659.
- Ness, J. (2006) A mutualism's indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos* 113, 506-514
- 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., Cabrales-Vargas, R., Dirzo, R. (1996) Mating system consequences on resistance to herbivory and life history traits in *Datura stramonium*. *American Journal of Botany* 83, 1041-1049.
- Núñez-Farfán, J., Fornoni J., Valverde P. (2007) The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Evol.* 38, 541-566.
- Núñez-Farfán, J., Valverde P. (2020) Natural selection of plant defenses against herbivores in native and non-native ranges. En Núñez-Farfán, J., Valverde, P.L. (eds). *Evolutionary ecology of plant-herbivore interaction*. Springer Nature, Switzerland, pp 87-101.

- Pigliucci, M., Murren C. J., Schlichting C.D. (2006) Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *The Journal of Experimental Biology* 209, 2362-2367.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team (2020) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-151 (accedido el 14 enero de 2021)
- Poorter, H., Nagel, O. (2000) The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Aust. J. Plant Physiol.* 27, 595-607.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., L., Wright, I., Villar, R. (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182, 565-588.
- Prentis, P., Wilson, W., Dormontt, E., Richardson, D., Lowe, A. (2008) Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science*, 13, 288-294.
- Price, P., Bouton, C., Gross, P., McPherson, B., Thompson, J., Weis, A. (1980) Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11, 41-65.
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rausher, M. (1992) The measurement of selection on quantitative traits: biases due to environmental covariances between traits and fitness. *Evolution* 46, 616-626.
- Rausher, M. (1996) Genetic analysis of coevolution between plants and their natural enemies. *Trends in Genetics* 12, 212-217.

- Richards, C., Bossdorf, O, Muth, N., Guveritch, J., Pigliucci, M. (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* 9, 981-893
- Rosenthal J., Kotanen P. (1994) Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 9, 145-148.
- Sanz-Elorza, M., Dana-Sánchez, E., Sobrino-Vespertinas, E. (2004) Atlas de las plantas alóctonas invasoras en España. Madrid, Spain: Dirección General para la Biodiversidad.
- Schwachtje, J., Minchin, P., Jahnke, S., van Dongen, J., Schittko, U., Baldwin, I. (2006). Snf1-related kinases allow plants to tolerate herbivory by allocating carbon to roots. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 12935-12940.
- Shonle, I., Bergelson, J. (2000) Evolutionary Ecology of the tropane alkaloids of *Datura stramonium* L. (Solanaceae). *Evolution* 54, 778-788.
- Simms, E. (2000) Defining tolerance as a norm of reaction. *Evolutionary Ecology* 14, 563-570.
- Stastny, M., Schaffner, U., Elle, E. (2005) Do vigour of introduced populations and escape from specialist herbivores contribute to invasiveness. *Journal of Ecology* 93, 27-37
- Stowe, K., Marquis, R., Hochwender, C., Simms, E. (2000) The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 565-595
- Strauss, S., Agrawal, A. (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 14,179-185.
- Strauss, S., Watson, W., Allen, M. (2003) Predictors of male and female tolerance to insect herbivory in *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 84, 2074-2082.

- Szymura, M., Szymura, T. (2015). Growth, phenology, and biomass allocation of alien *Solidago* species in central Europe. *Plant Species Biology* 30,245-256.
- Valladares, F., Sánchez-Gómez, D., & Zavala, M. A. (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: Bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological application. *Journal of Ecology* 94, 1103- 1116.
- Valverde, P., Arroyo, J., Núñez-Farfán, J., Castillo, G., Calahorra, A., Pérez-Barrales, R., Tapia-López, R. (2015) Natural Selection on plant resistance to herbivores in the native and introduced range. *AoB PLANTS* 7: plv090; doi:10.1093/aobpla/plv090
- Valverde, P., 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.
- Weaver, S., Warwick, S. (1984) The biology of Canadian weeds. 64. *Datura stramonium* L. *Canadian Journal of Plant Science* 64, 979- 991.
- Weinig, C., Stinchcombe, J., Schmitt, J. (2003) Evolutionary genetics of resistance and tolerance to native herbivory in *Arabidopsis thaliana*. *Evolution* 57, 1270-1280.
- Weis, A., Simms, E., Hochberg, M. (2000) Will plant vigor and tolerance be genetically correlated? Effects of intrinsic growth rate and self-limitation on regrowth. *Evolutionary Ecology* 14, 331-352.
- Wolfe, L., Elzinga, J., Biere, A. (2004) Increased susceptibility to enemies following introduction in the invasive plant *Silene latifolia*. *Ecology Letters* 7, 813-820.

- Woo, S., Lee, D., Cho, Y.C., Lee, S., Kim, E. (2020) Differential responses to fertilization and competition among invasive, noninvasive alien, and native *Bidens* species. *Ecology and Evolution* 11, 516-525.
- Zhang, Z., Pan, X., Blumenthal, D., van Kleunen, M., Liu, M., Li, B. (2018) Contrasting effects of specialist and generalist herbivores on resistance evolution in invasive plants. *Ecology* 99, 866-875.
- Zheng, Y., Feng Y., Liu, W., Liao, Z. (2009) Growth biomass allocation, morphology, and photosynthesis of invasive *Eupatorium adenophorum* and its native congeners grown at four irradiances. *Plant Ecol* 203, 263-271.
- Zou, J., Siemann, E., Rogers, E., DeWalt, S. (2008a) Decreased resistance and increased tolerance to native herbivores of the invasive plant *Sapium sebiferum*. *Ecography* 31, 663-671.
- Zou, J., Rogers W., Siemann, E. (2008b) Increased competitive ability and herbivory tolerance in the invasive plat *Sapium sebiferum*. *Biol. Invasions* 10, 291-302.
- Zuur A., Ieno E., Walker, N., Saveliev A.A., Smith G.M. (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York, USA.

## IX. ANEXOS

Tabla 8. Correlación fenotípica entre los rasgos medidos. Los valores representan el coeficiente de correlación de Pearson, estimados a partir de los residuales estandarizados por nivel de daño y población. Se excluyó el rasgo proporción raíz/vástago (R/S) debido a que el rasgo Fracción de masa de raíces (RMF) se calcula usando la masa de raíces al igual que el R/S. Valores significativos ( $P < 0.05$ ) en negritas.

Rasgo	AF	D	SLA	LMF	SMF	RMF	B	#F	PTS	PPS	#S
Área foliar (AF)	1										
Diámetro basal (D)	0.064	1									
Área foliar específica (SLA)	<b>0.098</b>	-0.016	1								
Fracción masa foliar (LMF)	<b>0.18</b>	<b>-0.32</b>	<b>0.13</b>	1							
Fracción masa de tallos (SMF)	<b>-0.11</b>	<b>0.12</b>	<b>-0.19</b>	<b>-0.35</b>	1						
Fracción masa de raíces (RMF)	-0.047	<b>0.17</b>	0.067	<b>-0.49</b>	<b>-0.63</b>	1					
Biomasa (B)	<b>0.56</b>	<b>0.44</b>	<b>-0.1</b>	<b>-0.22</b>	-0.075	<b>0.26</b>	1				
No. de frutos (#F)	<b>0.27</b>	<b>0.16</b>	0.016	-0.078	0.041	0.019	<b>0.27</b>	1			
Peso total de semillas (PTS)	<b>0.34</b>	<b>0.34</b>	0.087	<b>-0.23</b>	<b>0.37</b>	<b>0.11</b>	<b>0.43</b>	<b>0.37</b>	1		
Peso promedio de semilla (PPS)	<b>0.29</b>	-0.051	0.022	0.029	0.0062	0.047	<b>0.27</b>	0.0062	0.027	1	
No. de semillas (#S)	<b>0.21</b>	<b>0.39</b>	0.061	<b>-0.25</b>	<b>0.33</b>	<b>0.11</b>	<b>0.33</b>	<b>0.33</b>	<b>0.9</b>	<b>-0.33</b>	1

Tabla 9. Significancia de los tests de relación de verosimilitud de los análisis de efectos lineales mixtos para cada rasgo medido. Términos significativos en negritas.

