



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**“HISTORIA NATURAL DE LA INTERACCIÓN TRITRÓFICA
ENTRE LA PLANTA DATURA STRAMONIUM, DOS INSECTOS
HERBÍVOROS, UN DEPREDADOR DE SEMILLAS PRE-
DISPERSIÓN Y LOS PARASITOIDES ASOCIADOS “**

**TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA PRESENTA:
JOHNATTAN HERNÁNDEZ CUMPLIDO**

**ASESORES: JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI
IGNACIO ESTEBAN CASTELLANOS STUREMARK**

PACHUCA DE SOTO, HIDALGO 22 DE MAYO DE 2006

A mis abuelos

Félix y Marciana

A la tía María

y a mi hermano Omar

I cannot persuade myself that a beneficent and omnipotent God would have designedly created the Ichneumonidae with the express intention of their feeding within the living bodies of the caterpillars, or that a cat should play with mice. Not believing this, I see no necessity in the belief that the eye was expressedly designed. On the other hand, I cannot anyhow be contented to view this wonderful universe, and especially the nature of man, and to conclude that everything is the result of brute force. I am inclined to look at everything as resulting from designed laws, with the details, whether good or bad, left to the working out of what we may call chance. Not that this notion at all satisfies me. I feel most deeply that the whole subject is too profound for the human intellect. A dog might as well speculate on the mind of Newton. Let each man hope and believe what he can.

-Charles Darwin

22 Mayo 1860, Carta a Asa Gray.

A los doctores Juan Fornoni e Ignacio Castellanos por ser mis líderes y guías espirituales a lo largo de mí vagar por el mundo de la investigación y por estos tres años de aprendizaje que aprovecharé toda la vida.

Al los doctores Arturo Silva, María del Carmen Sánchez, Juan Márquez, Atilano Contreras, y Manuel González, por las observaciones que hicieron a este trabajo.

Al doctor Juan Núñez-Farfán por su ayuda incondicional aun sin conocerme y a todos en el laboratorio de Genética Ecológica y Evolución del Instituto de Ecología (UNAM): Etzel, Diego, Armand, Rafael, Lupita, Laura Lorena, Pilar, Mariana Chávez, Lilo, Eder, Jesús y Mariana Barca que me ayudaron a pensar de otra manera, ahijij y al Dr. Raúl Cueva (por la clase de Evolución).

A toda la banda del lab. de Interacciones Biológicas (UAEH): Juan José. y Edith (la jefa) y de la Facultad los “tijuanos”, los “chinos” y demás entes como yo de raros.....

A la gata (Carlos) por haber sido mi compañero y amigo en mis aventuras de 1° a 4°, a Bere y Mirsha por ayudar a recomponer mi vida, después de tanto tiempo de descanso y a Israel por toda una vida de vivencias desde la infancia

A los Hernández (Carmela, Darío, Bety, Hugo, Malenita, Epifanio, Aurelia, Círiilo y a mis primos y primas por toda una vida en San Agustín.....

A los Cumplido (Lulú, Rafa grande y Rafa chico, Oskar, Andrea, Bryan, Carmen y a Diego) por el apoyo incondicional

El estudio fue financiado por el proyecto DGAPA-PAPIIT (IN226305) del proyecto, a través de una beca de licenciatura. También quisiera agradecer al laboratorio de Interacciones Biológicas del Centro de Investigaciones Biológicas (CIB) de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo por el apoyo brindado.

Y Finalmente mil gracias a Elena y Pedro por enseñarme la vida con un matiz diferente a lo ordinario.

“Gracias”

ÍNDICE

Resumen	<i>i</i>
I. Introducción	1
II. Objetivo general	5
Objetivos particulares	6
III. Material y Método	7
Sistema de estudio	8
<i>Datura stramonium</i> L.	8
<i>Lema trilineata</i>	10
<i>Epitrix</i> sp.	13
<i>Trichobaris</i> sp. Le Conte.	14
Ichneumonidae: Hymenoptera (parasitoide de <i>L. trilineata</i>)	15
Tachinidae: Diptera (parasitoide de <i>L. trilineata</i>)	15
Calchicidae: Hymenoptera (parasitoide de <i>Trichobaris</i> sp.)	15
IV Metodología	16
Características generales del sitio de muestreo.	16
Toma de datos para <i>D. stramonium</i> .	16
Toma de datos para los folívoros: <i>L. trilineata</i> y <i>Epitrix</i> sp.	16
Toma de datos para el depredador de semillas pre-dispersión	
<i>Trichobaris</i> sp.	16
Toma de datos para el parasitoidismo.	16
V. Resultados	20
Criterio de designación de las categorías defensivas de	
<i>Datura stramonium</i> .	20
Descripción del comportamiento y desarrollo de los organismos	
asociados a <i>D. stramonium</i> a lo largo de su ciclo de vida.	20
Densidad de herbívoros por planta.	21
Parasitoidismo en <i>L. trilineata</i> .	22
Parasitoidismo en <i>Trichobaris</i> sp.	22
VI. Discusión	31
VII. Conclusión	31
VIII. Literatura citada	36

RESUMEN

Los resultados obtenidos en el presente trabajo describen el mosaico de interacciones que existe entre la planta *Datura stramonium* (sus estrategias defensivas, *resistencia* y *tolerancia*) y tres de sus organismos asociados (dos folívoros y un depredador de semillas pre-dispersión), y como las poblaciones de éstos fluctúan a lo largo de una estación de reproducción para la planta, así como el posible papel que tiene el tercer nivel trófico sobre estas interacciones. Se encontró que la resistencia de la planta *D. stramonium* afecta negativamente a *Lema trilineata*, no así a *Epitrix* sp. y *Trichobaris* sp.

Respecto a los posibles efectos ascendentes “bottom-up” o descendentes “top-down” que operan en esta interacción, se encontró evidencia indirecta de que estos dos factores pueden actuar de manera simultánea en *D. stramonium*. Por parte de la defensa vegetal (“bottom-up”), las estrategias defensivas (*resistencia* y *tolerancia*) influenciaron fuertemente el comportamiento de las poblaciones de *L. trilineata* y no así al *Trichobaris* sp. y *Epitrix* sp. Sin embargo, el parasitoidismo en *L. trilineata* también se presentó de una manera considerable, controlando a los herbívoros (“top-down”). Esto sugiere que los factores (“bottom-up” y “top-down”) pueden actuar de manera simultánea en la interacción entre *Datura-Lema*-parasitoides.

Para la interacción *Datura-Trichobaris*-parasitoide no se encontraron efectos significativos de las estrategias defensivas de la planta sobre la densidad del depredador de semillas pre-dispersión; sin embargo, el parasitoidismo en este organismo sí presentó variación significativa entre plantas *tolerantes* y *resistentes*, lo cual sugiere que puede existir una relación entre el primer y el tercer nivel trófico para esta interacción (efectos tritróficos).

INTRODUCCIÓN

Desde principios de la década de los 70's se propuso uno de los paradigmas más estimulantes del desarrollo teórico y experimental en las interacciones entre plantas y sus consumidores (Hairston *et al.* 1960, Lawton & Mc Neill 1979). Éste plantea, a través de una metáfora (“*between the devil and the deep blue sea*”, sensu Lawton & Mc Neill 1979), que el problema más grande de ser un herbívoro es, por un lado, ser capaz de consumir un mar de alimento que a menudo es inadecuado o incluso tóxico, y por otro, ser capaz de evitar a los depredadores (tercer nivel trófico). Esta metáfora fue el inicio de la discusión sobre los factores que regulan a las poblaciones de insectos herbívoros, sus hospederos (las plantas) a través de efectos ascendentes (“bottom-up”) o sus depredadores (tercer nivel trófico) a través de efectos descendentes (“top-down”) (Hairston *et al.* 1960, Price *et al.* 1980, Power 1992, Denno *et al.* 2002).

Durante los últimos 30 años se ha demostrado que tanto los efectos ascendentes como los descendentes puede actuar simultáneamente sobre las poblaciones de insectos herbívoros (Price *et al.* 1980, Denno & Mc Clure 1983, Hunter & Price 1992, Hartvingsen *et al.* 1995, Hunter *et al.* 1997, Stiling & Rossi 1997, Letourneau & Dyer 1998, Denno & Peterson 2000, Forkner & Hunter 2000, Hunter & Price 1992, Denno *et al.* 2002, Gratton & Denno 2003). Sin embargo, en comunidades acuáticas los efectos descendentes parecen tener un efecto mayor que los ascendentes (Power *et al.* 1996, Polis *et al.* 1998, Karimzadeh *et al.* 2002), mientras que en la comunidades terrestres el patrón inverso parece ser el más frecuente (Denno & Mc Clure 1983, Stiling & Rossi 1997, Hawkings 1992, Hunter & Price 1992, Power 1992, Strong 1992, Hartvingsen *et al.* 1995, Ostfeld & Keesing 2000, Forkner & Hunter 2000, Denno *et al.* 2002). Incluso se ha propuesto que en

ecosistemas terrestres, las plantas (bottom-up) regulan más frecuentemente a las poblaciones de herbívoros que los enemigos naturales (Karimzadeh *et al.* 2002) y que el efecto que pudiese tener el tercer nivel trófico sobre la abundancia de herbívoros y por consiguiente sobre la adecuación de las plantas no es tan aparente (Hawkings 1992, Hunter & Price 1992, Power 1992, Strong 1992, Gómez & Zamora 1994, ver Harrison & Cappuccino 1995). Uno de los resultados más importantes de estas investigaciones ha sido el reconocimiento de la existencia de interacciones multitróficas (Price *et al.* 1980, Price 1997, Botrell *et al.* 1999, Ode 2006) y sus posibles implicaciones en la evolución de las especies participantes.

En las últimas dos décadas se ha encontrado evidencia experimental que demuestra que las plantas pueden afectar el comportamiento y desempeño del tercer nivel trófico y sus interacciones con los insectos herbívoros, alterando la interacción depredador-presa (Barbosa & Letourneau 1988, Bergam & Tingey 1979, Boethel & Eikenbary 1986, Price *et al.* 1980, 1986, Nurdland *et al.* 1988, Johnson *et al.* 1997, Vet Lem & Dicke 1992, Barbosa 1991, Vet Lem & Dicke 1992, De Moraes *et al.* 1998, Dicke & Vet Lem 1999, Vinson 1999). Así mismo, el tercer nivel trófico parece responder a la emisión de señales por parte de las plantas. Por ejemplo, la emisión de compuestos secundarios volátiles por parte de la planta puede atraer a los depredadores de los herbívoros (Turlings *et al.* 1990, Vet Lem & Dicke 1992, Stamp & Deane 1996, Pare *et al.* 1999, Agrawal *et al.* 2002). Esta evidencia ha sido utilizada para proponer que la manipulación del tercer nivel trófico por parte de las plantas podría constituir un mecanismo de éstas para controlar a sus consumidores (Sabelis & de Jong 1988, Dicke & Sabelis 1988, Dicke *et al.* 1990, Turlings *et al.* 1995, Vinson 1999, Takabayashi & Dicke 1999, van Loon *et al.* 2000, Elliot *et al.* 2000, Kessler &

Baldwin 2001). Sin embargo, existe relativamente poca evidencia experimental que demuestre que las plantas obtienen un beneficio real en términos de adecuación como resultado de alterar la conducta del tercer nivel trófico (Gómez & Zamora 1994, Van Loon *et al.* 2000, Fritzsche-Hoballah & Turlings 2001, Chattopadhyay *et al.* 2001). Bajo esta hipótesis se propone que el tercer nivel trófico también se beneficiaría, ya que la señal de la planta les anticiparía la presencia de sus presas. Por lo tanto, para apoyar la hipótesis de que la emisión de señales por parte de las plantas para atraer al tercer nivel trófico es una adaptación sería importante demostrar que aquellas plantas muy resistentes (menos vulnerables a los herbívoros) presentan una menor intensidad en la emisión de señales de atracción comparadas con plantas susceptibles. Así, la existencia o no de una interacción mutualista entre plantas y el tercer nivel trófico dependerá de la relación entre los niveles de resistencia de la planta y la emisión de señales que atraigan a los depredadores de los herbívoros (Vet & Dicke 1992, Dicke & Vet 1999, Van Loon *et al.* 2000). Existe evidencia de que la relación entre la resistencia de las plantas y la señal de atracción al tercer nivel trófico puede ser tanto positiva (Starks *et al.* 1972, van Emdem 1965 y 1986, Dicke & Sabelis 1988, O'Dowd & Willson 1989, Koptur 1992, Hare 1992, Eigenbrode *et al.* 1995, Pare & Tumlinson 1996, Takabayashi & Dicke 1996, Thaler 1999) como negativa (Campbell & Duffey 1979, Kenmore *et al.* 1984, Orr & Boethel 1986, van Emdem 1986, Orr & Boethel 1986, Kareiva & Sahakian 1990, Barbosa *et al.* 1991). Por lo tanto, se podrían esperar diferentes escenarios en una interacción tritrófica (planta-herbívoro-parasitoide).

