



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN  
NICOLAS DE HIDALGO**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES SOBRE LOS  
RECURSO NATURALES**

**PATRONES DE HERBIVORÍA EN *Fuchsia*  
*parviflora* UNA ESPECIE DIOICA**

**Tesis**

**Que presenta**

**BIÓL. YUNUÉN GUADALUPE LEAL  
CARBAJAL**

**Como requisito para obtener el título de  
Maestra en Ciencias en Ecología Integrativa**

**Directora de tesis**

**Dra. Clementina González Zaragoza**

**Co-director**

**Dr. Eduardo Cuevas García**

**Morelia, Michoacán, Julio 2019**



## ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN GENERAL .....	1
2. REFERENCIAS .....	7
<b>CAPITULO 1. PATRONES DE HERBIVORÍA EN <i>Fuchsia parviflora</i> UNA ESPECIE DIOICA .....</b>	<b>18</b>
RESUMEN.....	19
ABSTRACT .....	20
3. INTRODUCCIÓN.....	21
4. MÉTODOS .....	26
4.1. Sistema de estudio .....	26
4.2. Sitio de Estudio .....	27
4.3. Trabajo de campo.....	28
4.4. Experimento de cafetería.....	29
4.5. Análisis estadísticos.....	30
5. RESULTADOS.....	32
5.1. Patrones de herbivoría en plantas hembra y macho a lo largo de la fenología ...	32
5.2. Relación entre los niveles de herbivoría e incidencia de luz.....	36
5.3. Defensas mecánicas .....	38
5.4. Inversión en crecimiento y reproducción entre sexos y su relación con los niveles de herbivoría.....	38
5.5. Experimento de cafetería.....	44
6. DISCUSIÓN.....	45
6.1. Intensidad de la herbivoría entre sexos a lo largo de la fenología, y su relación con las defensas mecánicas, y factores abióticos.....	45
6.2. Asignación sexual y su relación con la intensidad de la herbivoría.....	48
6.3. Experimento de cafetería.....	49
7. CONCLUSIONES.....	50
8. REFERENCIAS .....	52

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Resultados de un modelo lineal mixto para: A) proporción de hojas con herbivoría y B) proporción de área foliar removida durante la fenología en plantas hembra y macho de <i>Fuchsia parviflora</i> . Las diferencias significativas aparecen en negritas.....	33
<b>Tabla 2.</b> Resultados de un modelo lineal general para: A) proporción de hojas con herbivoría y B) proporción del área foliar removida entre años en plantas hembra y macho de <i>Fuchsia parviflora</i> durante octubre, que fue el censo con mayores niveles de herbivoría durante 2017. Las diferencias significativas aparecen en negritas.....	35
<b>Tabla 3.</b> Resultados de un modelo lineal generalizado (GLM), para comparar la respuesta de la herbivoría a la intensidad lumínica (LUX) en hembras y machos de <i>Fuchsia parviflora</i> : a) proporción de hojas con herbivoría y b) proporción del área foliar removida. Se presentan los estadísticos grados de libertad (df), valor de $\chi^2$ , valor de probabilidad ( <i>P</i> ) y el porcentaje de devianza ( $r^2$ ) explicada por cada término y por todo el modelo. Los términos no significativos (ns) fueron removidos del modelo final. ....	37
<b>Tabla 4.</b> Resultados de un modelo lineal mixto para: A) biomasa total, B) biomasa foliar y C) biomasa reproductiva en plantas hembras y machos de <i>Fuchsia parviflora</i> . Las diferencias significativas aparecen en negritas.....	40
<b>Tabla 5.</b> Resultados de un modelo lineal generalizado (GLM) para comparar la respuesta de la herbivoría a la biomasa total, foliar y reproductiva de plantas hembras y machos de <i>Fuchsia parviflora</i> . Se presentan los estadísticos del modelo: grados de libertad (df), valor de $\chi^2$ , valor de probabilidad ( <i>p</i> ) y el porcentaje de devianza ( $r^2$ ) explicada por cada término y por todo el modelo. Los términos no significativos (ns) fueron removidos del modelo final.....	42