Rasgo	Factor	GL	$\chi^2$	<i>P</i>
<b>Área foliar</b>	<b>Daño foliar</b>	2	414.955	<0.0001 ***
	<b>Población</b>	3	18.91	0.0003 ***
	<b>Familia (Población)</b>	1	17.122	<0.0001 ***
	<b>Daño x Población</b>	6	36.097	<0.0001 ***
	<b>Área foliar</b>	1	6.474	0.0109 *
	Diámetro basal	1	0.387	0.5337
<b>Diámetro basal</b>	Daño foliar	2	2.539	0.281
	<b>Población</b>	3	11.432	0.0096 **
	<b>Familia (Población)</b>	1	50.161	<0.0001 ***
	Daño x Población	6	11.09	0.0856
	<b>Área foliar</b>	1	131.203	<0.0001 ***
	<b>Diámetro basal</b>	1	139.188	<0.0001 ***
<b>SLA</b>	<b>Daño foliar</b>	2	9.054	0.0108 *
	<b>Población</b>	3	52.187	<0.0001 ***
	<b>Familia (Población)</b>	1	8.487	0.0036 **
	Daño x Población	6	7.831	0.2507
	Área foliar	1	0.731	0.3924
	<b>Diámetro basal</b>	1	5.104	0.0239 *
<b>LMF</b>	<b>Daño foliar</b>	2	21.481	<0.0001 ***
	Población	3	5.353	0.1477
	<b>Familia (Población)</b>	1	30.319	<.0001 ***
	Daño x Población	6	4.846	0.5638
	<b>Área foliar</b>	1	19.758	<0.0001 ***
	Diámetro basal	1	1.321	0.2504
<b>SMF</b>	<b>Daño foliar</b>	2	34.296	<0.0001 ***
	<b>Población</b>	3	38.777	<0.0001 ***
	<b>Familia (Población)</b>	1	73.302	<0.0001 ***
	Daño x Población	6	5.598	0.4697
	<b>Área foliar</b>	3	4.794	0.0286 *
	Diámetro basal	1	0.432	0.5111
<b>RMF</b>	Daño foliar	2	3.039	0.2188
	<b>Población</b>	3	27.675	<0.0001 ***
	<b>Familia (Población)</b>	1	95.11	<0.0001 ***
	Daño x Población	6	12.167	0.0583
	<b>Área foliar</b>	1	4.314	0.0378 *
	Diámetro basal	1	0.004	0.9514



Tabla 9. Continuación

<b>Rasgo</b>	<b>Factor</b>	<b>GL</b>	$\chi^2$	<b>P</b>
<b>R/S</b>	Daño foliar	2	2.76	0.2515
	<b>Población</b>	3	27.563	<0.0001 ***
	<b>Familia (Población)</b>	1	104.161	<0.0001 ***
	Daño x Población	6	12.008	0.0618
	<b>Área foliar</b>	1	4.985	0.0256 *
	Diámetro basal	1	0.005	0.9428
<b>Biomasa total</b>	<b>Daño foliar</b>	2	36.83	<0.0001 ***
	<b>Población</b>	3	19.365	0.0002 ***
	<b>Familia (Población)</b>	1	116.767	<0.0001 ***
	Daño x Población	6	4.426	0.6193
	<b>Área foliar</b>	1	14.128	0.0002 ***
	<b>Diámetro basal</b>	1	4.439	0.0351 *
<b>No. Frutos</b>	Daño foliar	2	3.455	0.1778
	<b>Población</b>	3	29.266	<0.0001 ***
	Familia (Población)	1	0.283	0.2973
	Daño x Población	6	4.764	0.5744
	<b>Área foliar</b>	1	5.032	0.0249 *
	Diámetro basal	1	0.017	0.8954
<b>Peso total de semillas</b>	<b>Daño foliar</b>	2	12.242	0.0022 **
	<b>Población</b>	3	22.944	<0.0001 ***
	<b>Familia (Población)</b>	1	24.004	<0.0001 ***
	Daño x Población	6	8.209	0.2232
	<b>Área foliar</b>	1	21.077	<0.0001 ***
	Diámetro basal	1	2.324	0.1274
<b>Peso Promedio de semilla</b>	<b>Daño foliar</b>	2	6.481	0.0391 *
	<b>Población</b>	3	32.891	<0.0001 ***
	<b>Familia (Población)</b>	1	139.761	<0.0001 ***
	Daño x Población	6	11.373	0.0775
	<b>Área foliar</b>	1	6.689	0.0097 **
	Diámetro basal	1	0.062	0.8035
<b>No. Semillas semillas</b>	<b>Daño foliar</b>	2	9.124	0.0104 *
	<b>Población</b>	3	14.021	0.0029 **
	<b>Familia (Población)</b>	1	35.885	<0.0001 ***
	Daño x Población	6	5.229	0.5148
	<b>Área foliar</b>	1	27.421	<0.0001 ***
	<b>Diámetro basal</b>	1	4.985	0.0256 *

Tabla 10. Diferencias en RDPI para regiones (México/España). Se utilizó un análisis de efectos mixto. El factor fijo fue la región y el factor aleatorio fue la población anidada en la región. \*El estadístico de prueba para el factor fijo fue  $t$  y para el aleatorio fue  $\chi^2$  (luego de un test de relación de verosimilitud entre un modelo incluyendo el factor aleatorio y un modelo que no). Los factores significativos en negritas ( $P < 0.05$ ).

Rasgo	Factor	GL	Estadístico*	P
Área foliar	Región	2	-0.900158	0.463
	<b>Población (Región)</b>	1	6.299584	0.00605
Diámetro basal	Región	2	1.26431	0.3335
	Población (Región)	1	1.354158	0.1223
SLA	Región	2	1.34438	0.311
	Población (Región)	1	0.3895937	0.26625
LMF	Región	2	0.25569	0.8221
	Población (Región)	1	2.628009	0.0525
SMF	Región	2	-1.44492	0.2853
	Población (Región)	1	8.6716E-09	0.49995
RMF	Región	2	0.803124	0.5062
	<b>Población (Región)</b>	1	4.913839	0.0133
R/S	Región	2	0.380356	0.7403
	<b>Población (Región)</b>	1	3.457998	0.03145
Biomasa	Región	2	-2.21459	0.1572
	Población (Región)	1	8.5183E-09	0.49995
No. de frutos de frutos	Región	2	-0.34334	0.7641
	Población (Región)	1	0.9068343	0.1705
Peso total de semillas	Región	2	-2.49815	0.1298
	Población (Región)	1	5.3108E-09	0.49995
Peso promedio de semillas	Región	2	-0.543698	0.6412
	<b>Población (Región)</b>	1	2.781536	0.0477
No. de semillas	Región	2	-2.75941	0.1101
	Población (Región)	1	6.0685E-05	0.49995