Cuando la relación sea positiva se esperaría que los niveles de parasitoidismo sobre los herbívoros de las plantas resistentes fueran más elevados que los de plantas susceptibles

(Starks *et al.* 1972, van Emdem 1965 y 1986, Dicke & Sabelis 1988, O'Dowd & Willson 1989, Koptur 1992, Hare 1992, Eigenbrode *et al.* 1995, Pare & Tumlinson 1996, Takabayashi & Dicke 1996, Thaler 1999). En este caso, es posible que la emisión de señales a las cuales responden los depredadores no constituya una adaptación de las plantas para reducir el efecto negativo de los herbívoros. Por el contrario, cuando la relación entre la resistencia y la atracción a los depredadores fuera negativa, se esperaría que los niveles de parasitoidismo fueran más elevados en plantas susceptibles que en plantas resistentes (Campbell & Duffey 1979, Kenmore *et al.* 1984, Orr & Boethel 1986, van Emdem 1986, Orr & Boethel 1986, Kareiva & Sahakian 1990, Barbosa *et al.* 1991). Este escenario plantea la posibilidad de que la interacción tritrófica constituye una adaptación que beneficie a las plantas. Estas alternativas consideran que la abundancia de herbívoros (presas) en plantas resistentes y susceptibles es equivalente. Sin embargo, los herbívoros también pueden responder tanto a la resistencia de su hospedero como a la presión de sus depredadores (Crawley 1992). Por ejemplo, si la depredación ocurre de manera dependiente de la densidad de presas, los herbívoros deberían evitar concentrarse en aquellas plantas más susceptibles. Paralelamente, si la resistencia de las plantas afecta negativamente a los herbívoros (Garrido & Fornoni 2006), éstos deberían consumir preferentemente las plantas más susceptibles. El compromiso que enfrentan los herbívoros se resolverá dependiendo de la intensidad del efecto negativo que les ocasione su hospedero (planta) y sus depredadores. Si el efecto del hospedero es más intenso que el de los depredadores (efecto ascendente), se espera que los herbívoros se concentren en consumir aquellas plantas menos resistentes. En el caso contrario (efecto descendente), los herbívoros estarían forzados a consumir las plantas resistentes para evitar la depredación creando así un “espacio libre de enemigos” (Jeffries & Lawton 1984, Stamp 2001, Stireman & Singer 2002, Singer & Carrière 2004,

Ode 2006). En cualquier caso, se plantea la existencia de una asociación entre el fenotipo defensivo del hospedero y el nivel de depredación del herbívoro. Es decir, de una interacción tritrófica.

La mayoría de los estudios clásicos sobre interacciones entre las plantas y sus insectos herbívoros se han centrado en examinar los caracteres de resistencia, los cuales ayudan a prevenir y/o reducir la pérdida de tejidos de cualquier parte de las plantas (Campbell & Duffey 1979, Eigenbrode *et al.* 1995, Barbosa *et al.* 1991), por medio de la reducción en el desempeño y/o preferencia de sus herbívoros (Karban & Baldwin 1997). Existen varios ejemplos de caracteres defensivos de resistencia en plantas, como la presencia de compuestos químicos (metabolitos secundarios como: alcaloides, taninos terpenos etc.) que están presentes en muchos géneros de plantas y que reducen la intensidad del daño afectando el desempeño y por lo tanto la adecuación de los herbívoros (Bernays & Chapman 1994, Awmack & Leather 2002).

Por otro lado la tolerancia ha sido definida en un sentido general, como la capacidad las plantas de sobrevivir y reproducirse bajo estrés ambiental físico y biótico (Simms 2000). Esta definición ha sido aplicada a la tolerancia de las plantas ocasionada por herbívoros o por patógenos (Painter 1958, Burdon 1987, Rosenthal & Kotanen 1994, Strauss & Agrawal 1999, Stowe *et al.* 2000, Fornoni *et al.* 2003). En términos evolutivos la tolerancia en las plantas se define como la capacidad que tiene un individuo para amortiguar los efectos negativos de la herbivoría en términos de adecuación a través del crecimiento y la reproducción (Burdon 1987). Esta estrategia fue descubierta tiempo atrás por agricultores cuando intentaban evaluar los costos económicos que los herbívoros ocasionaban sobre cultivos de importancia económica (Painter 1958). Sin embargo, el

estudio de la tolerancia de las plantas desde un punto de vista evolutivo es relativamente nuevo (Strauss & Agrawal 1999, Stowe *et al.* 2000, Fornoni *et al.* 2004).

Se han encontrado varios atributos que pueden amortiguar los efectos negativos del daño ocasionado por los herbívoros, por ejemplo: la activación de meristemos secundarios, la reasignación de recursos almacenados por las plantas en estructuras de reserva, el incremento de la actividad fotosintética en los tejidos donde las plantas no han sido dañadas y el incremento relativo en las tasas de crecimiento (Wallace *et al.* 1984, Strauss & Agrawal 1999, Stowe *et al.* 2000, Fornoni & Nuñez-Farfán 2000, Tiffin 2000, Fornoni *et al.* 2004). Actualmente ningún estudio ha evaluado el papel potencial que pudiera tener la tolerancia como mecanismo de defensa, entre la planta y el tercer nivel trófico. El propósito de este estudio fue evaluar el potencial de que se presente una interacción tritrófica en un sistema planta–herbívoro–parasitoide. En particular, se describieron los fenotipos defensivos de la planta *Datura stramonium* (*resistencia y tolerancia*), la presencia de dos especies de herbívoros (*Epitrix* sp. y *Lema trilineata*), una especie depredadora de semillas pre-dispersión (*Trichobaris* sp.) y los parasitoides de *L. trilineata* (una especie de la familia Ichneumonidae y una especie de la familia Tachinidae), y el de *Trichobaris* sp. (especie de la familia Calchicidae).

OBJETIVO GENERAL

Describir la historia natural de una interacción tritrófica (planta-herbívoro-parasitoide) en un sistema multiespecífico formado por la planta *Datura stramonium*, dos especies de insectos herbívoros folívoros (*Lema trilineata* y *Epitrix* sp.), un depredador de semillas pre-dispersión (*Trichobaris* sp.) y tres parasitoides (una especie de la familia Tachinidae y una de la familia Ichneumonidae de *L. trilineata*, y una especie de la familia Calchicidae de *Trichobaris* sp.).

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Estimar la abundancia de tres de los consumidores de *Datura stramonium*: dos herbívoros (*Lema trilineata* y *Epitrix* sp.) y un depredador de semillas (*Trichobaris* sp.) durante una temporada reproductiva de la planta (verano del año 2004).
2. Estimar los niveles de daño foliar causado por insectos herbívoros sobre *D. stramonium*.
3. Estimar los niveles de consumo de semillas por el depredador de semillas pre-dispersión (*Trichobaris* sp.).
4. Estimar los niveles de parasitoidismo sobre el herbívoro *Lema trilineata*, y el depredador de semillas pre-dispersión *Trichobaris* sp.

5. Explorar la posible relación entre la abundancia del herbívoro *Lema trilineata* y del depredador de semillas pre-dispersión *Trichobaris* sp. y los niveles de parasitoidismo.

6. Explorar la posible relación entre el daño foliar de *D. stramonium* y los niveles de parasitoidismo de sus consumidores (*Lema trilineata* y *Trichobaris* sp.).

MATERIAL Y MÉTODO

Sistema de estudio

El estudio se llevó a cabo utilizando un sistema de interacciones multiespecíficas conformado por la herbácea anual *Datura stramonium* L. (Solanaceae), dos especies de insectos herbívoros folívoros del orden Coleoptera, familia Chrysomelidae [*Epitrix* sp. (Fab)] y [*Lema trilineata* (Olivier)], una especie de insecto depredador de semillas pre-dispersión [*Trichobaris* sp. Le Conte (Coleoptera: Curculionidae)]. Paralelamente se utilizaron en el estudio los 2 endoparasitoides de *Lema trilineata* (una especie de la familia Taquinidae, y otra especie de la familia Ichneumonidae aún no identificadas), y de *Trichobaris* spp. (una especie de la familia Calchicidae, la cual también es un endoparasitoide y que tampoco ha sido indentificada).

***Datura stramonium* L. (Solanaceae).** Esta hierba anual, conocida comúnmente en México con el nombre de “toloache”, presenta una estructura erecta, robusta, de crecimiento indeterminado. Sus tallos son macizos, con ramificación dicotómica. Tiene una raíz muy tupida, superficial, muy ramificada. Las hojas tardías son alternas, simples, pecioladas, y los pecíolos miden más de 12 cm de longitud. La lámina mide de 5 a 25 cm de largo y de 4 a 25 cm de ancho, y su forma varía de oval a elíptica, aguda, de cuneada a subcordada en la base con borde lobulado (Cabrales 1991). Esta especie se propaga por medio de semillas y es el representante más cosmopolita de las 18 que comprenden el género *Datura*. Las flores son tubulares, actinomorfas, con borde pentadentado, se presentan de manera solitaria en las horquillas del tallo ramificado y presentan una coloración que varia desde blanco a violeta. El fruto de cuatro valvas es una cápsula ovoide, erecta, densamente cubierta por

espinas de hasta 15 mm (aunque pueden encontrarse cápsulas lisas). Las semillas son de forma plana con una superficie irregular, su tonalidad va desde pardo oscuro a negro y miden de 3 a 4 mm de longitud por 2 a 3 mm de ancho (Weaver & Warwick 1984). Esta especie puede ser polinizada por abejas y esfíngidos, aunque también puede auto polinizarse. Se distribuye geográficamente en zonas templadas y subtropicales del sur de Estados Unidos, México, Centroamérica y Sudamérica.

Las poblaciones de *D. stramonium* se presentan en parches estrechamente relacionados con la perturbación humana. Frecuentemente se asocia con sitios como basureros, a orillas de los caminos, en campos de cultivo y en aquellos lugares donde la vegetación ha sido removida. En estos sitios *D. stramonium* es consumida por al menos tres especies de insectos que la utilizan como parte principal de su dieta. Dos herbívoros folívoros (*Lema trilineata* y *Epitrix* sp.) y un depredador de semillas pre-dispersión (*Trichobaris* sp.) (Kogan & Goeden 1970). *Lema trilineata* consume altas cantidades de tejido foliar pudiendo llegar hasta el 100 % del área foliar de una planta (J. Núñez-Farfán obs. pers.). Estudios previos han registrado una tasa de conversión del 27 % (Kogan & Goeden 1970). Existe evidencia de que las larvas y adultos de *L. trilineata* pueden producir la muerte de individuos juveniles (Kirkpatrick & Bazzaz 1979) y adultos de *D. stramonium* (J. Núñez-Farfán obs. pers.). Petterson & Dively (1981), mediante un experimento de defoliación, demostraron que los efectos que tiene *L. trilineata* sobre *D. stramonium* incluyen tanto la reducción de la biomasa total como la reducción en el número de semillas hasta en un 44%.

Datura stramonium presenta además interacción con otros insectos. Uno de ellos es el coleóptero *Epitrix* sp., que puede ocasionar un daño foliar cercano al 25 % y reducir la

producción de semillas (Fornoni *et al.* 2003). Por último, otro de los consumidores importantes de este hospedero es un curculiónido (*Trichobaris* sp.) que se presenta de manera muy frecuente en las poblaciones. Sin embargo, hasta la fecha se han hecho pocos estudios para cuantificar los niveles de daño causados por este enemigo natural.

***Lema trilineata* (Olivier) (Coleoptera: Chrysomelidae).** Esta especie forma parte de un grupo de escarabajos conocidos comúnmente como “escarabajos tri-rayados de la papa” (Kogan & Goeden 1970). Fueron descritos por primera vez por Olivier en 1808. Los adultos presentan un cuerpo alargado, con la cabeza y el tórax por lo regular más angosto que los élitros. Las hembras regularmente son más grandes que los machos, siendo esta la única característica asociada con el dimorfismo sexual de la especie (Kogan & Goeden 1970). En su forma típica son de color amarillo claro testáceo básico, aunque se ha encontrado que existe un gradiente de color que va desde el amarillo pálido (forma clara) hasta el negro (forma melánica) (Kogan & Goeden 1970). Las patas y las antenas presentan un color oscuro. El abdomen varía en cuanto a color, del negro al amarillo. Los élitros tienen como característica la presencia de tres franjas negras que varían en forma y longitud (Fig. 1).

Figura 1. Ciclo de vida y morfología de *Lema trilineata* según Kogan & Goeden (1970).

Estos escarabajos son folívoros especialistas en las plantas del género *Datura* casi en su totalidad, aunque también existe evidencia experimental de que se alimentan de otras Solanaceas. Se ha registrado daño foliar considerable en *D. stramonium* desde el sur de Canadá (Criddle & Mandford 1933), en algunos estados de U.S.A. (Warwick 1990) hasta Hawaii (Krauss 1944). En México, observaciones de campo durante los últimos 10 años han reflejado que *D. stramonium* se encuentra relacionada con *L. trilienata* en sitios templados del centro y sur de México (Fornoni y Núñez-Farfán obs. pers.).