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Mapa del área de estudio en el que se muestra a cada una de las poblaciones ubicadas en la cuenca del lago de Pátzcuaro y la cuenca del lago de Zirahuén en el estado de Michoacán.....	27
<b>Figura 2.</b> Proporción de hojas con herbivoría y proporción del área foliar removida entre plantas hembra y macho de <i>Fuchsia parviflora</i> a lo largo de la fenología. Los datos representan las medias $\pm$ DE, y las letras diferentes indican diferencias entre etapas fenológicas.....	34
<b>Figura 3.</b> Proporción de hojas con herbivoría entre plantas hembra y macho y entre poblaciones de <i>Fuchsia parviflora</i> durante octubre de ambos años (el mes con mayor herbivoría en 2017). Los datos representan las medias $\pm$ DE y el asterisco representa diferencias significativas entre machos y hembras en una población. A. Verde = Agua Verde; Chup = Chupícuaro; R. Sólidos = Residuos Sólidos.....	36
<b>Figura 4.</b> Efecto de la intensidad lumínica sobre la intensidad de la herbivoría en individuos macho y hembra de <i>Fuchsia parviflora</i> . a) Proporción de hojas con herbivoría y b) proporción del área foliar removida. Las líneas de tendencia representan las predicciones obtenidas con base en el GLM. Se presenta una sola línea, ya que el modelo indicó respuesta similar entre sexos.....	37
<b>Figura 5.</b> Número de tricomas en un cm <sup>2</sup> en el haz y el envés de las hojas de plantas hembra y macho de <i>Fuchsia parviflora</i> en cuatro poblaciones de estudio. Las gráficas de caja muestran la distribución de los valores dentro de cada población: la barra gruesa indica la mediana (percentil 50), la caja indica los percentiles 25 y 75, y la barra delgada indica los percentiles 10 y 90.....	38
<b>Figura 6.</b> Diferencias en la biomasa total, foliar y reproductiva entre plantas hembra y macho de <i>Fuchsia parviflora</i> . Los datos representan las medias $\pm$ DE, y las letras diferentes indican diferencias entre los sexos.....	41
<b>Figura 7.</b> Respuesta de la proporción de hojas con herbivoría a la biomasa de plantas hembra y macho de <i>Fuchsia parviflora</i> . a) Biomasa total, b) biomasa foliar y biomasa reproductiva. Las líneas de tendencia representan las predicciones obtenidas con base en el GLM.....	43
<b>Figura 8.</b> Respuesta de la proporción del área foliar removida a la biomasa de plantas hembra y macho de <i>Fuchsia parviflora</i> . a) Biomasa total, b) biomasa foliar. Las líneas de tendencia representan las predicciones obtenidas con base en el GLM. La herbivoría no tuvo ninguna respuesta con respecto a la biomasa reproductiva.....	43

## **1. INTRODUCCIÓN GENERAL**

Una de las interacciones bióticas de mayor impacto en las comunidades vegetales es la herbivoría (Crawley, 1983; Dirzo, 1984). Este tipo de interacción consiste en el consumo de alguna parte del tejido vegetal (hojas, tallos, flores, frutos, raíces, etc.) por parte de los animales (del Val, 2012). La herbivoría es una interacción antagonista, debido a que representa un tipo especial de depredación, donde los herbívoros consumen, pero no necesariamente matan a las plantas de las que se alimentan. La pérdida del tejido vegetal puede ocasionar efectos tanto negativos como positivos en las plantas (Marquis, 1984; Coley y Barone, 1996; Smith y Smith, 2007). El tipo e intensidad de los efectos de la herbivoría sobre las plantas puede ser influida por una variedad de factores externos como la temporada del año en que ocurre el daño, factores climáticos y la historia previa de defoliación (del Val, 2012). Los efectos negativos son los que más se reportan en la literatura, y entre ellos se encuentra la reducción del área foliar fotosintéticamente activa debido al consumo de hojas (Ballina, et al. 2008) y la reducción de la tasa de crecimiento y reproducción (Azorín y Gómez, 2008). La herbivoría puede inducir distintas adaptaciones morfológicas, fisiológicas, fenológicas y reproductivas para contrarrestar los efectos negativos, las cuales pueden variar dependiendo de la intensidad de herbivoría a la que estén sometidas (Azorín y Gómez, 2008).