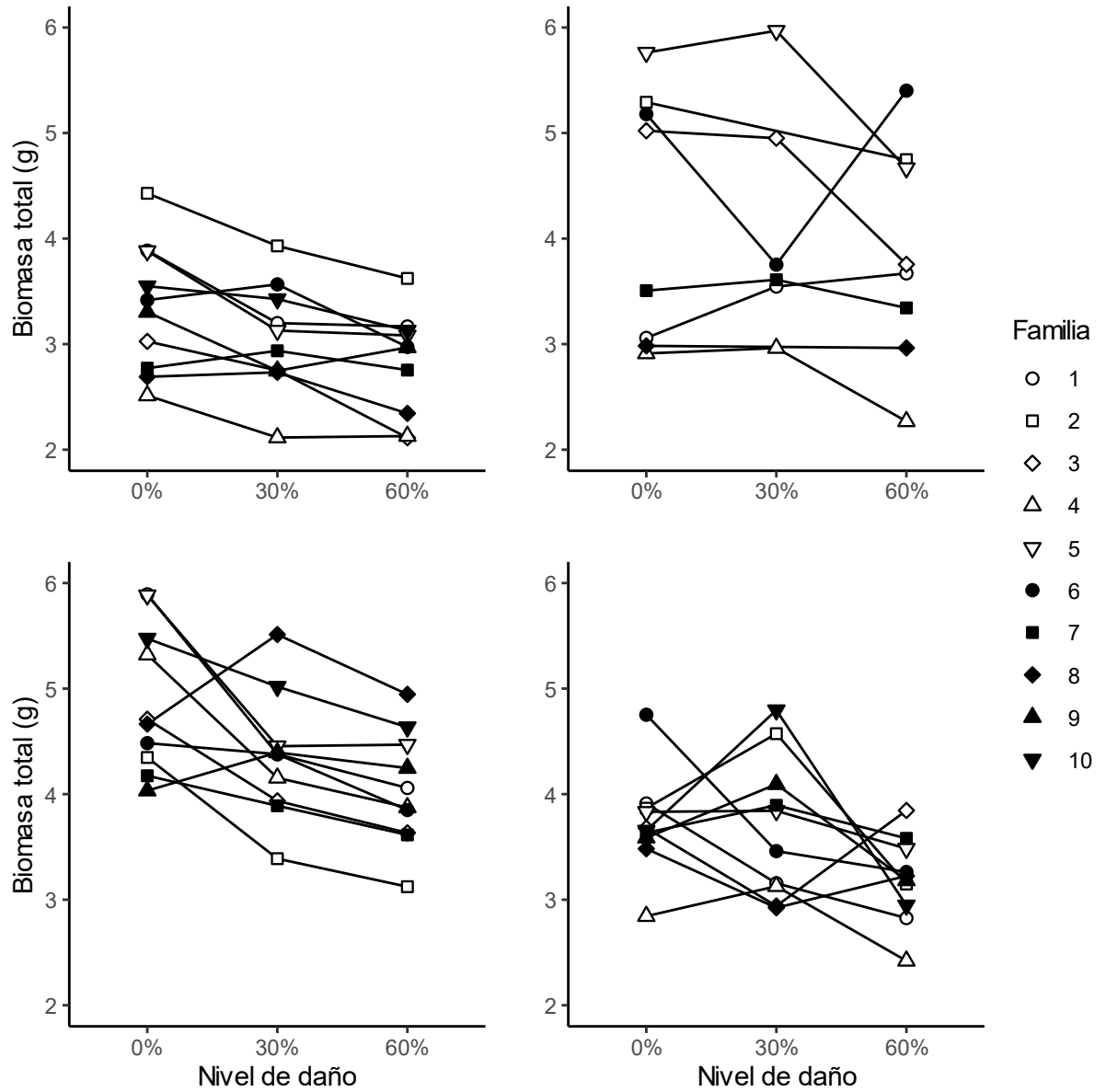


Figura 10. Norma de reacción para la biomasa en respuesta al daño foliar para las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.

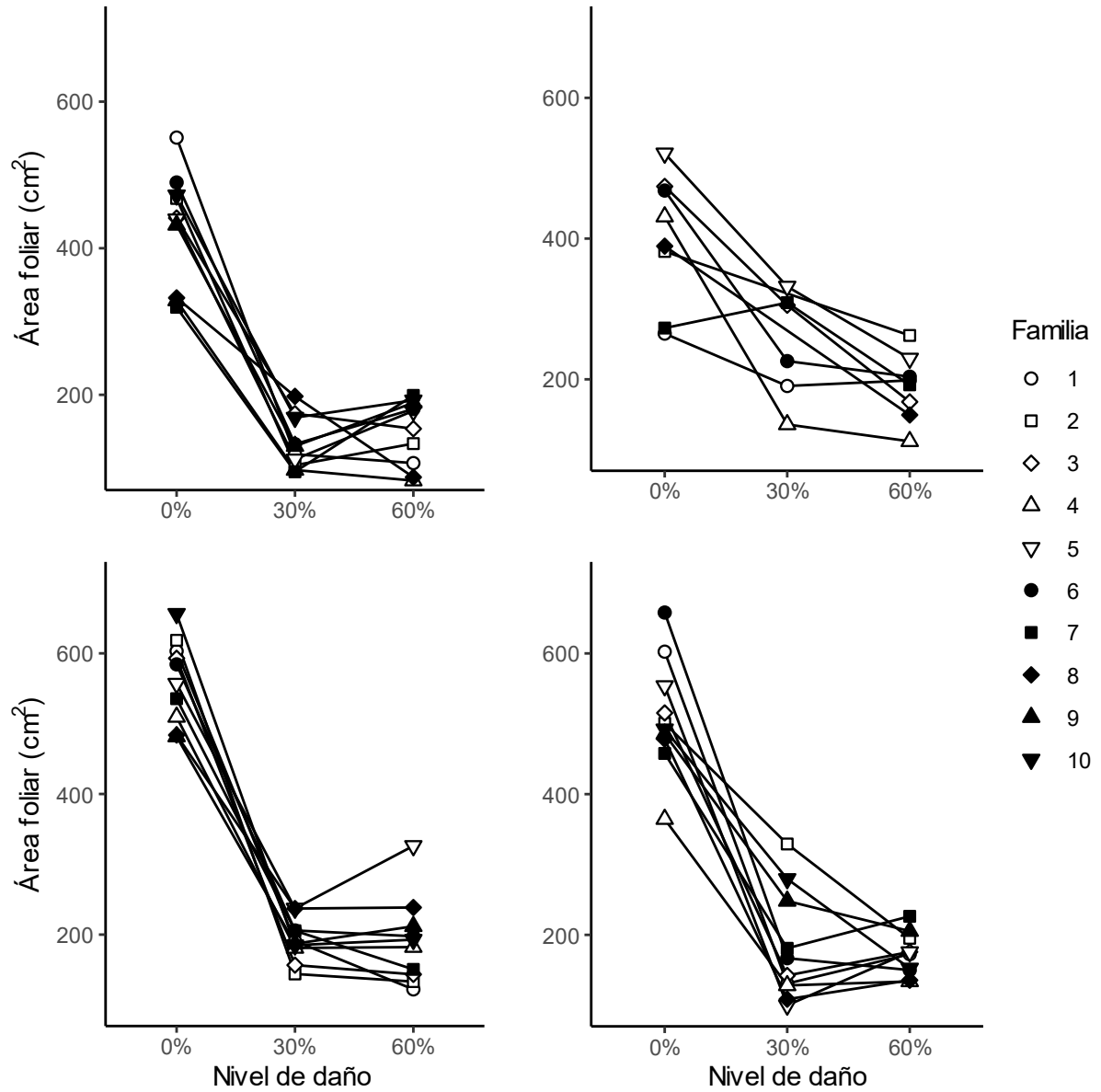


Figura 11. Norma de reacción para área foliar en respuesta al daño foliar para las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.