Todo el ciclo de vida de este insecto se desarrolla asociado a *D. stramonium*. Al comienzo de las lluvias (Junio-Julio en el centro de México) los adultos emergen del suelo y rápidamente comienzan a aparearse utilizando a las plantas de *D. stramonium* como hospedero. Posteriormente, las hembras ovipositan un grupo de huevos [(tamaño de puesta 21.64 ± 7.89 (Garrido Espinosa 2004)] que emergen a los 4-5 días aproximadamente. Los huevos son de forma alargada y de color amarillo brillante, pero empiezan a tornarse de un color más oscuro en la superficie conforme se acerca el momento de la eclosión. Los huevos están recubiertos por una capa mucilaginosa, la cual los mantiene unidos entre sí y adheridos a la superficie en donde se encuentren (regularmente en el envés de las hojas) (Kogan y Goeden 1970). Luego de la eclosión, las larvas inician el consumo de tejido foliar de la planta alcanzando su tamaño máximo a los 13 días (duración del desarrollo: eclosión: 5 días, estadios larvarios: 8 días y pupa 13 días (Garrido Espinosa 2004)). El color de las larvas varía conforme a su edad, en los primeros estadios se tornan de un color que va de blanco al amarillo, con la cabeza y los tres pares de patas que van desde color pardo a negro. Kogan y Goeden (1970) reportan cuatro estadios larvales donde no se observan características morfológicas diferenciales entre éstos. Durante el primer estadio las larvas realizan pequeñas cavidades sobre la epidermis y el parénquima superior de las plantas.

Durante el segundo estadio las larvas mastican todo el mesófilo consumiendo la totalidad de las hojas. Las larvas de los últimos estadios llegan incluso a alimentarse del tallo, pecíolos, frutos inmaduros y flores. Cuando las larvas alcanzan el cuarto estadio el cuerpo se endurece y se torna de un color amarillo pálido mientras que su alimentación y movilidad bajan de una manera considerable. Posterior a esto la larva baja al suelo formando una cavidad en la cual entrará en estado de pupa. Luego de 11 días, emerge el adulto (Garrido 2004). *Lema trilineata* puede tener 3-5 generaciones por cada generación de *D. stramonium* (Garrido 2004).

***Epitrix* sp. (Fab) (Coleoptera: Chrysomelidae).** Dentro del género *Epitrix* existen 6 especies: *E. parvula* (Fab.), *E. subcrinita* (Le Conte), *E. ubaquensis* (Haarold), *E. harilana rubia* (Bech & Bech) y *E. yanazara* (Bech), todas asociadas a especies de plantas de la familia Solanaceae, siendo plagas de algunas especies comerciales (i.e. tabaco y papa). *Epitrix* sp. causa daño foliar en *D. stramonium* y frecuentemente se encuentran en la superficie y el envés de las hojas. Los estadios adultos de *Epitrix* sp. llegan a medir de 1 a 2 mm de largo y sus tonalidades van de color café a marrón oscuro, con brillo metálico. Sus huevos son microscópicos, de forma ovalada y blanquecina. La larva llega a medir de 2 a 3 mm de largo, son de color blanco o beige, cuentan con seis patas torácicas poco visibles y piezas bucales oscuras; las pupas son de color blanco, y miden de 6 a 8 mm. de largo. La hembra ovíparosita en el suelo, cerca al pie de la planta, posteriormente salen las larvas que se alimentan de las raíces. Después de un mes se transforman en pupas en el interior de una cavidad hecha en el suelo y después de una semana salen los adultos; el ciclo completo es de aproximadamente un mes y medio.

En *E. yanazara*, la incubación de los huevos dura 11 días, las pupas 16 días y los adultos de 45 a 199 días. Los adultos se alimentan de tejido foliar, haciendo agujeros pequeños y redondos de menos de 3 mm. diámetro. La larva ataca a las raíces, estolones y tubérculos; cuando el daño es en los tubérculos se observan pequeños orificios, que permiten la entrada a patógenos que producen enfermedades fungosas o bacterianas. En ataques muy severos producen canales sinuosos subperidérmicos sobre toda la superficie del tubérculo (Alcázar 2002).

***Trichobaris* sp. Le conte.** Existen seis especies del genero *Trichobaris* reportadas para México que están asociadas a *D. stramonium*. Estas especies son: *T. bridwelli* Barber (México), *T. championi* Barber, (Texas, México), *T. compacta* Casey (Suroeste y Oeste de Estados Unidos y México), *T. major* Barber (Texas y México), *T. mucorea* Le Conte (Suroeste y Oeste de Estados Unidos y México) y *T. soror* Champion (México) (Barber 1935, O'Bryen & Wibmer 1982). Los huevos de este insecto son de forma ovoide y de color amarillo pálido y son depositados por las hembras en el mesófilo, en los pecíolos de las hojas, en los cálices y corolas de las flores de *D. stramonium*, aunque también se han reportado puestas de huevos en las espinas y superficie de las cápsulas (Cuda & Burke 1985) y en los ovarios de las flores o en frutos jóvenes (y también esporádicamente en tallos) para lo cual la hembra perfora el pericarpio y deposita un solo huevecillo en los óvulos. Una hembra puede poner más de un huevecillo pero no en la misma perforación (Cabrales 1991). Las larvas de esta especie se encuentran frecuentemente dentro de las cápsulas y en los tallos de *D. stramonium* alimentándose de las semillas de ésta, mientras que los adultos frecuentemente se encuentran alimentándose en las hojas, flores y tallos (Cuda & Burke 1985).

Los adultos empiezan a aparecer sobre *D. stramonium*, cuando la planta comienza su etapa reproductiva. El daño que producen como folívoros es relativamente bajo. Todos los estados larvales de *Trichobaris* sp. se llevan a cabo dentro del fruto. Durante la maduración de los frutos las larvas del insecto se alimentan de las semillas del fruto formando cavidades con su excremento. Para pupar, las larvas se encierran en la masa blanda de excremento y sufren metamorfosis en su interior al tiempo que el excremento que las rodea se endurece. Luego de la maduración del fruto, los adultos salen de la cápsula. Todo el ciclo de vida coincide con el tiempo generacional de *D. stramonium* (Cabrales 1991).

Parasitoides. Las especies de parasitoides asociadas con los consumidores de *D. stramonium* se encuentran actualmente en proceso de identificación por especialistas de cada grupo taxonómico. No existe además información sobre su ecología e interacción con los insectos. Este trabajo es el primero en estudiar la ecología de la interacción entre los consumidores de *D. stramonium* y los parasitoides de estos herbívoros. En un estudio previo se reconoció que *L. trilineata* era parasitada por dos endoparasitoides, uno de la familia Ichneumonidae (Hymenoptera), y otra especie de la familia Taquinidae (Díptera). Se sabe sin embargo, que *L. trilineata* es parasitada entre el primer y segundo estadio larval (Garrido, datos no publicados). Actualmente se tienen registrados cinco especies de parasitoides en el género *Trichobaris* (Cuda & Burke 1985). Todas estas especies pertenecen a la familia Calchicidae y llevan a cabo todo su desarrollo dentro de las larvas (endoparasitoides) de *Trichobaris* sp. dentro de las cápsulas de *D. stramonium*.

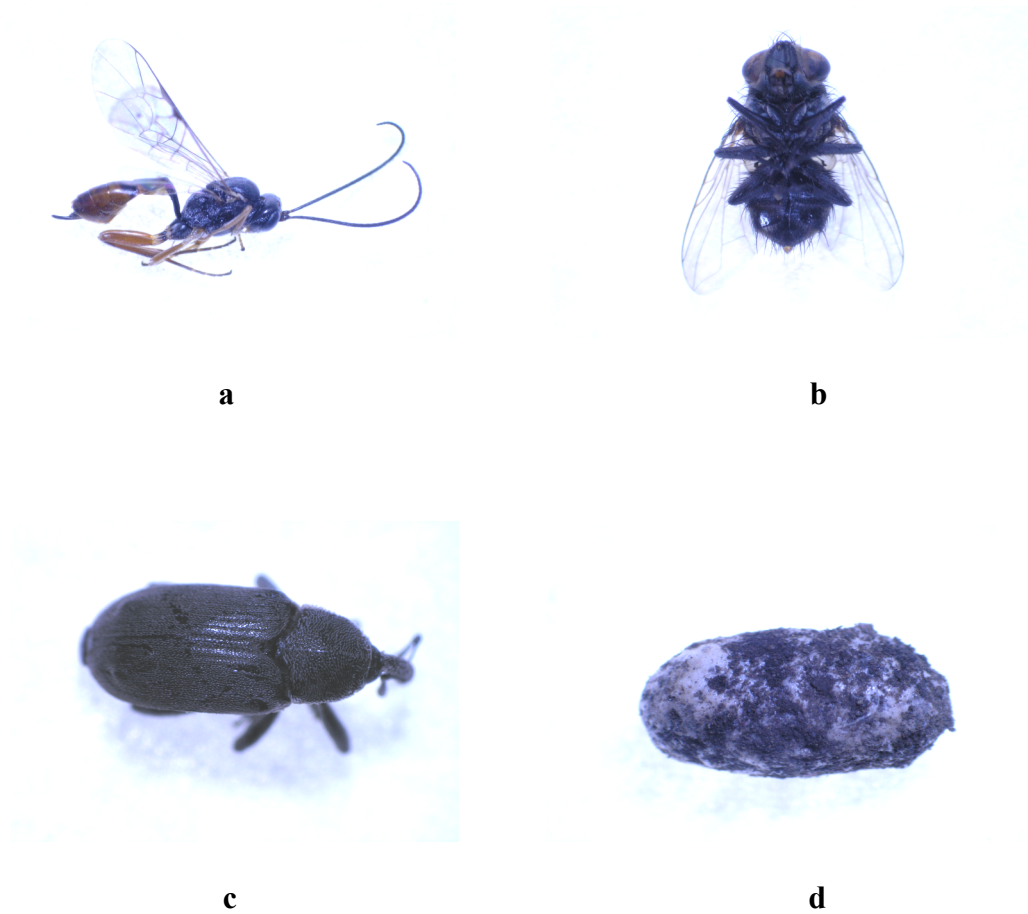


Figura 2. Algunos de los organismos asociados a *D. stramonium*: parasitoides de *L. trilineata* a) avispa (Ichneumonidae), b) mosca (Tachinidae) c) depredador de semillas pre-dispersión *Trichobaris sp.* y d) pupa de *L. trilineata*.

Sitio de muestreo

La colecta de datos se llevó a cabo en una población natural conformada por 87 plantas de la especie *Datura stramonium* dentro de un campo de cultivo de maíz, ubicada en el municipio de San Agustín Tlaxiaca, Hidalgo (Lat. N 20°06'52" y Long. O 98°53'12") (Fig. 2).

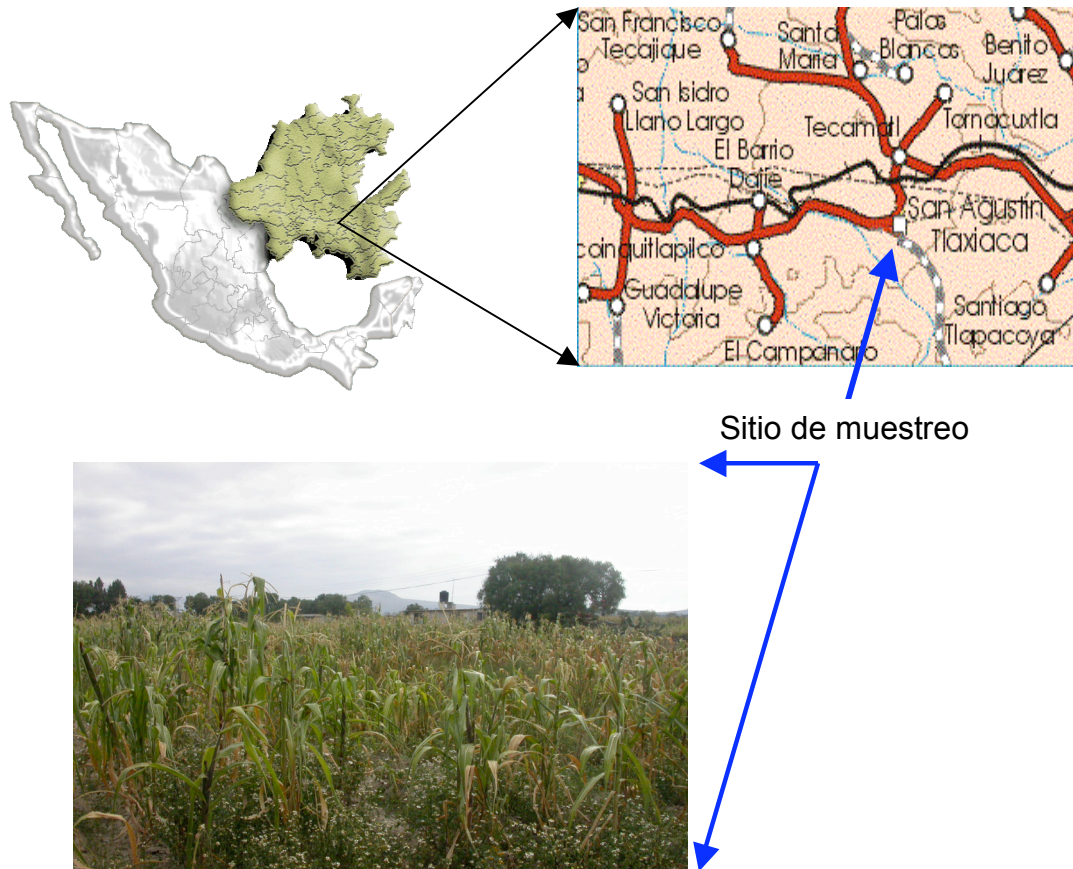


Figura 3. Ubicación del sitio de muestreo.

Toma de datos

La colecta de datos se realizó cada 7 días durante toda la estación de lluvias (de junio a octubre del año 2004). En cada censo se realizaron mediciones de las plantas, los insectos consumidores y sus parasitoides.