Por otro lado, la herbivoría también tiene efectos positivos al ser considerada como un proceso clave en el ecosistema, ya que media la capacidad competitiva de las plantas al regular su diversidad y la estructura de las comunidades a través del daño selectivo (Speight, et al. 1999). La herbivoría permite que se activen meristemos laterales que generalmente se encuentran latentes por lo que las plantas con herbivoría pueden tener mayor biomasa que las intactas (Lennartsson et al. 1998). También se ha visto que los herbívoros tienen efectos indirectos sobre las comunidades de plantas al cambiar el ciclo

de nutrientes a través de la deposición de heces fecales (por parte de grandes mamíferos), al crear perturbación física por pisoteo o excavaciones y alterar la entrada de hojas a la hojarasca (por la proporción de especies consumidas y no consumidas), además de ser vectores de enfermedades de plantas.

En la naturaleza, la herbivoría es causada por diferentes grupos de organismos que presentan características distintivas que permiten clasificarlos en dos grupos principales: vertebrados e invertebrados. Se considera que el 26% de la biodiversidad del planeta está representada por insectos herbívoros y el 0.1% por vertebrados herbívoros (del Val, 2012). Al considerar que las plantas constituyen el 17% de las especies a nivel mundial, la interacción planta-herbívoro representa alrededor del 50% de la biodiversidad del planeta (Danell y Bergstrom, 2002; Price, 2002). Gracias al proceso de fotosíntesis de las plantas, en ellas se encuentra fijada una gran cantidad de carbono que es la fuente principal de energía para todos los heterótrofos, principalmente para los herbívoros que consumen entre el 6% y 10% de la biomasa presente en un bosque. Sin embargo, el consumo puede llegar hasta un 30–50% por grandes mamíferos (Smith y Smith, 2007), por lo que la herbivoría tendría un impacto significativo sobre la adecuación de las plantas.

La remoción o daño sobre las hojas por herbívoros es el tipo de herbivoría que más se ha estudiado (Marquis, 1984). Sin embargo, la florivoría podría llegar a superar el efecto del daño en las hojas por afectar directamente la producción de frutos y semillas y reducir la visita de polinizadores, llegando a incidir directamente sobre la evolución de los sistemas reproductivos (Mothershead y Marquis, 2000; McCall y Irwin, 2006). Aún siguen siendo muy escasos los estudios centrados en el efecto de la florivoría sobre la adecuación de las plantas (Cardel y Koptur, 2010; Carper, et al. 2016; Zhong, et al. 2017; Tsuji y Ohgushi, 2018).

Debido al efecto negativo que tienen los herbívoros sobre la adecuación de las plantas éstas han desarrollado adaptaciones para reducir sus efectos que pueden ser morfológicas, fisiológicas o defensivas. Las adaptaciones morfológicas y fisiológicas son consideradas mecanismos de tolerancia ya que son rasgos que reducen el impacto, pero no la cantidad del daño (Johnson, et al. 2015). Las adaptaciones morfológicas propician diferentes formas de crecimiento (p. ej. meristemas, yemas), que van a depender de la intensidad del consumo por los herbívoros. Cuando la herbivoría es crónica puede ocasionar que las plantas crezcan por propagación vegetativa o rebrote lateral, y cuando es intenso pero esporádico las plantas crecen más rápido, lo que les permite competir por luz, pero teniendo menor capacidad de propagación vegetativa (Azorín y Gómez, 2008). Hay casos en los que las plantas presentan una mayor tolerancia a la defoliación, principalmente por la disponibilidad de yemas axilares y meristemas que les permiten un crecimiento rápido para restaurar los tejidos perdidos (Briske y Richards 1995; Azorín y Gómez, 2008). Sin embargo, las adaptaciones meristemáticas que afectan el crecimiento varían entre especies y dependen de las condiciones ambientales en las que se encuentren, así como el estado de desarrollo fenológico (Formoso, 1996).