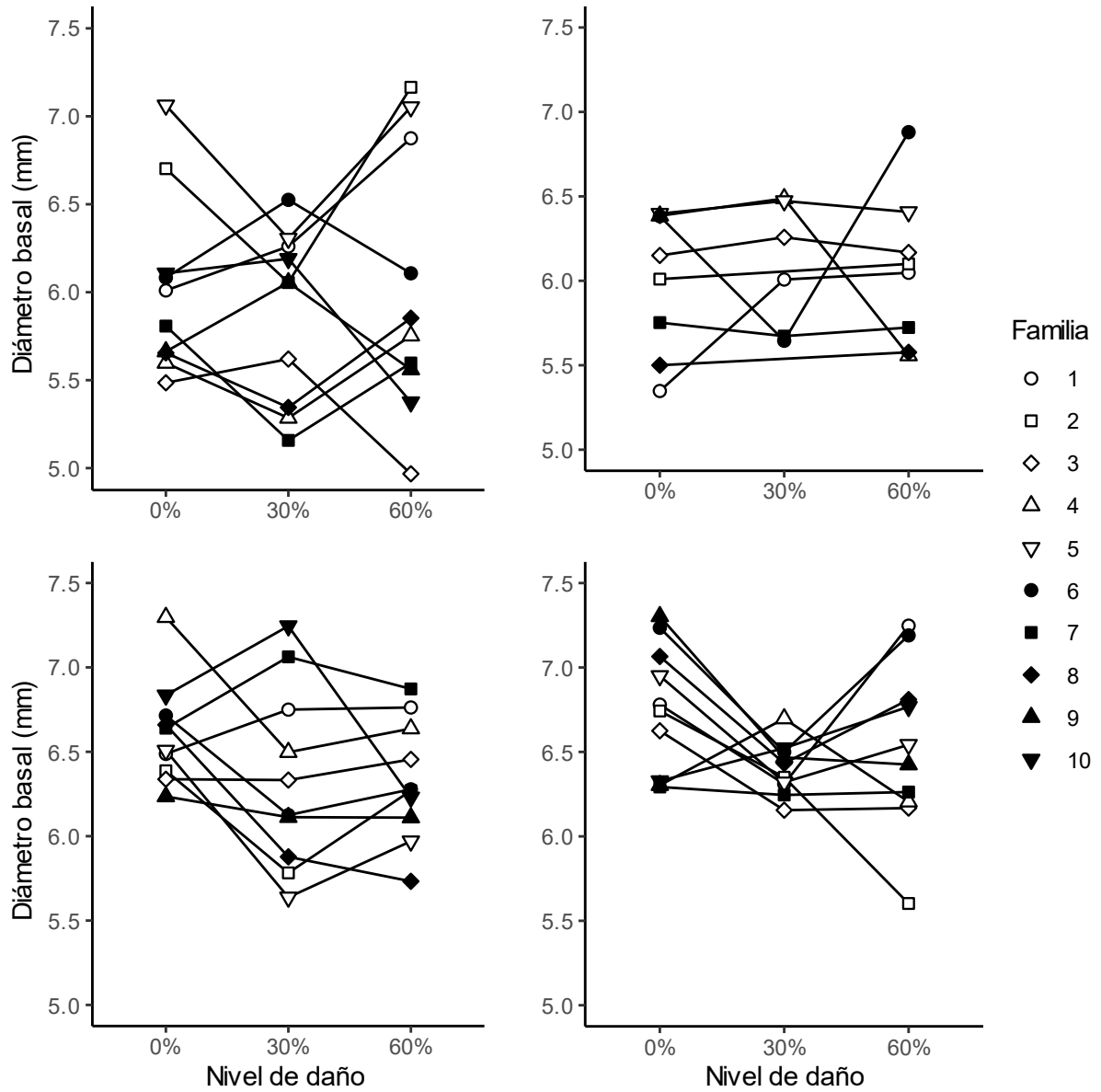


Figura 12. Norma de reacción para diámetro basal en respuesta al daño foliar para las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.

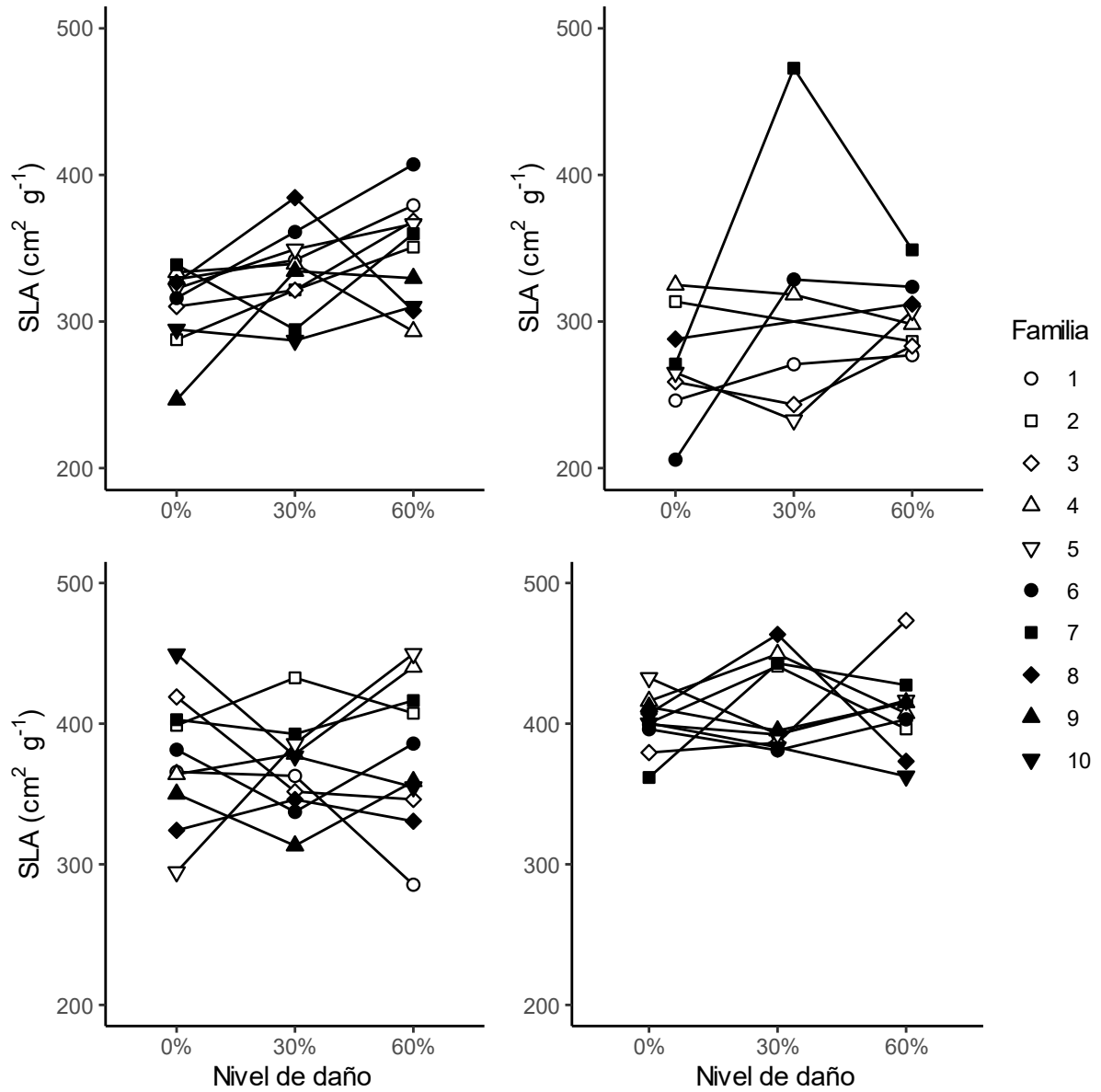


Figura 13. Norma de reacción para área foliar específica en respuesta al daño foliar para las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.