Para cada una de las plantas de *D. stramonium* se contó el número de hojas totales cada 7 días. Al final de la temporada se registró el porcentaje de daño foliar acumulado, el número de frutos y semillas. Para estimar el daño foliar acumulado se colectaron cuatro hojas de cada planta que fueron tomadas al azar. A cada hoja se le midió el daño foliar y se obtuvo un promedio del daño para la planta. El daño foliar se estimó por el método de puntaje, donde a partir del área total de la hoja, se calculó el área faltante (causada por la herbivoría) y la proporción que ésta representa del total mediante un papel milimétrico.

Debido a que un elevado número de cápsulas presentaban depredación de semillas ocasionada por el depredador de semillas pre-dispersión *Trichobaris sp.*, se estimó el número total de semillas por fruto utilizando el volumen del fruto de acuerdo con Valverde et al. (2003) como:

$$\text{Número de semillas} = (ab^2) * 0.026$$

Donde:

a = Largo de la cápsula.

b = Ancho de la cápsula.

0.026 = Valor de la pendiente de la correlación entre el número de semillas y el volumen del fruto obtenida en un estudio previo (Valverde et al. 2003).

El número de semillas totales se utilizó como estimador del éxito reproductivo de las plantas.

Toma de datos para los folívoros: Lema trilineata y Epitrix sp.

Cada siete días se registró la abundancia de *L. trilineata* y *Epitrix sp.* mediante conteo directo de puestas, larvas y adultos (*L. trilineata*) y adultos (*Epitrix sp.*), debido a que el tamaño de los estadios juveniles de *Epitrix sp.* es muy pequeño y se encuentran enterrados

en el suelo no se contaron estadios larvales de este organismo. A partir de la colecta de cápsulas maduras de *D. stramonium* al final de la temporada se estimó el número de *Trichobaris* sp., dentro de éstas por conteo directo del número de adultos y de las cámaras producidas en el fruto por los estadios juveniles de este insecto. También la presencia de parasitoides fue utilizada para determinar el número potencial de adultos de este insecto depredador de semillas. Para cada planta se calculó la densidad de herbívoros y del depredador de semillas predispersión como el cociente del número de depredadores entre el número de hojas (*L. trilineata* y *Epitrix* sp.) o frutos por planta (*Trichobaris* sp.).

Para cuantificar el número de parasitoides asociados a *L. trilineata* se realizaron capturas de larvas del cuarto estadio (antes de que puparan) y se criaron en el laboratorio para observar qué porcentaje de la población de herbívoros eran parasitados. Una vez que los organismos emergieron y se identificó la familia a la que pertenecían los parasitoides, los individuos adultos de *L. trilineata* fueron regresados a la población de *D. stramonium* para no afectar el tamaño de la población. Se realizaron un total de cuatro capturas de larvas de *L. trilineata* con números variables de organismos durante toda la estación. Las colectas de las larvas fueron hechas en proporción al número de individuos presentes en cada censo, debido a que la abundancia de larvas no era constante a lo largo de la temporada. El número de larvas colectadas por censo fue de $n_1 = 41$ (27/07/04), $n_2 = 57$ (31/07/04), $n_3 = 111$ (05/08/04) y $n_4 = 39$ (10/08/04). Las larvas de cuarto estadio colectadas fueron puestas en vasos de plástico transparentes de 250 ml., los cuales fueron llenados con 80 grs. de tierra del lugar (esterilizada previamente), un pedazo de algodón humedecido con agua y un pedazo de hoja fresca de *D. stramonium* (de los lugares cercanos a la población). Cada vaso se cubrió en la parte superior con una malla de tul de acuerdo con la metodología propuesta por Garrido & Fornoni (2006). Las larvas se mantuvieron de 15 a 17

días en el laboratorio, ya que los parasitoides tardan de dos a tres días más en emerger en comparación con los organismos adultos de *L. trilineata*, los cuales tardan aproximadamente 13 días.

Los parasitoides de *Trichobaris* sp. fueron contados cuando se abrieron las cápsulas para contar el número de semillas por fruto, ya que estos depredadores de semillas pre-dispersión llevan a cabo su desarrollo larvario dentro de las cápsulas.

Todos los análisis estadísticos fueron hechos con el programa JMP versión 5 (SAS Institute 2005). Se utilizaron análisis de varianza de una vía para todos los análisis, excepto para ver si las proporciones entre plantas *resistentes* y *tolerantes* era significativamente diferente, en este caso la prueba estadística utilizada fue una prueba de G para análisis de frecuencias (Sokal & Rohlf 1995). Para la mayoría de las pruebas se utilizaron datos como porcentajes y densidades. Cabe mencionar que para algunos análisis se utilizaron pruebas no paramétricas (Kruskal Wallis o U de Man-Whitney), pero debido a su congruencia con las pruebas paramétricas usada (ANOVA) no se reportan sus valores.

Ejemplares representativos de cada una de las muestras colectadas en este experimento, han sido depositados en las colecciones tanto botánica como entomológica del Centro de Investigaciones Biológicas (CIB) de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH).

RESULTADOS

En la población natural de *D. stramonium* muestreada de 87 individuos, sólo el 42.2 % del total produjeron semillas, y el 100 % de las plantas presentaron daño foliar. El rango de daño foliar registrado fue desde un mínimo de 4.4% hasta el 100%. De todas las plantas que produjeron semillas, un grupo presentó altos niveles de daño ($\approx 100\%$ de daño foliar), mientras que otro grupo tuvo daño foliar menor al 50%. A partir de los datos obtenidos de producción de semillas y daño foliar se utilizaron los siguientes criterios para caracterizar la respuesta defensiva de *D. stramonium*: las plantas que presentaron 100 % de daño foliar y que no produjeron semillas fueron definidas como *susceptibles* (N = 50). Las plantas que presentaron daño foliar menor al 50 % y que produjeron semillas fueron asignadas a la categoría de *resistentes* (N = 22). El porcentaje de daño foliar promedio ($\pm 1\text{DE}$) de las plantas *resistentes* fue de 20.09 ± 10.89 . Aquellas plantas que presentaron 100% de daño foliar y produjeron la misma cantidad de semillas que las *resistentes* ($F_{1,34} = 2.28$, $P = 0.1401$) fueron consideradas como *tolerantes* (N = 15) (Fig. 4). El número promedio ($\pm 1\text{EE}$) de semillas totales de las plantas *resistentes* y *tolerantes* fue de 663.68 ± 565.24 y 368.28 ± 582.61 respectivamente. Las tres categorías defensivas de la planta no presentaron diferencias significativas en el tamaño de las plantas estimado a través del número de hojas totales ($F_{2,87} = 0.40$, $P = 0.6700$). Ninguna planta quedó fuera de las tres categorías descritas anteriormente.

La categorización de la población de plantas fue utilizada para explorar su posible asociación con los insectos folívoros (*L. trilineata* y *Epitrix* sp.), un depredador de semillas pre-dispersión (*Trichobaris* sp.) y los niveles de parasitoidismo que presentaron *L. trilineata* y *Trichobaris* sp.

Durante un período de 91 días (desde el 10 de julio hasta el 9 de octubre del año 2004) se registró la abundancia de consumidores (herbívoros y depredador de semillas pre-dispersión) asociados a *D. stramonium*, observándose un pico de abundancia para el herbívoro *L. trilineata* entre la segunda y tercer semana (24 de julio al 31 de julio) de muestreo (Fig. 5). Los registros disminuyeron a partir de la séptima semana (21 de agosto). El patrón de variación temporal en el número promedio de larvas y adultos de *L. trilineata* estuvo relacionado con la etapa de crecimiento vegetativo de la planta, mientras que la presencia del herbívoro *Epitrix* sp. fue constante durante toda la temporada, con un promedio de 0.62 ± 0.43 organismos por planta. La presencia del depredador de semillas pre-dispersión *Trichobaris* sp. estuvo relacionada con la etapa de producción de flores y cápsulas de semillas de *D. stramonium* (Fig. 5).

Densidad de herbívoros por planta

La densidad del folívoro *L. trilineata* en las plantas *resistentes* (0.09 ± 0.09), *tolerantes* (1.92 ± 0.15) y *susceptibles* (1.27 ± 0.23) fue significativamente diferente ($F_{2,87} = 12.98$, $P < 0.0001$) (Fig. 6). Se detectaron diferencias entre todos los pares de contrastes para la densidad de herbívoros por planta (prueba de Tukey-Kramer). La densidad del folívoro *Epitrix* sp. en las plantas *resistentes* (0.20 ± 0.11), *tolerantes* (0.22 ± 0.10) y *susceptibles* (0.12 ± 0.06) no difirió significativamente entre las tres categorías defensivas ($F_{2,87} = 0.373$, $P = 0.6896$) (Fig. 7).

Asumiendo que el consumo de semillas por parte de *Trichobaris* sp. no altera el volumen del fruto (L. Cruz Rodríguez y J. Núñez-Farfán, *datos no publicados*), se estimó el número de semillas que el depredador de semillas pre-dispersión consumió. Así, se calculó el daño promedio o consumo de semillas por planta. Los resultados indicaron que no hubo

diferencias significativas en la depredación de semillas pre-dispersión entre las plantas *resistentes* y *tolerantes* ($F_{1,34} = 0.93$, $P = 0.3393$) (Fig. 8). (Las plantas susceptibles no presentaron daño por *Trichorabis* sp. ya que por definición esta categoría de plantas no produce semillas). La cantidad de plantas que presentaron daño en los frutos fueron, para las *resistentes* 21 de 23 y 13 de 15 para las *tolerantes*. No se detectaron diferencias significativas en estas proporciones entre plantas resistentes y tolerantes ($G_{1,34} = 1.13$, $P = 2.10$).

La densidad del depredador de semillas pre-dispersión *Trichobaris* sp. no difirió significativamente entre las plantas *tolerantes* (0.56 ± 0.57) y las *resistentes* (0.82 ± 0.82) ($F_{1,37} = 0.48$, $P = 0.4911$) (Fig. 9). Las plantas susceptibles no fueron tomadas en cuenta para este análisis ya que no presentaron frutos.

Parasitoidismo en Lema trilineata y Trichobaris sp.

Lema trilineata fue parasitada por dos especies de insectos endoparasitoides, una mosca (Tachinidae) y una avispa (Ichneumonidae). El porcentaje promedio de parasitoidismo sobre *L. trilienata* no difirió significativamente entre las categorías defensivas de la planta ($F_{2,87} = 1.39$, $P = 0.2520$) (Fig. 10). El valor promedio de parasitoidismo para cada una de las categorías defensivas de la planta fue para las *resistentes* (2.25 ± 1.92), para las *tolerantes* (6.0 ± 1.92) y para las *susceptibles* de (3.5 ± 1.92) (Fig. 10) Los niveles de parasitoidismo no mostraron una variación importante durante la estación de crecimiento (Fig. 11).

Los porcentajes promedio de parasitoidismo de avispas (Ichneumonidae) y moscas (Taquinidae) no difirieron significativamente entre las tres categorías defensivas de la planta (avispa: $F_{2,87} = 0.622$, $P = 0.538$, moscas: $F_{2,87} = 1.31$, $P = 0.275$) (Fig. 12 y 13).

Para el caso de las avispas los valores promedio fueron los siguientes: *resistentes* (2.582 ± 2.427), *tolerantes* (3.988 ± 2.227) y *susceptibles* (5.676 ± 1.359). Para el caso de las moscas los valores promedio fueron los siguientes: *resistentes* (0.132 ± 1.46), *tolerantes* (2.168 ± 1.38) y *susceptibles* (2.86 ± 0.84). El porcentaje promedio de parasitoidismo en *Trichobaris sp.* fue significativamente más alto en la categoría de plantas *tolerantes* (6.66 ± 2.42) que en la categoría de plantas *resistentes* (14.72 ± 2.46) ($F_{1,34} = 6.35$, $P = 0.0166$) (Fig. 14).

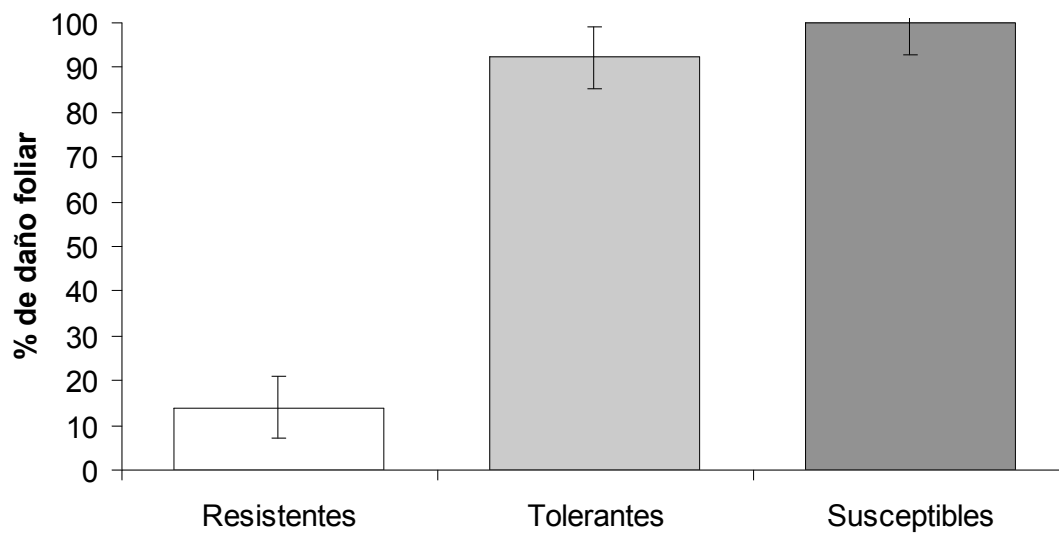


Figura 4. Daño promedio ($\pm 1EE$) para las plantas *resistentes*, *tolerantes* y *susceptibles* de la población de *Datura stramonium* en San Agustín Tlaxiaca, Hidalgo.