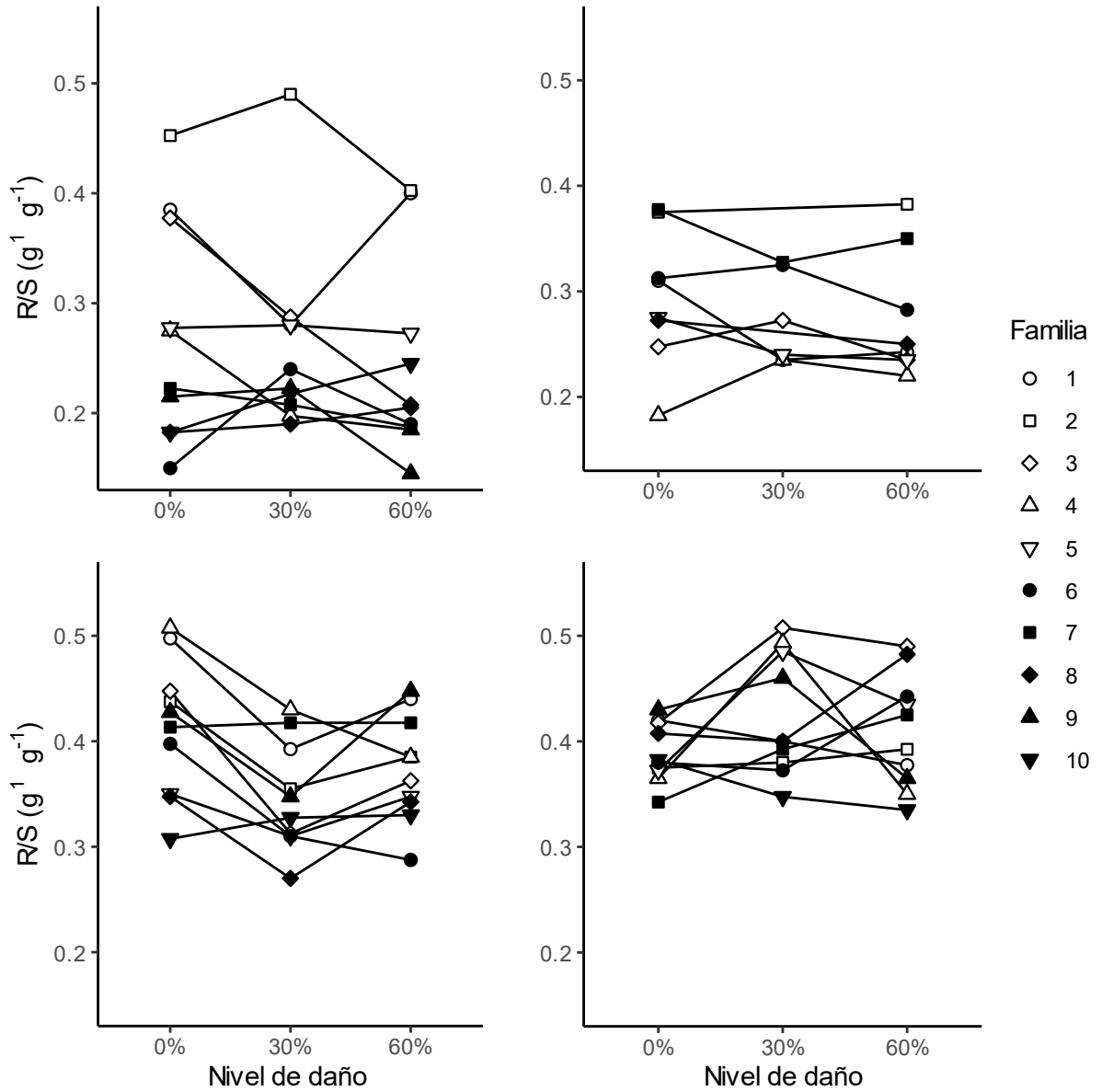


Figura 14. Norma de reacción para la proporción raíz/vástago en respuesta al daño foliar para las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.

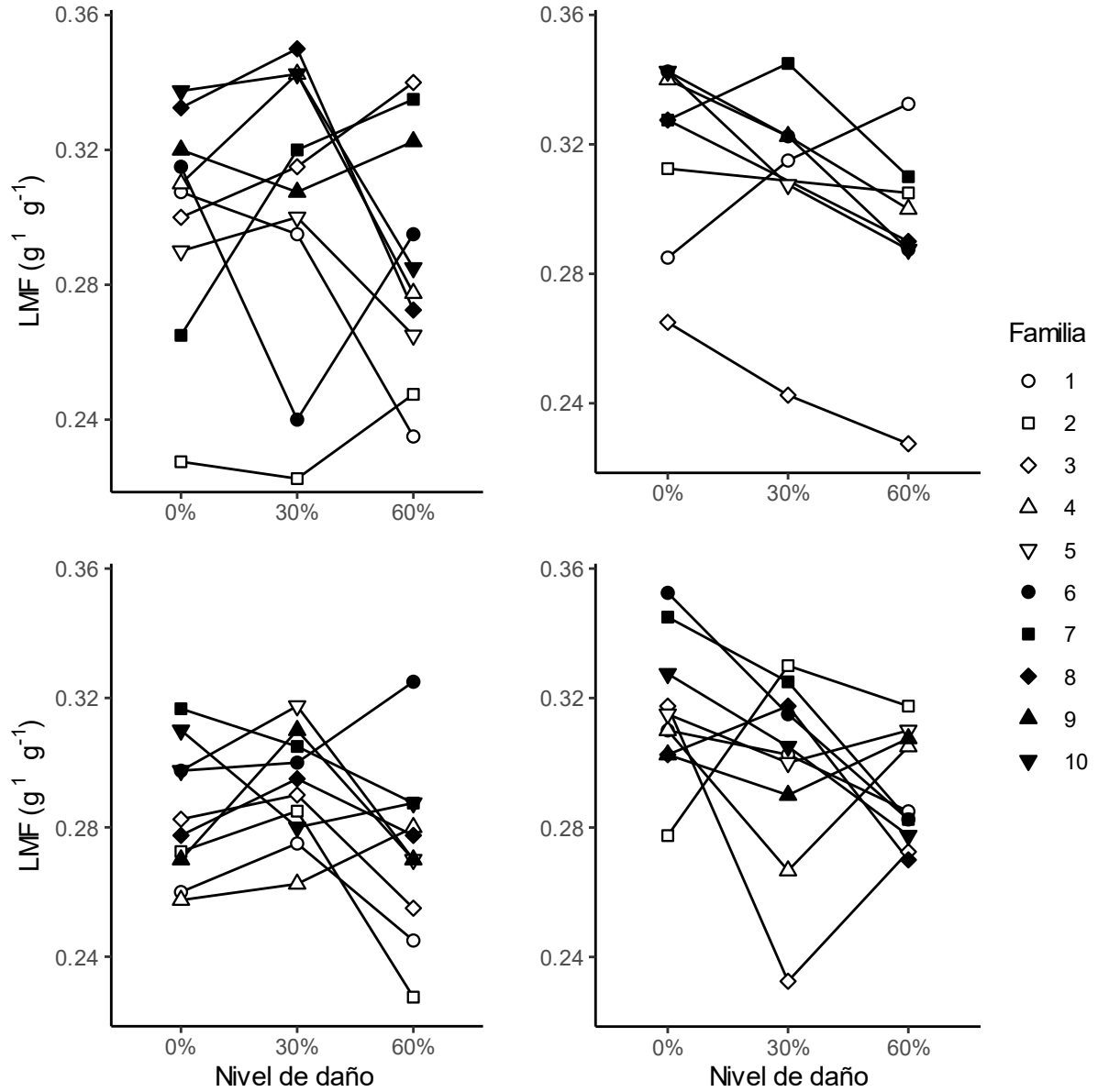


Figura 15. Norma de reacción para la fracción de masa foliar en respuesta al daño foliar para las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.



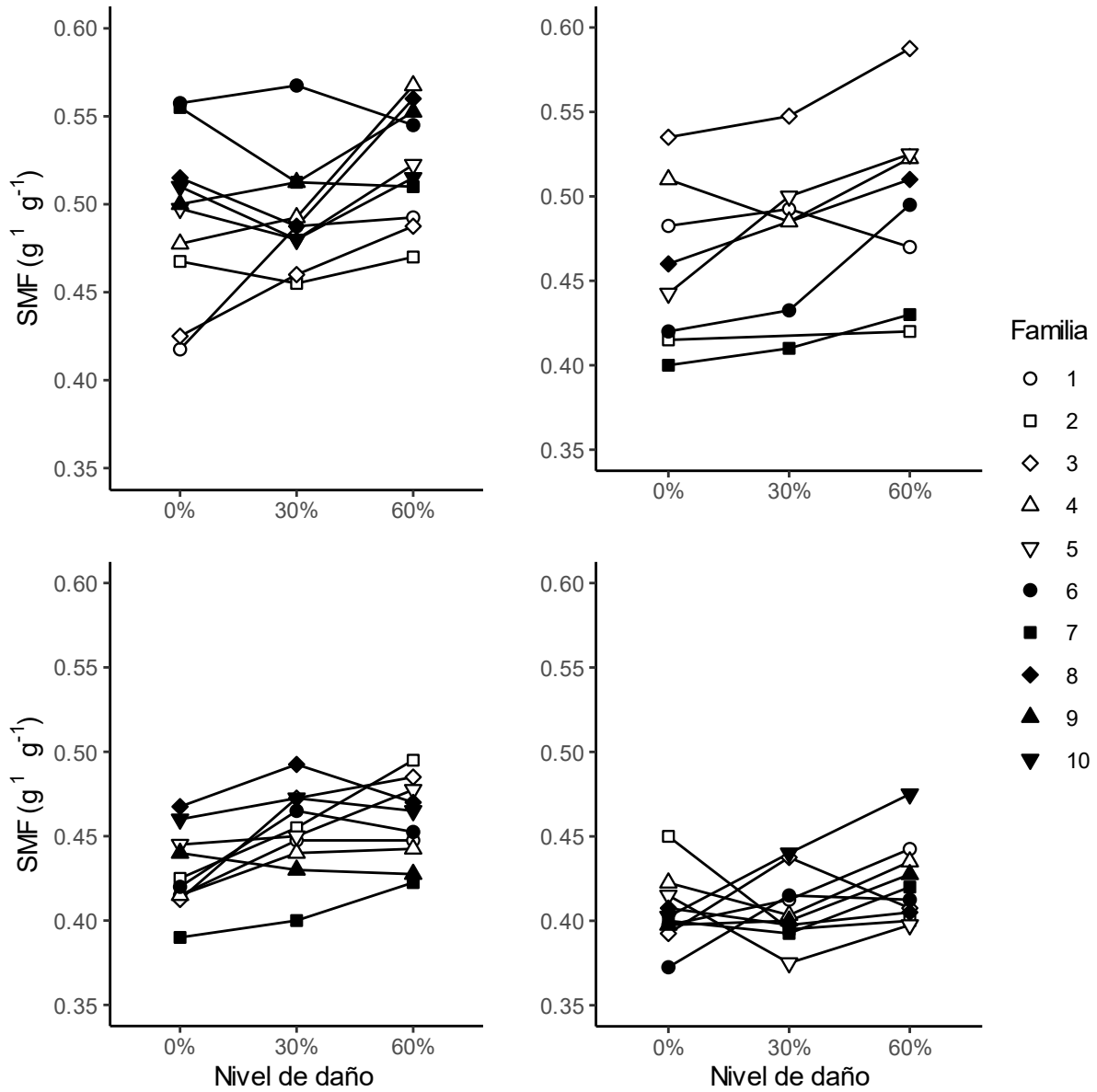


Figura 16. Norma de reacción para la fracción de masa de tallos en respuesta al daño foliar para las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.

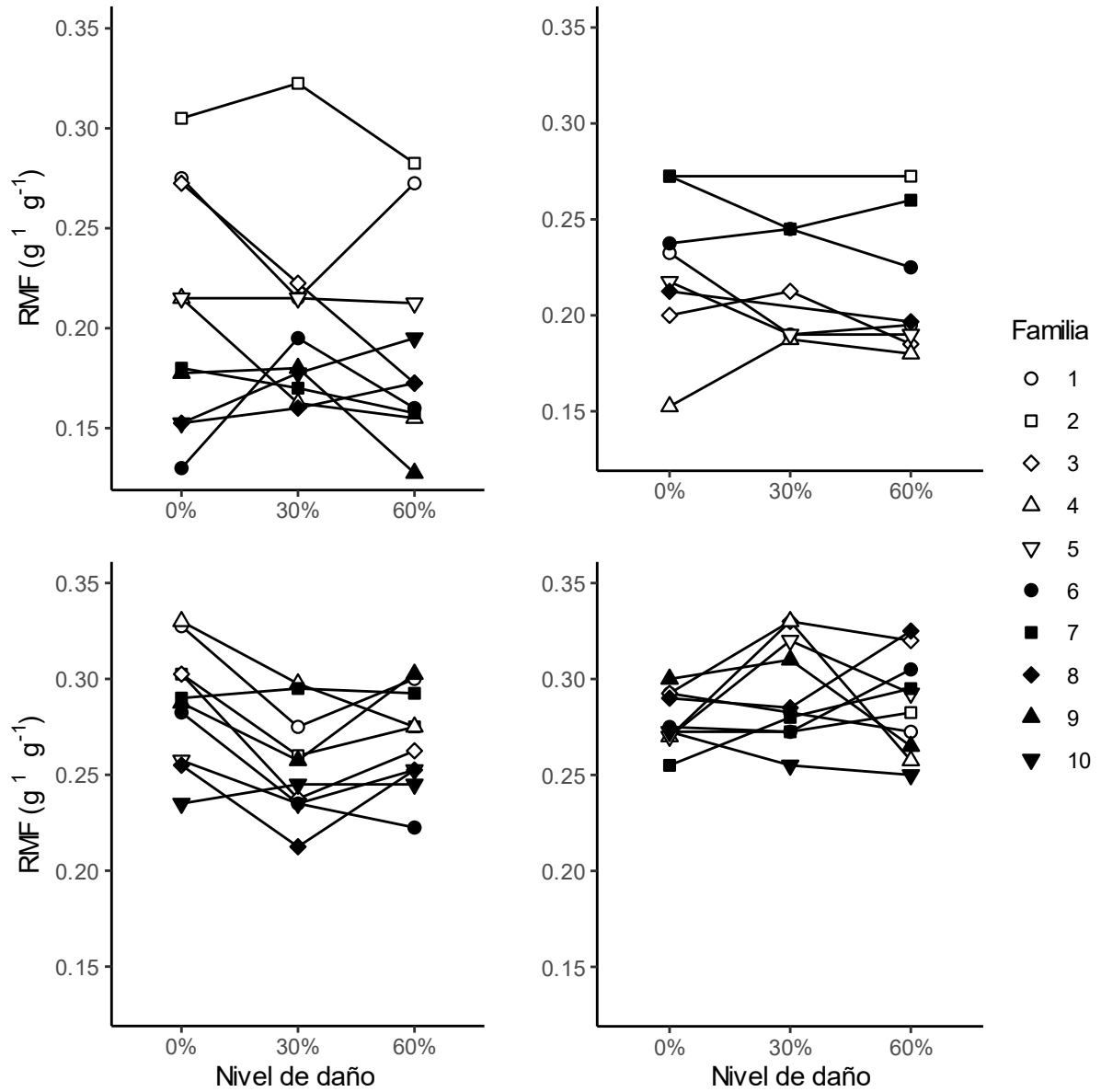


Figura 17. Norma de reacción para la fracción de masa de raíces en respuesta al daño foliar para las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.