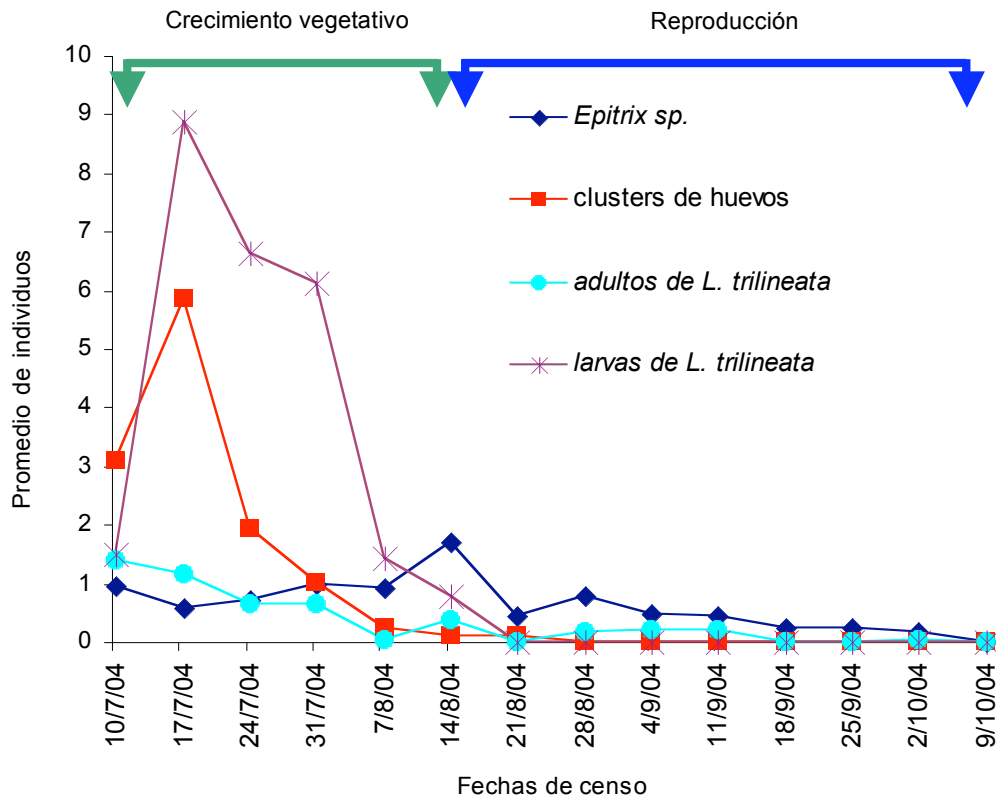


Figura 5. Patrón temporal de abundancia de *Lema trilineata* y *Epitrix* sp. en *Datura stramonium* a lo largo de la temporada de lluvias 2004.

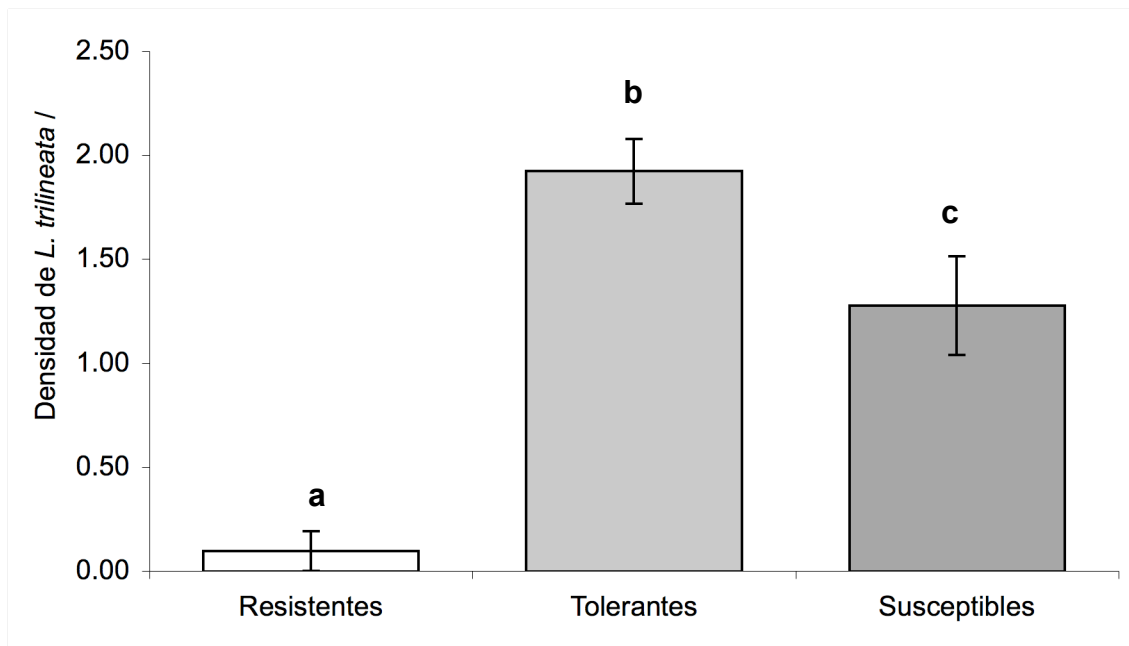


Figura 6. Densidad de *Lema trilineata* en las diferentes categorías defensivas de *Datura stramonium* (± 1 EE). Diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0.05$) según la prueba de Tukey-Kramer.

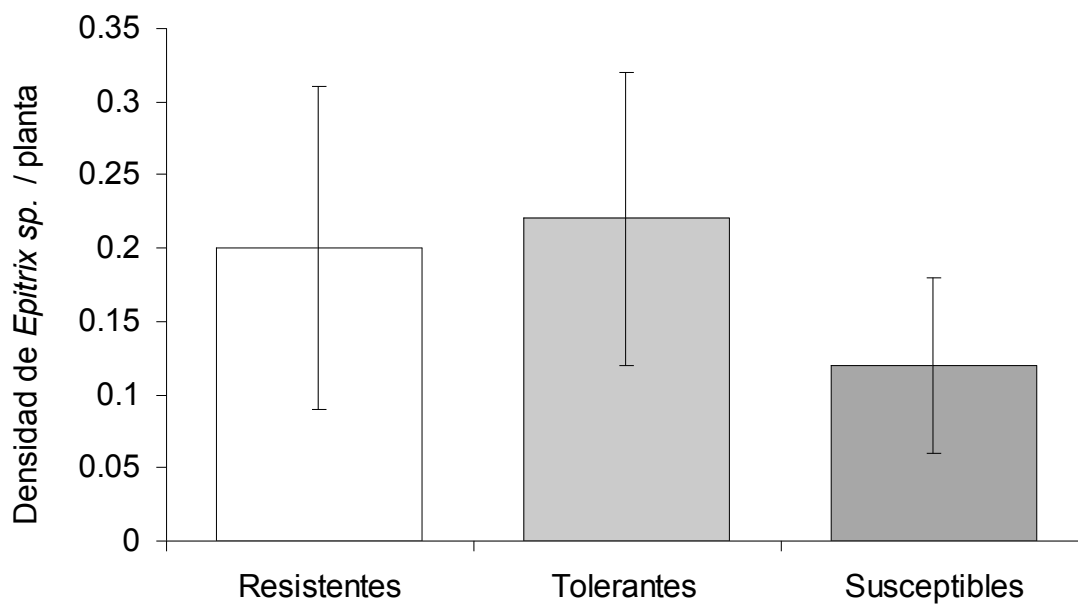


Figura 7. Densidad (± 1 EE) de *Epitrix* sp. por planta en cada una de las categorías defensivas de *Datura stramonium*.

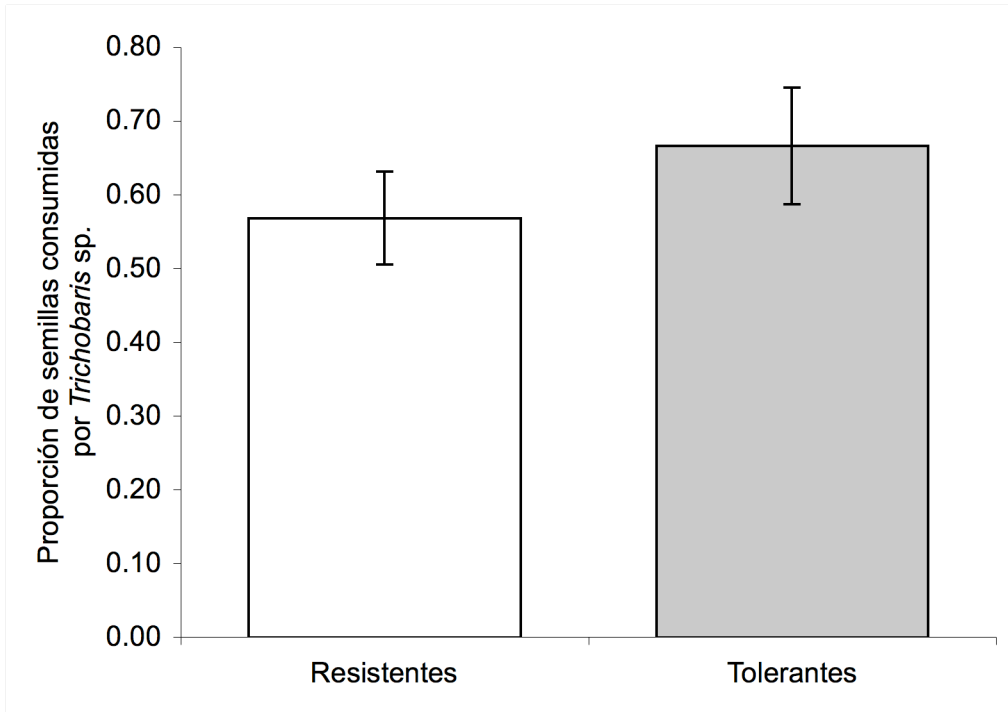


Figura 8. Proporción de semillas totales consumidas por *Trichobaris* sp. (± 1 EE) en la población de *Datura stramonium* en plantas *resistentes* y *tolerantes*.

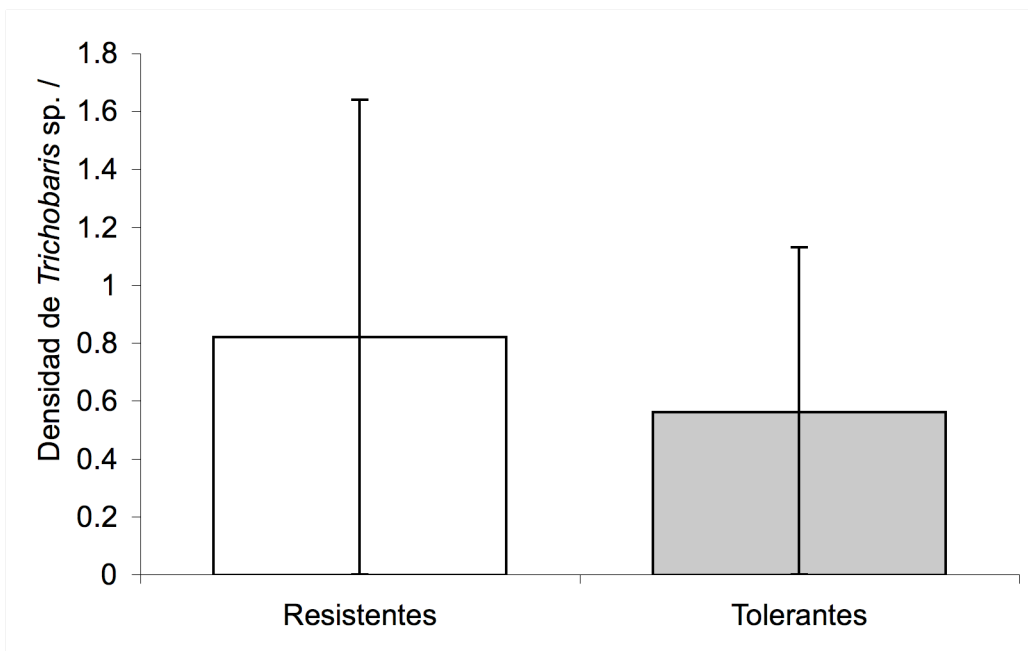


Figura 9. Densidad de *Trichobaris* sp. (± 1 EE) por planta en la población de *Datura stramonium* en plantas *resistentes* y *tolerantes*.