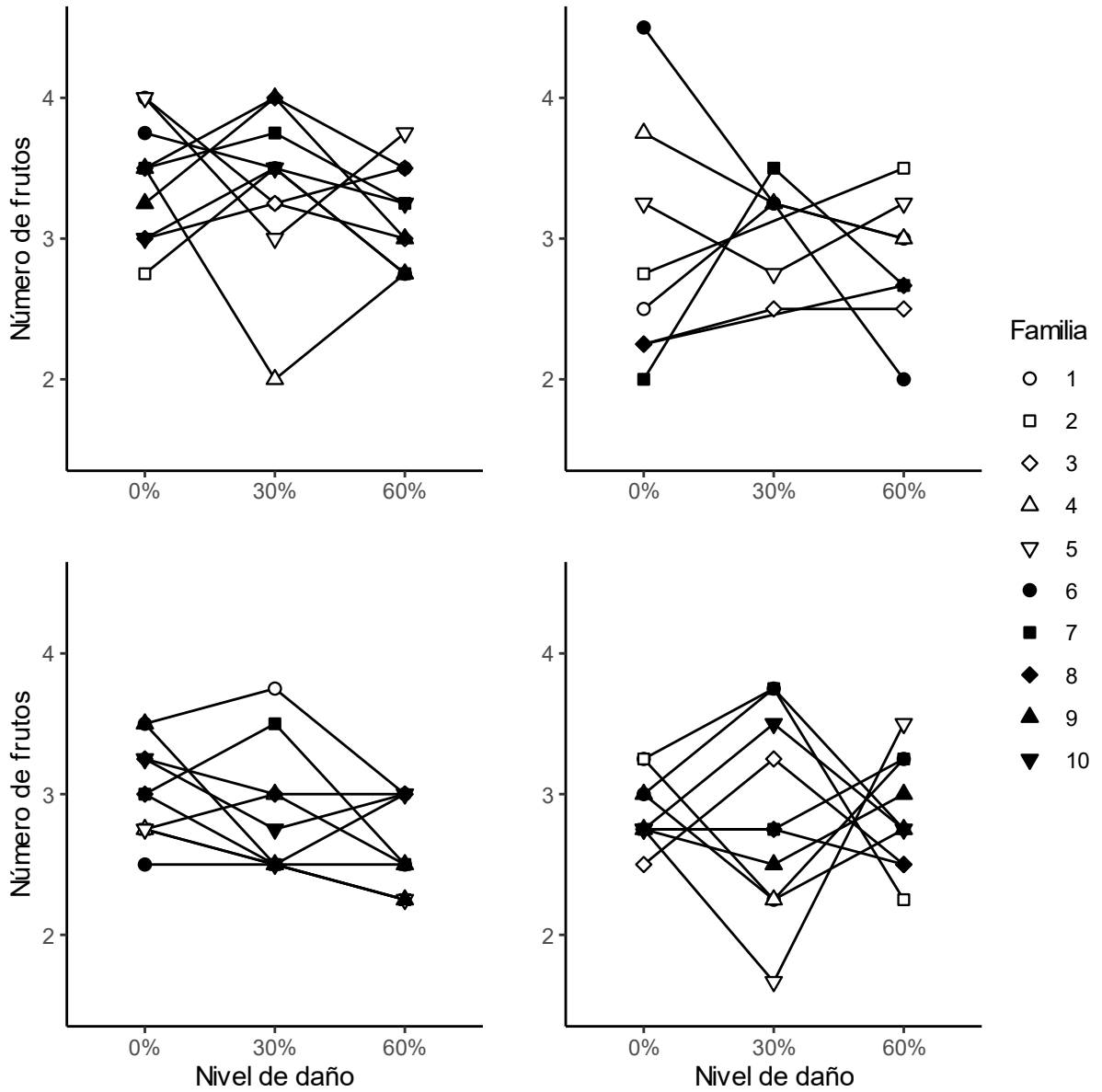


Figura 18. Norma de reacción para el número de frutos en respuesta al daño foliar para las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.

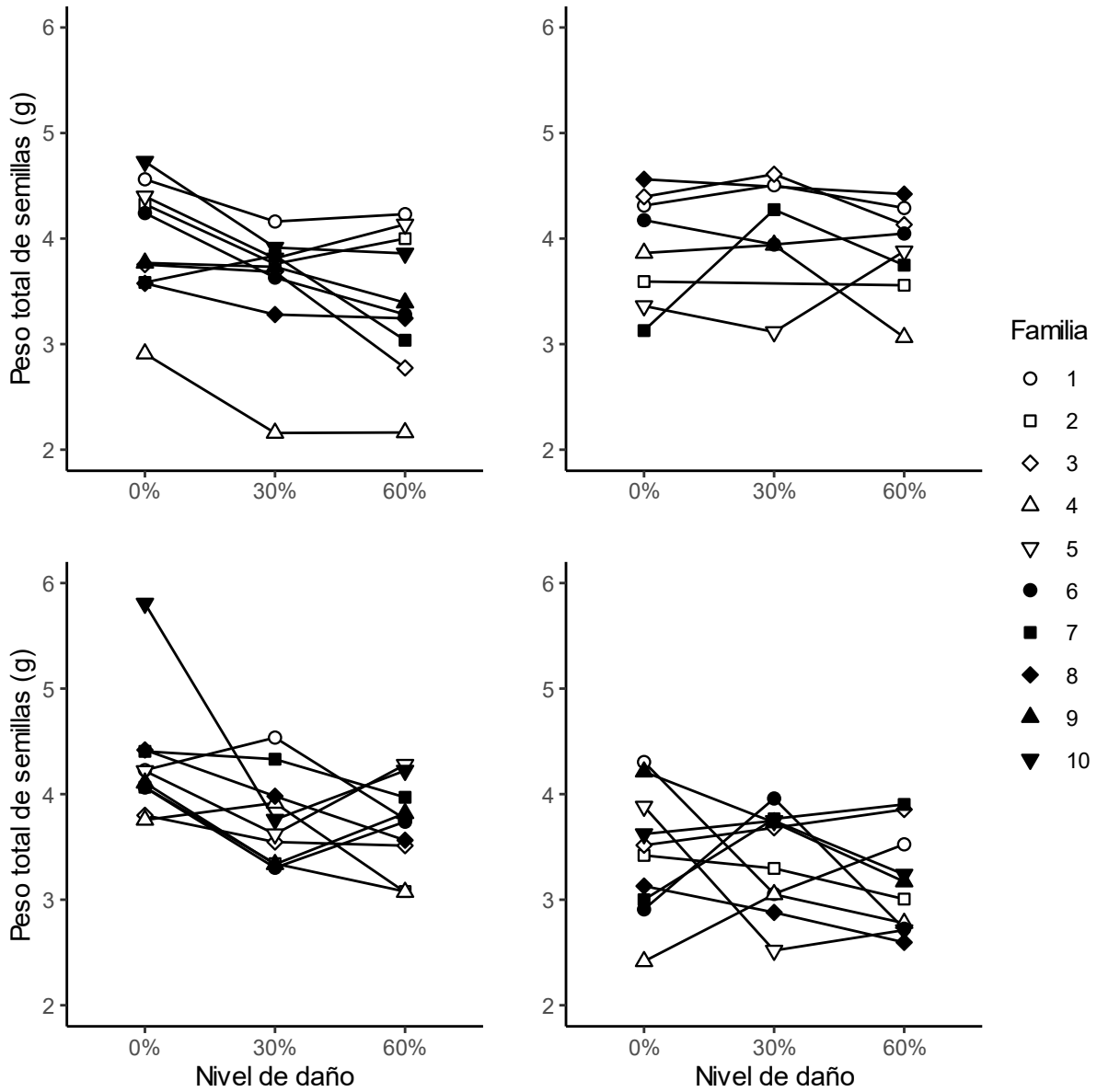


Figura 19. Norma de reacción para el peso total de semillas en respuesta al daño foliar para las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.