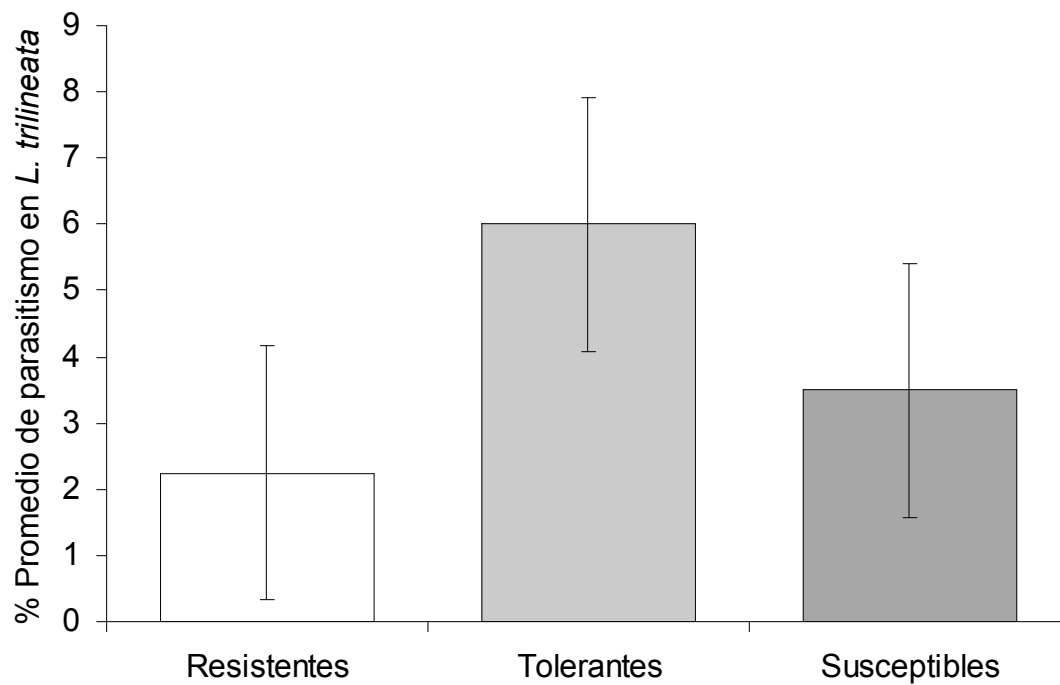


Figura 10. Porcentaje promedio de parasitoidismo total (± 1 EE) sobre *Lema trilineata* para cada una de las categorías defensivas de la planta.

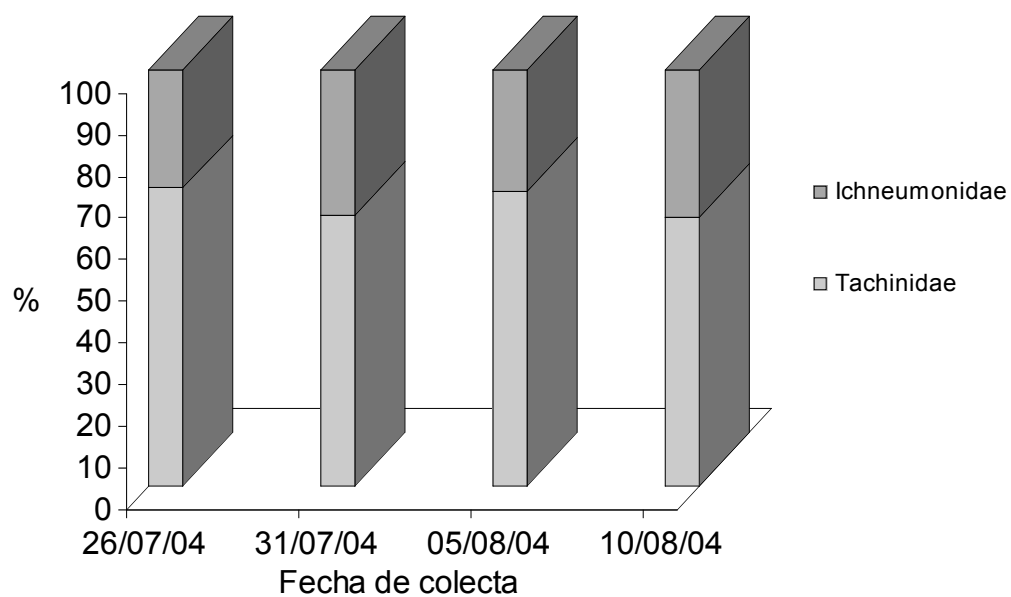


Figura 11. Promedio de parasitoidismo ocasionado por los dos endoparasitoides en *L. trilineata* a lo largo del tiempo para cada colecta.

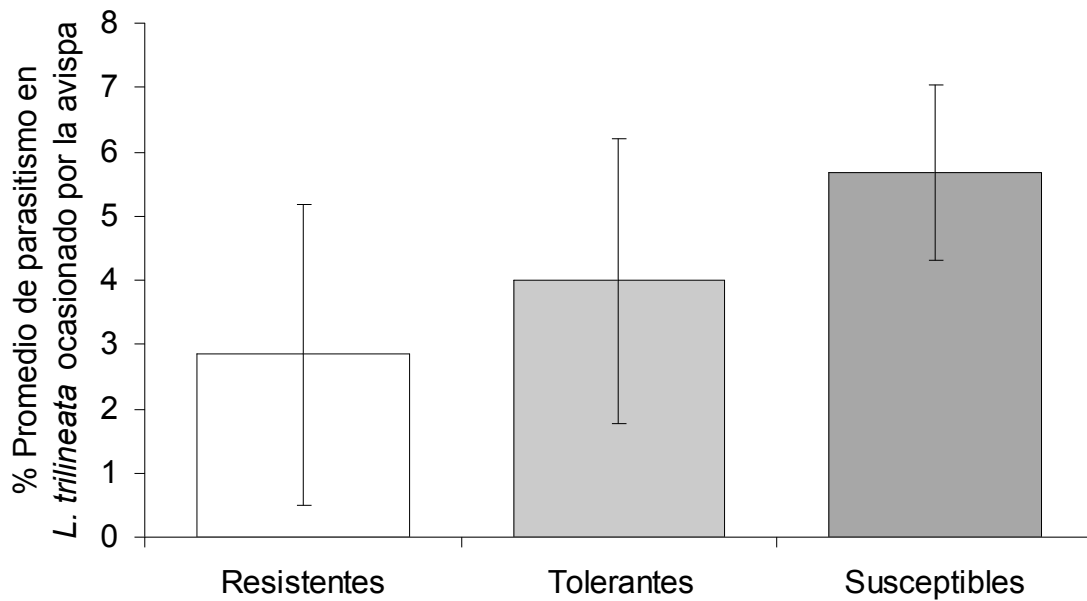


Figura 12. Porcentaje promedio de parasitoidismo (± 1 EE) sobre *Lema trilineata* por parte de la avispa (Ichneumonidae) para cada una de las categorías defensivas de la planta.

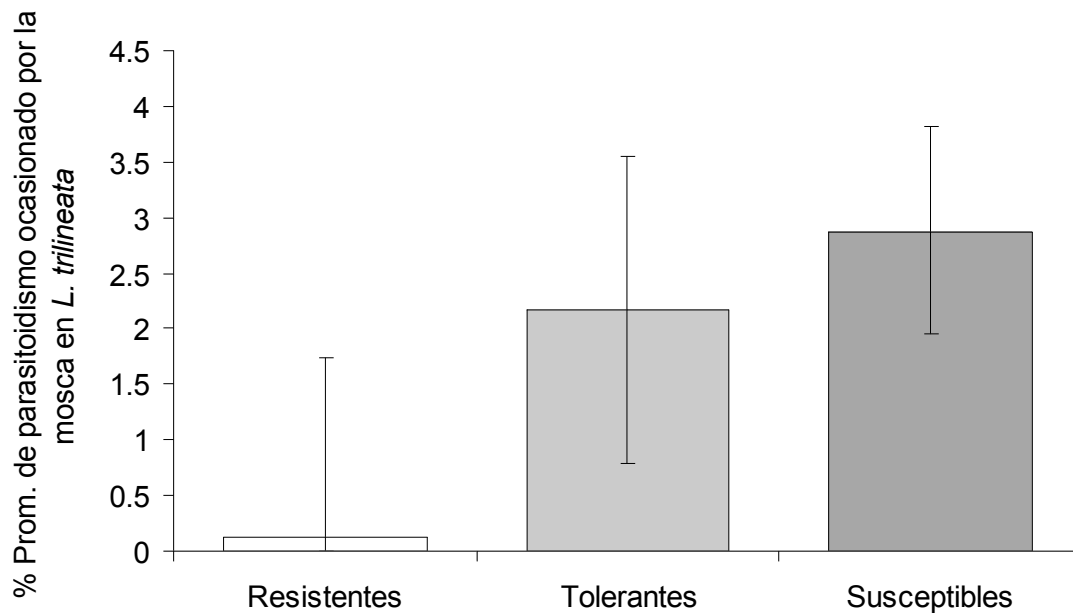


Figura 13. Porcentaje promedio de parasitoides (± 1 EE) sobre *Lema trilineata* ocasionado por el endoparasitoide de la familia Tachinidae, para cada una de las categorías defensivas de la planta.

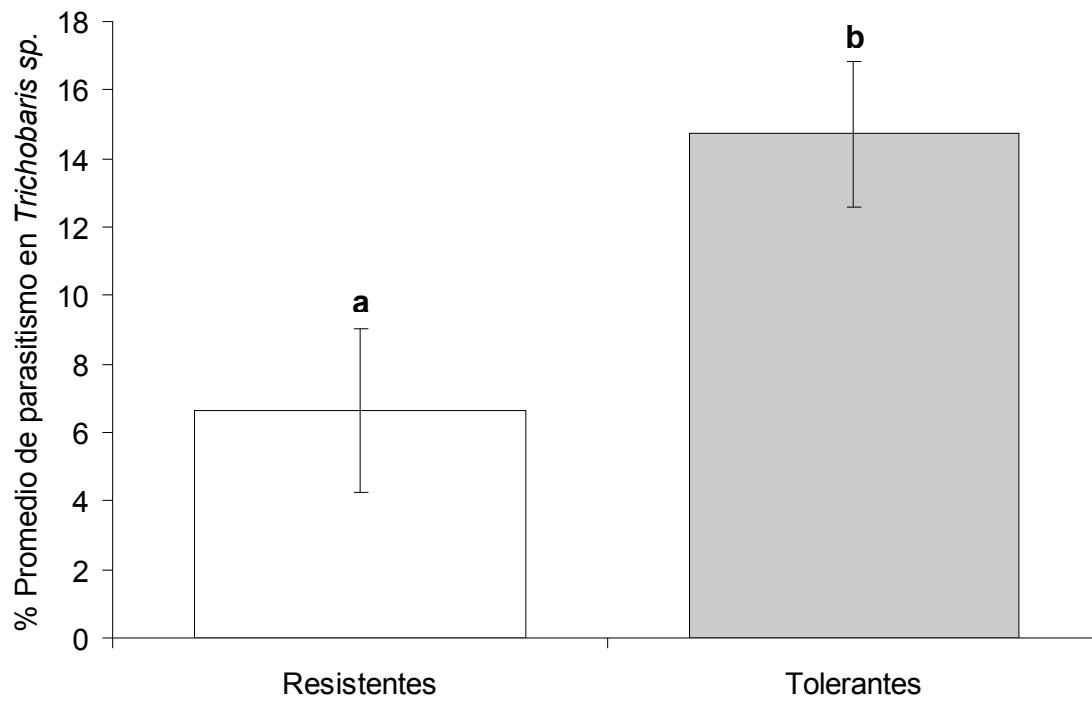


Figura 14. Porcentaje promedio de parasitoidismo (± 1 EE) en *Trichobaris* sp. para las categorías defensivas *resistentes* y *tolerantes*. Diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este estudio describen el mosaico de interacciones que existe entre la planta anual *D. stramonium* (sus estrategias defensivas: *resistencia* y *tolerancia*), sus consumidores asociados (dos herbívoros folívoros *L. trilineata* y *Epitrix* sp. y un depredador de semillas pre-dispersión *Trichobaris* sp.), y los parasitoides de *L. trilineata* y de *Trichobaris* sp.

En particular se detecto (1) la posible existencia de una interacción tritrófica entre *D. stramonium*, el depredador de semillas pre-dispersión y su endoparasitoide, (2) la presencia de efectos ascendentes (bottom-up) y descendentes (top-down) en la interacción *Datura stramonium* - *Lema trilineata* - parasitoides y (3) la ausencia de algún posible efecto de *D. stramonium* sobre el folívoro *Epitrix* sp.

(1) Interacción tritrófica entre Datura-Trichobaris-parasitoides

La densidad de *Trichobaris* sp. y la depredación de semillas que este organismo ocasionó no difirieron significativamente entre las categorías defensivas de la planta (*resistentes* y *tolerantes*), sugiriendo que el comportamiento del depredador de semillas pre-dispersión no estaría condicionado por las estrategias defensivas de la planta en contra de los herbívoros folívoros.

En el género *Trichobaris* se ha encontrado evidencia experimental que demuestra que para varias especies este género, el parasitoidismo es un factor importante que determina la abundancia de este organismo sobre *D. stramonium* (Cuda & Burke 1985, 1991).

A pesar de no haber diferencias en la densidad de *Trichobaris* sp. entre las plantas *resistentes* y *tolerantes*, el parasitoidismo sobre el depredador de semillas pre-dispersión fue significativamente más alto en las plantas *tolerantes*. Esta evidencia sugiere que los endoparasitoides de *Trichobaris* sp. están respondiendo a las estrategias defensivas de la planta, alterando sus patrones de depredación. Es posible que la resistencia de la planta afecte de manera negativa el desempeño del tercer nivel trófico (Campbell & Duffey 1979, Kenmore *et al.* 1984, Orr & Boethel 1986, van Emdem 1986, Orr & Boethel 1986, Kareiva & Sahakian 1990, Barbosa *et al.* 1991).

La presencia de un mayor nivel de parasitoidismo en los organismos que consumieron semillas de las plantas *tolerantes* sugiere que la resistencia de las plantas a los herbívoros folívoros se refleja al menos parcialmente en la calidad del depredador de semillas para su endoparasitoide. A su vez estos resultados sugieren la presencia de una correlación positiva entre la resistencia del tejido foliar y las semillas. En este sentido el tercer nivel trófico podría responder a la calidad de la planta a través de algún mecanismo que no se evaluó en este estudio (e.g. la emisión de volátiles: Turlings *et al.* 1990, Vet & Dicke 1992, Stamp & Deane 1996, Pare *et al.* 1999, Agrawal *et al.* 2002).

Dado que algunos endoparasitoides pueden evaluar la calidad de la presa con base en el primer nivel trófico (Elzen *et al.* 1984, Takabayashi *et al.* 1991, Vinson *et al.* 1994), en la interacción *Datura-Trichobaris*-parasitoide, existe el potencial para que la planta manipule el tercer nivel trófico a través de su estrategia de defensa contra los herbívoros (Sabelis & de Jong 1988, Dicke & Sabelis 1988, Dicke *et al.* 1990, Turlings *et al.* 1995, Vinson 1999, Takabayashi & Dicke 1999, van Loon 2000, Elliot *et al.* 2000, Kessler & Baldwin 2001). En la actualidad existe relativamente poca evidencia experimental que demuestre que la manipulación del tercer nivel trófico resulte en un beneficio en términos

de adecuación para la planta (Gómez & Zamora 1994, Van Loon *et al.* 2000, Fritzsche-Hoballah & Turlings 2001, Chattopadhyay *et al.* 2001).

(2) Efectos ascendentes y descendentes en la interacción *Datura-Lema-parasitoides*.

En cuanto a la interacción de las plantas con el segundo nivel trófico se encontró que, la *resistencia* de *D. stramonium* tiene un efecto negativo sobre la densidad del folívoro *L. trilineata*. En este sentido existe un gran número de estudios experimentales que demuestran que la resistencia de las plantas afecta de manera negativa el desempeño, la preferencia y por ende la adecuación de los herbívoros (Rosenthal & Berenbaum 1991, Bernays & Chapman 1994, Karban & Baldwin 1997, Awmack & Leather 2000, Garrido & Fornoni 2006).

La mayor densidad del folívoro *L. trilineata* fue encontrada en las plantas *tolerantes*, lo que confirmó la presencia de un efecto negativo de la resistencia sobre la sobrevivencia de *L. trilineata* (Garrido & Fornoni 2006). Esto también nos sugiere que la tolerancia podría estar asociada a un incremento en la calidad nutricional en la planta para el herbívoro. Estudios previos no han detectado algún efecto de la tolerancia sobre *L. trilineata* (Garrido & Fornoni 2006). En este sentido, sería necesario examinar esta posibilidad en condiciones naturales manipulando el genotipo defensivo de *D. stramonium*. Además este resultado apoya el criterio utilizado en este estudio para describir las categorías defensivas de la planta

El porcentaje promedio de parasitoidismo sobre el folívoro *L. trilineata* no varió de manera significativa para ninguna de las estrategias defensivas de las plantas *tolerantes*, *resistentes* y *susceptibles*, lo cual sugiere que los parasitoides probablemente no están respondiendo de manera positiva a la densidad de los herbívoros sino a otros factores que

no fueron evaluados en este estudio, como la emisión de compuestos químicos (volátiles) que producen las plantas para atraer a los depredadores (Turlings *et al.* 1990, Vet Lem & Dicke 1992, Stamp & Deane 1996, Pare *et al.* 1999, Agrawal *et al.* 2002). Sin embargo, el parasitoidismo en *L. trilineata* se presentó niveles elevados, mermando a la población de herbívoros, empezando la tercera semana de muestreo y teniendo un incremento gradual conforme avanzaba la temporada desde un 34% hasta 44%, lo cual es consistente con los estudios realizados en donde se han detectado efectos top-down (Hairston *et al.* 1960, Hare 1992, Gómez & Zamora 1994, Price *et al.* 1997).

De los posibles efectos: ascendentes “bottom-up” o descendentes “top-down” que opera(n) en esta interacción, se encontró evidencia de que ambos factores podrían actuar de manera simultánea en esta población de *D. stramonium*, lo cual es consistente con lo propuesto por Price *et al.* (1980), Hunter & Price (1992), Hunter *et al.* (1997), Forkner & Hunter (2000), Hunter & Price (1992), Denno *et al.* (2002) y Gratton & Denno (2003). Falta explorar cual de estas dos fuerzas tiene un efecto más importante en la regulación de las poblaciones del herbívoro *L. trilineata*.

(3) La ausencia de alguna asociación entre *Epitrix* sp. y *Datura stramonium*.

La abundancia de *Epitrix* sp. fue constante durante toda la temporada, y no se encontraron diferencias significativas en su densidad entre las categorías defensivas de la planta (*resistentes*, *tolerantes* y *susceptibles*). Lo anterior sugiere que estos organismos podrían no estar respondiendo a la calidad de la planta, sino a otros factores que no fueron evaluados en este estudio y a los cuales pueden responder los insectos herbívoros, tales como la depredación, el parasitoidismo, la disponibilidad de recursos, el tamaño del parche (Pianka 1999, Rotem & Agrawal 2003, Helms *et al.* 2004, Royama 1992) o a factores

ambientales como la temperatura, humedad y luz solar (Price 1997, Schowalter 2000), también se ha encontrado que las poblaciones de *Epitrix* sp. responden de una manera positiva (es decir, son atraídos) cuando las plantas al sufrir daño foliar liberan el metabolito secundario escopolamina, (Shonle & Bergelson 2000). Este patrón que nos representa que la especie *Epitrix* sp. no están respondiendo a la calidad de las plantas, también es consistente con lo propuesto por Núñez-Farfán & Dirzo (1994) y Shonle & Bergelson (2000), quienes sugieren que la resistencia de *D. stramonium* en contra de los herbívoros varía dependiendo del tipo de herbívoro (si es generalista o especialista). En este sentido, como *Epitrix* sp. no es un especialista de esta planta, puede que hayan ocurrido los siguientes dos escenarios: (1) Al ser *Epitrix* sp. generalista puede que las estrategias de la planta no causen que este organismo tenga una preferencia por plantas de diferente calidad o que (2) estos organismos hayan rebasado en términos de respuestas evolutivas a las categorías defensivas de las plantas.

CONCLUSIÓN

En resumen, se encontró evidencia de que existen efectos top-down y bottom-up actuando en este sistema planta-herbívoro-parasitoide (para el caso de *L. trilineata*), además de la presencia de una interacción tritrófica entre *Datura-Trichobaris*-parasitoide. Además se detectó diferencias en la respuesta de *L. trilineata* y el parasitoide de *Trichobaris* sp. al fenotipo defensivo de *D. stramonium*. Este resultado sugiere que distinguir entre plantas tolerantes y resistentes es necesario para entender la dinámica de la interacción entre *D. stramonium*, sus consumidores y el tercer nivel trófico. Sin embargo hacen falta estudios que evalúen la fuerza y la magnitud de estos efectos que regulan las poblaciones de

herbívoros para poder así comprender, quién controla la interacción (las plantas o los enemigos naturales). Este tipo de estudios será el siguiente paso para comprender la dinámica de la interacción multitrófica que tiene *D. stramonium* y sus organismos asociados.

LITERATURA CITADA

Alcázar J. 2002. Principales plagas de la papa: Gorgojo de los Andes, *Epitrix* y Gusanos de Tierra. **Boletín de la Papa** Vol. 4, No. 2

Agrawal A., Karban R. & Golfer R. 2002. How leaf domatia and induced plants resistance affect herbivores, natural enemies and plant performance. Induction of preference. **Oikos** **89**:70-80.

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

Barbosa P. & Letourneau D. K. 1988. **Novel aspects of insect-plant interaction**. John Wiley & Sons, New York, New York, USA.

Barbosa P., Gross P. & Kemper J. 1991. Influence of plant allelochemiclas on the tobacco hornworm and its parasitoid, *Cotesia congregata*. **Ecology** **72(5)**: 1567-1575.

Barber H. S. 1935. The tobacco and solanum weevils of the genus *Trichobaris*. USDA. **Miscellaneous Publication 226**.

Bergman J. M., and W. M. Tingey. 1979. Aspects of interactions between plant genotypes and biological controls: **Bulletin of the Entomological Society of America** **25**: 275–279.

Bernays E. A. & R. F. Chapman. 1994. **Host-Plant Selection by Phytophagous Insects**. New York: Chapman and Hall.

Blakley N.R., & Dingle H., 1978. Competition: butterflies eliminate milkweed bugs from a Caribbean island. **Oecologia** **37**: 133-37.

Bowers M.D., S.K. Collinge, S.E. Gamble & J. Schmitt. 1992. Effects of genotype, habitat, and seasonal variation on iridoid glycoside content of *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) and the implications for insect herbivores. **Oecologia** **91**:201-207.

Boethel D. J. and Eikenbary, R. D. (eds) 1986. **Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects**. Ellis Horwood.

Cabrales R. 1991. **Demografía e historia natural de *D. stramonium* L. en el Pedregal de San Ángel, con algunas implicaciones evolutivas**. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias UNAM, México.

Campbell B. C. & Duffey, S. S. 1979. Tomatine and parasitic wasps: Potential incompatibility of plantantibiosis with biological control. **Science** **205**: 700–702.

Chattopadhyay J., Sarkar R., Fritzsche-Hoballah María Elena, Turlings T. C. & Bersier L. F. 2001. Parasitoids may determine plant fitness—A mathematical model based on experimental data. **Journal of theoretical biology** **212**: 295-302.

Crawley M.J. 1992. Population dynamics of natural enemies and their prey. En: Crawley MJ (ed.) Natural enemies. **The population biology of predators, parasites and diseases**: 40-89. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Criddle H. & Mandford R.H. 1933. *Lema trilineata* in Manitoba (Coleoptera: Chrisomelidae). **Canadian Entomologist** **6**:150-151

Cuda J. P. & Burke H. R. 1991. Biology of *Trichobaris Bridwelli* (Coleoptera: Curculionidae) a possible agent for the Biological Control of *Datura stramonium* (Solanaceae). **Environmental Entomology** **20**: 899-908.

Denno R. F. & M. S. McClure (eds.). 1983. **Variable plants and herbivores in natural and managed systems**. Academic Press. Nueva York. 717 pp.

Denno R.F., M.A. Peterson, C. Gratton, J. Cheng, G.A. Langellotto, A.F. Huberty, and D.L. Finke. 2000. Feeding-induced changes in plant quality mediate interspecific competition between sap-feeding herbivores. **Ecology** **81**: 1814-1827.

Denno R., Gratton, C., Peterson, M., Langellotto, G., Finke, D. & Huberty, A. 2002. Bottom-up forces mediate natural-enemy impact in a phytophagous insect community. **Ecology** **83** (5): 1443-1458.

De Moraes C. M., Lewis W. J., Paré P. W. Alborn H. T. & Tumlinson J. H. 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. **Nature** **393**: 570-573.

Dicke M. & Sabelis, M.W. 1988. How plants obtain predatory mites as bodyguards. **Netherlands Journal of Zoology** **38**: 148-165.

Dicke M., Sabelis M., Takabayashi J. Bruin J., Posthumus M. A. 1990. Plant strategies of manipulating predators prey interactions through allelochemicals: prospect for applications in pest control. **Journal of Chemical Ecology** **16**: 3091-118.

Dicke M. & Vet LEM. 1999. Plant-carnivore interactions: evolutionary and ecological consequences for plant, herbivore and carnivore. **Herbivores:between plants and predators**. Oxford UK. Blackwell Sci. pp. 480-520.

Dicke M. & M. Sabelis. 1988. Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? **Functional Ecology** **2**: 131-139.

Dyer L. A. 1995. Tasty generalists and nasty specialist ? antipredator mechanisms in tropical lepidopteran larvae. **Ecology** **76**: 1483-96.

Elsen G., Williams H. & Vinson S. 1984. Isolation and identification for cotton of synomones mediating searching behavior by parasitoid *Campoletis sinoriensis*. **Journal of Chemical Ecology** **10**: 1251-1254.

Ehrlich P. & Raven P. 1964. Butterflies and plants a study in coevolution. **Evolution** **18**: 586-608.

Fritz R. & Simms S. 1992. **Plant resistance to herbivores and pathogens, ecology evolution and genetics**. Chicago, Chicago University press.

Fornoni A. J., Valverde, P. L. & Núñez-Farfán. J. 2003. Evolutionary Ecology of tolerance to herbivory: Advances and perspectives. **Comments on theoretical Biology** **8**: 643-663.