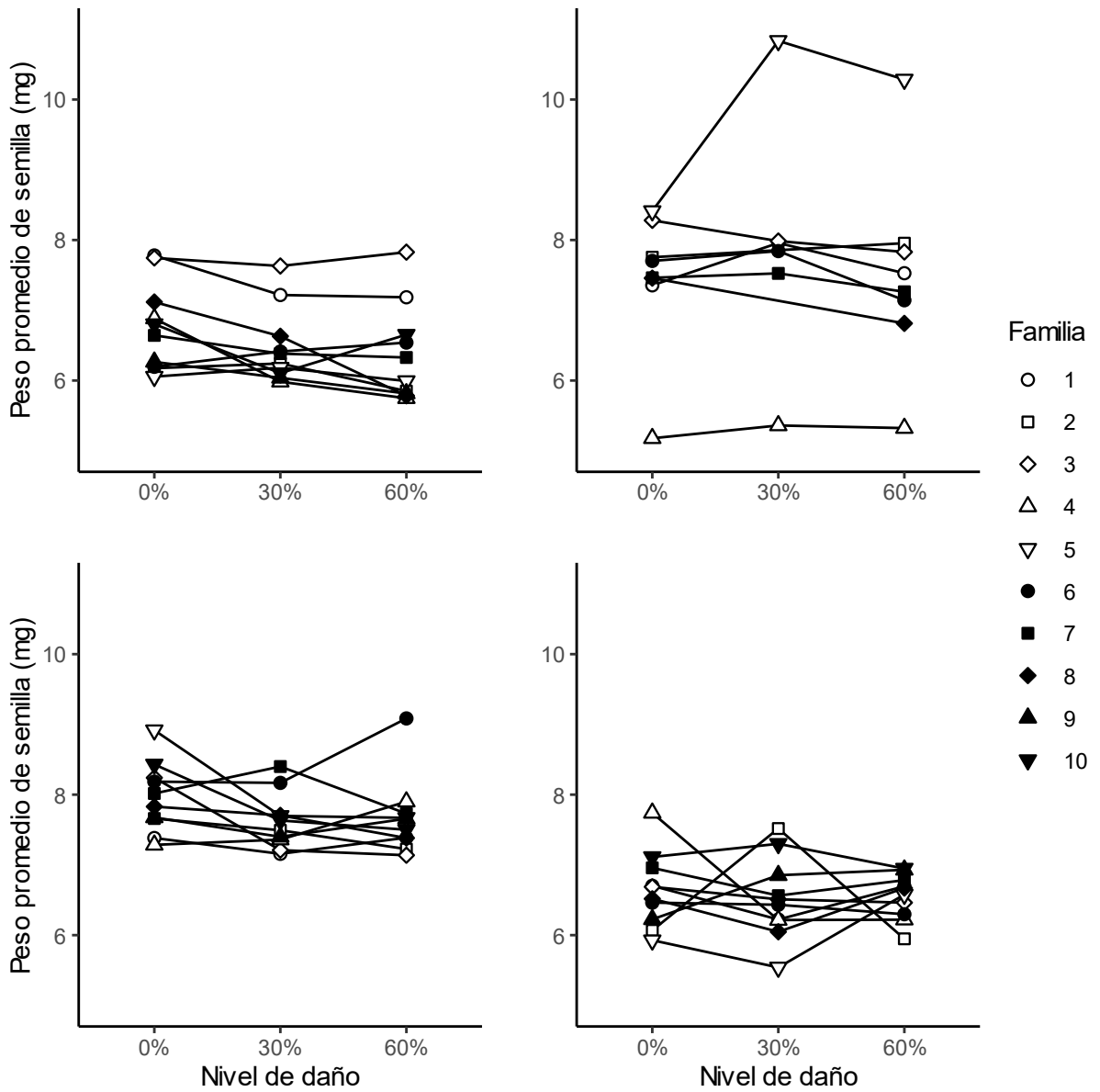


Figura 20. Norma de reacción para el peso promedio de semilla en respuesta al daño foliar para las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas. Poblaciones nativas: Teotihuacán y Ticumán. Poblaciones foráneas: Valdeflores y Zubia.

## Tolerancia y RDPI

Una desventaja del RDPI es que carece de signo, el cual indica la dirección de la respuesta plástica. Esto se debe a que el cálculo de las distancias relativas usa el valor absoluto de la diferencia entre dos valores de un rasgo en dos ambientes diferentes. Por ello, este índice solo refleja la magnitud de plasticidad en un rasgo para un conjunto de individuos genéticamente relacionados (Valladares et al. 2006). Debido a que el signo del índice es importante para distinguir entre patrones de tolerancia (positivo: sobretolerancia, negativo: subtolerancia) se realizó un ajuste al índice calculado. Se calcularon las distancias entre los ambientes 0% y 30% de daño foliar, así como, 30% y 60% de daño foliar para obtener dos índices por familia. En ambos casos, se consideró el signo de las diferencias para que el índice resultante tuviese un signo. Se sumaron ambos índices y el signo resultante se conservó para cada familia. Se calculó el RDPI de forma convencional para cada familia y al final se le asignó el signo correspondiente de la familia, reflejando si el patrón predominante es subtolerancia o sobretolerancia. Se realizó un análisis de varianza para detectar diferencias significativas entre las poblaciones para este índice ajustado.

Tabla 11. ANOVA para el RDPI ajustado en adecuación en función de la población.

Fuente de variación	GL	SC	CM	<i>F</i>	<i>P</i>
Población	3	0.0613	0.02043	1.105	0.36
Error	34	0.6286	0.01849		

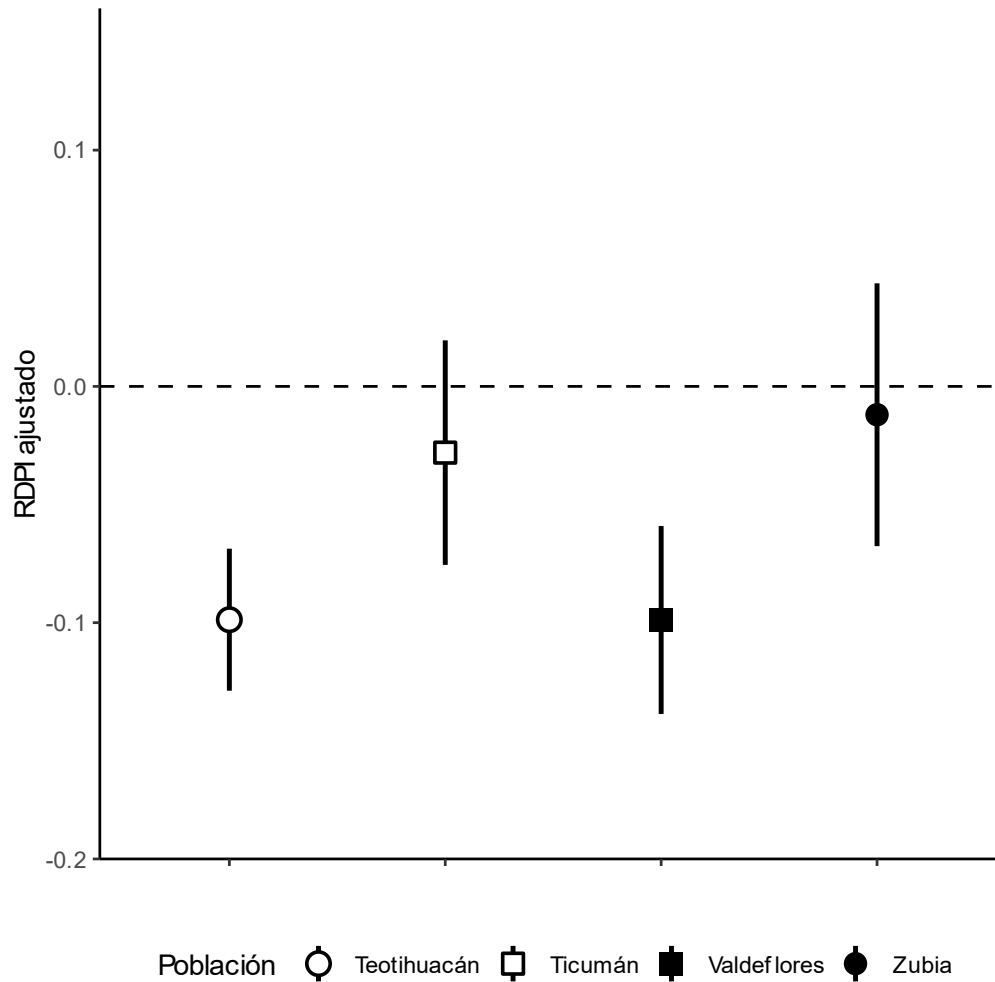


Figura 21. Plasticidad en adecuación (tolerancia) con el índice de plasticidad (RDPI) ajustado.

No se detectaron diferencias significativas en el RDPI ajustado, lo que sugiere que la tolerancia al daño foliar entre estas poblaciones es similar. Las cuatro poblaciones tienen, en promedio, valores negativos de RDPI lo que indica que su adecuación se ve reducida con el daño i.e., la subtolerancia predomina en las poblaciones. El error estándar es grande debido a que algunas familias dentro de cada población sobretoleran el daño, principalmente en las poblaciones de Ticumán (nativa) y Zubia (foránea). Este resultado es cualitativamente similar al encontrado mediante el cálculo del RDPI de forma convencional, como se presentó en la sección de Resultados.