Fornoni A. J., & Núñez-Farfán J. 2000. Evolutionary Ecology of *Datura stramonium*: genetic variation and cost for tolerance to defoliation. **Evolution** **54**: 789-797.

Fornoni, J., P. L. Valverde, & J. Núñez-Farfán. 2004. Population variation in the costs and benefits of tolerance and resistance against herbivory in *Datura stramonium*. **Evolution** **58(8)**: 1696–1704.

Forkner R. E. & Hunter M. D. 2000. What goes up must come down? Nutrient addition and predation pressure on oak herbivores. **Ecology** **91**: 1588-1600.

Fritzsche-Hoballah M. E. & Turlings, T. C. J. 2001. Experimental evidence that plants under caterpillar attack may benefit from attracting parasitoids. **Evolutionary Ecology Research** **3**: 1-13.

Garrido Espinosa, E. 2004. Tesis: **Efecto de la tolerancia en líneas endogámicas de *Datura stramonium* sobre el desempeño de *Lema trilineata***. Facultad de Ciencias, UNAM.

Garrido Espinosa E. & Fornoni J. 2006. Host tolerance does not impose selection on natural enemies. **New Phytologist** **170**: 609-614.

Gómez J., & Zamora, R. 1994. Top-down effects in a tritrophic system: parasitoids enhance plant fitness. **Ecology** **75**: (4) 1023-1030.

Gratton C. and Denno R. 2003. Inter-year carryover effects of a nutrient pulse on *Spartina* plants, herbivores, and natural enemies. **Ecology** **84**: 2692-2707.

Hare J. D. 1992. Effects of plant variation on herbivore-natural enemy interactions. **In plant Resistance to Herbivores and Pathogens-Ecology, Evolution and Genetics**, ed. R. S. Fritz E. L. Simms, pp. 278-98. Chicago: Univ. Chicago Press.

Harrison S. & Capuccino N. 1995. Using density-manipulation experiments to study population regulation. **Population Dynamics: New approaches and Synthesis** (ed. by N. Capuccino and P. W. Price) pp. 131-148. Academic Press, San Diego

Hairston N. G., Smith F. E. & Slobodkin L. B. 1960. Community structure, population control and competition. **American Naturalist** **94**: 421-425.

Hartvigsen G., Wait D. A. & Coleman J. S. 1995. Tri-trophic interactions influenced by resource availability: predator effects on plant performance depend on plant resources. **Oikos** **74**: 463-468.

Hunter M. D., & Price, P. W. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. **Ecology** **73**: 724-732.

Hunter M. D., Varley G. C. & Gradwell G. R. 1997. Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: a classic study revisited. **Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)** **94**:9176–9181.

Johnson M. T., Gould F., Kennedy G. G. 1970. Effect of an entomopathogen on adaptation of *Heliothis virescens* populations to transgenic host plant. **Entomologia Experimentalis et Applicata** **83**: 121-35.

Jeffries M. & Lawton J. 1984. Enemy-free space and the structure of ecological communities. **Biological Journal of the Linnean Society** **23**: 269-286.

Kenmore P., Cariño F., Perez C., Dick V. & Gutierrez A. 1984. Population Regulation of the rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal) within rice fields in the Philippines. **Journal of Plant Prot. Tropical** **1**: 19-37.

Kessler A. & Baldwin I. 2001. Herbivore-induced volatile emissions from plants function defensively in nature. **Science** **291**: 2141-2144.

Kirkpatrick B. & F. Bazzaz. 1979. Influence of certain fungi on seed germination and seedling survival of four colonizing annuals. **Journal of Applied Ecology** **16**:515-527.

Kogan M. & Goeden R. 1970 a. The Systematics status of *Lema trilineata*, New name with notes on the morphology of chemoreceptors of adults (Coleoptera: Chrysomelidae). **Annals of the Entomological Society of America** **63**: 529-537.

Kogan M. & Goeden R. (1970) b. Host-plant range of *Lema trilineata daturaphila* (Coleoptera: Chrysomelidae). **Annals of the Entomological Society of America** **63** No. 4.

Kareiva P. and Sahakian, R. 1990. Trophic effects of a simple architectural mutation of pea plants. **Nature** **435**: 433-434.

Karimzadeh J. Bonsall M. & Wright D. 2002. Bottom-up and top-down effects in a tritrophic system: the population dynamics of *plutella xilostella* (L.)-*Cotesia plutellae* (Kurdjumov) on different host plants. **Ecological Entomology** **29**: 285-293.

- Karban R. & Baldwin I. T. 1997. **Induced responses to herbivory**. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Koptur S. 1992. **Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants**. In **Insect-plant interactions IV** (ed. Bernays E.) CRC Press, Boca Florida pp. 81-129.
- Krauss N. L. H. 1944. *Lema trilineata californica*. Schaeffer. **Ibid.** 12:7
- Lawton J.H. & McNeill, S. 1979. Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. Population dynamics, **20th symposium of the British Ecological Society**, London, Blackwell Scientific Publications. pp 223-244.
- Letourneau D. K. & L. A. Dyer. 1998. Experimental manipulations in lowland tropical forest demonstrate top-down cascades through four trophic levels. **Ecology** **79**:1678-1687.
- Lill J. T., R. J. Marquis, & R. E. Ricklefs. 2002. Host plants influence parasitism of forest caterpillars. **Nature** **417**:170–173.
- van Loon J., Jetske G. & Dicke M. 2000, Parasitoid-plant mutualism: parasitoid attack of herbivore increases plant reproduction. **Entomologia Experimentalis et Applicata**. **97**: 219-227.
- Van Emden H. F. 1965. The role of uncultivated land in the biology of crop pests and beneficial insects. **Scientific Horticulture** **17**: 121-136.
- Van Emdem H. F. 1986. The interaction of plant resistance and natural enemies: effects on population of sucking insects. In **interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects**. Chichester, West Sussex. Ellis Horwood. 224 pp.

Vet LEM & Dicke M. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. **Annual Review of Entomology 37: 141-72.**

Van der Meijden E. & Klinkhamer, P. 2000. Conflicting interests of plants and the natural enemies of herbivores. **Oikos. 89** (1): 202-208.

Mauricio R., Rausher M. & Burdick D. 1997. Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? **Ecology 78**: 2066-2071.

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

Morton T. & Venci, F. 1998. Larval beetles form a defense form recycled host-plant chemicals discharged as fecal wastes. **Journal of Chemical Ecology**, Vol. 24. No. 5.

Nishida R. 2002. Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. **Annual Review of Entomology 47**: 57-92.

Nuñez-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.

Nurdland D. A., Lewis W. J. & Altieri M. A. 1988. Influences of plant-produced allelochemicals on the host/prey selection behavior of entomophagous insects. **In Novel Aspects of Insect Plant Interactions**. New York. Wiley. pp.65-90.

O'Bryen C. J. & Wibner G. J. 1982. Annotated Check list of the weevils (Curculionidae sensu lato) of North America, Central America, and the West Indies ((Coleoptera: Curculionidae). **Memories of American Entomological Institute. 34.**

- Olivier A. G. 1808. **Entomologie ou Historie naturelle des insects** Vol. 7 Paris.
- Ode P. J. 2006. Plant chemistry and natural enemy fitness: effects on herbivore and natural enemy interactions. **Annual Review of Entomology** **51**: 163-85.
- Orr D. B. & Boethel D. J. 1986. Influence of plant antibiosis through four trophic levels. **Oecologia** **70**: 242-49.
- O'Dowd D. J. & Willson M. F. 1989. Leaf domatia and mites on Australasian plants: ecological and evolutionary implications. **Biological Journal of the Linnean Society** **37**: 191-238.
- Ostfeld R.S. & Keesing F. 2000. Pulsed resources and community dynamic of consumers in terrestrial ecosystems. **Trends in Ecology and Evolution** **15**: 232-237
- Painter R. 1954. Resistance of plants to insects. **Annual Review of Entomology** **3**: 367-390.
- Paré P. W. & Tumlinson J. H. 1996. Plant volatile signals in response to herbivore feeding. **FLA Entomologist** **79**: 93-103.
- Paré P. W. & Tumlinson J. H. 1999. Plant volatile as a defense against insect herbivores. **Plant Physiology** **121**: 325-331.
- Peterson B. L. & Dively G. P. 1981. Effect of feeding by *Lema trivittata* (Coleoptera: Chrysomelidae) on the growth, reproduction and competitive ability of jimsonweed in soybeans. **Proceedings of Northeastern Weed Science Society** **35**: 78-83.
- Polis G. A., Hurd S. D., Jackson S. T. & Sanchez-Pinero F. 1998. Multifactor populations limitation: variable spatial and temporal control of spiders on Gulf of California Islands. **Ecology** **79**: 490-502

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

Power M. E., Parker, M. S, & Wootton J. T. 1996. Disturbance and food chain length in rivers. **Food Webs** (ed. by G. A. Polis y K. O. Winemiller). pp 286-297, Chapman & Hall, New York

Price P. W. 1986. Ecological aspects of host plant resistance and biological control: interactions among three trophic levels. **In interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects** ed. DJ Boethel, R D Eikenbary, pp 11-30. New York. Hellis Horwood.

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

Rausher M. & Simms E. 1989. The evolution of resistance to herbivory in *Ipomea purpurea*. I. Attempts to detect selection. **Evolution** **43**: 563-572.

Rosenthal G. & Kotanten P. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. **Trends in Ecology and Evolution** **9**: 145-148.

Rosenthal G. & Berenbaum M. 1994. **Herbivores: Their interactions with secondary plant metabolites**. Volume 1, Second Edition: The chemical participants.

SAS Institute 2005. JMP/STAT software, version 5. Cary NC. USA: SAS Institute.

Sabelis M. W. & M.C.M. de Jong. 1988. Should all plants recruit bodyguards? conditions for a polymorphic ESS of synomone production in plants. **Oikos** **53**: 247-252

Shiojiri K. & Takabayashi J. 2003. Effects of specialist parasitoids on oviposition preference of phytopagous insects: encounter-dilution effects in a tritrophic interaction. **Ecological Entomology** **28**: 573-578.

Shonle I. & Bergelson J. 2000. Evolutionary ecology of the tropane alkaloids of *Datura stramonium* L. (Solanaceae). **Evolution** **54**: 778-788.

Stamp N. 2001. Enemy-free space via host plant chemistry and dispersion: assessing the influence of tri-trophic interactions. **Oecologia** **128**: 153-63.

Stamp N. E. & Deane M. D. 1996. Consequences for plantain chemistry and growth when herbivores are attacked by predators. **Ecology** **77** (2): 535-549.

Sokal R. & Rohlf J. 1995. **Biometry: the principles and practice of statistics in biology research**. Third edition. W. H. Freeman and Company Press. New York.

Stiling P., and A. M. Rossi. 1997. Experimental manipulations of top-down and bottom-up factors in a tri-trophic system. **Ecology** **78**:1602--1606.

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

Stowe K., Marquis R., Hochwender C. & Simms E. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. **Annual Review of Ecology and Systematics** **31**:565-595.

Strong D. R. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor control in speciose systems. **Ecology** **73**: 747-754.

Shiojiri K. & Takabayashi, J. 2003. Effects of specialist parasitoids on oviposition preference of phytophagous insects: encounter-dilution effects in a tritrophic interaction. **Ecological Entomology** **28**: 573-578.

Takabayashi J., Noda T. & Takahashi S. 1991. Plants produce attractants for *Apanteles kariyai*, a parasitoid of *Pseudolatelia separate*, cases of communication and misunderstanding in parasitoid-plant interaction. **Applied Entomological Zoologist** **26**: 237-243.

Takabayashi J. & Dicke, M. 1996. Plant-carnivore mutualism through herbivore-induced carnivore attractants. **Trends in Plant Science** **1**: 109-113.

Thaler J. S. 1999. Jasmonate-inducible plant defense cause increased parasitism of herbivores. **Nature** **399**: 686-688.

Turlings T., Tumlinson J. & Lewis, W. 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors host-seeking parasitic wasps. **Science** **250**: 1251-1253.

Turlings TCJ, Loughrin JH, McCall PJ (1995) How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA** **92**: 4169-4174.

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

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

Van Loon J. J. A., De Boer G., and Dicke M. 2000. Parasitoid-plant mutualism: parasitoid attack of herbivore increases plant reproduction. **Entomologia Experimentalis et Applicata** **97**: 219-227.

Vet LEM & Dicke M. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. **Annual Review of Entomology** **37**:141-72.

Venci F. V., Morton T. C. Mumma R. O. & Schultz J. C. 1999. Shield defense of a larval tortoise beetle. **Journal of Chemical Ecology** **25 (3)**: 549-567.

Vinson S., Williams H. & Lu J. 1994. Identification of different compounds vfrom different plant responsible for the orientation of *Campoletis sonorensis* to potential host sites. **Norway Journal of Agricultural Science Supplement** **16**: 207-210.

Vinson S. B. 1999. Parasitoid manipulation as a plant defense strategy. **Annals of the Entomological Society of America** **92**: 812-828.

Wallace L., Mc Naughton S. & Coughenour M. 1984. Compensatory photosynthetic responses of 3 african graminoids to different fertilization, watering and clipping regimes. **Botanical Gazette** **145**: 151-156.

Weaver S. E. & Warwick, S. I. 1984. The biology of Canadian weeds. 64. *Datura stramonium* L Can. **Journal of Plant Science** **64**: 979-991.