Los mecanismos fisiológicos permiten neutralizar o minimizar el daño ocasionado por la defoliación, pero no la cantidad del daño (Fortes, et al. 2004; Azorín y Gómez, 2008; Johnson, et al. 2015). En las plantas existen varios mecanismos compensatorios capaces de aumentar el crecimiento después de la defoliación. Entre ellos se encuentra la fotosíntesis compensatoria, la distribución de carbono, la utilización de reservas de carbohidratos y otras (Fortes, et al. 2004; Boege, 2005; Anderson, et al. 2006; del Val, 2012). La fotosíntesis compensatoria se refiere al incremento en la tasa fotosintética de la planta que experimenta alguna situación de estrés (Retuerto et al. 2003). Una planta que ha sido defoliada mostrará una mayor proporción de hojas jóvenes y por lo tanto una

mayor tasa fotosintética, debido a que las hojas jóvenes son más eficientes fotosintéticamente (Reyes y Martínez, 2001; Azorín y Gómez, 2008). La distribución de carbono y las reservas de carbohidratos son otros mecanismos compensatorios. La distribución de carbono en las ramas es una característica adaptativa en respuesta a la defoliación frecuente (Richards, 1993), lo cual permite que las plantas incrementen la interceptación de luz y por lo tanto el suplemento de carbono para el nuevo crecimiento de tejidos que se forman a partir de las reservas (Crawford, et al. 2000; Azorín y Gómez, 2008). Por otro lado, las reservas de carbohidratos, que son producto de la fotosíntesis, son usadas para procesos asociados al crecimiento, mantenimiento y respiración (Fortes et al. 2004), así como una fuente importante de nutrientes, algunas veces reflejado en la palatabilidad, que son condiciones que evalúan los herbívoros y que supone una predisposición al consumo. Sin embargo, la palatabilidad no guarda necesariamente relación con la calidad nutritiva ya que algunas especies con buen valor nutritivo pueden resultar poco consumidas por los herbívoros debido a la aspereza de sus órganos (presencia de pelos, espículas, etc.), o bien, por la presencia de sustancias que les confieren sabores amargos (Azorín y Gómez, 2008).

Los mecanismos defensivos, también llamados de resistencia, son los rasgos de una planta que ocasionan una reducción del daño al disminuir la preferencia, consumo y/o el rendimiento de los herbívoros (Johnson et al. 2015). La resistencia puede ser constitutiva (física y química) o inducida (química). Cuando las plantas tienen sustancias o medios físicos para defenderse, independientemente del daño infligido por los herbívoros, se consideran defensas constitutivas, sin embargo, se ha encontrado que para ahorrar costos de producción muchas plantas activan los mecanismos de defensa únicamente cuando son dañadas, mecanismo que se conoce como resistencia inducida (Karban, et al. 1997). En la resistencia química se producen sustancias químicas, conocidas como metabolitos



secundarios que funcionan como repelente, veneno o advertencia para los herbívoros (del Val, 2012). En cuanto a la resistencia física, las plantas desarrollan barreras que impiden a los herbívoros alimentarse como, por ejemplo, el engrosamiento de la cutícula, la producción de ceras epicuticulares, y la presencia de espinas, tricomas y cristales de sílice (del Val, 2012). Los tricomas, además de ser una barrera física, secretan sustancias tóxicas o pegajosas que atrapan a los herbívoros. Se ha visto que los tricomas glandulares (estructuras que presentan una cabeza uni o pluricelular secretoras de sustancias) son muy efectivos en contra de invertebrados y vertebrados (del Val, 2012).

La herbivoría ha sido considerada como un factor importante en la separación de los sexos a partir del hermafroditismo, ya que puede tener efectos tanto positivos como negativos en la adecuación de las plantas. De acuerdo a la hipótesis de la herbivoría basada en el sexo asume que la asignación de recursos entre el crecimiento, la reproducción y la defensa determina la interacción planta-herbívoro, en donde las preferencias y el rendimiento de los herbívoros están mediados por los rasgos nutricionales, las características físicas y las defensas químicas de las plantas hospederas masculinas y femeninas (Fritz, et al. 2003). Existe evidencia de que la herbivoría en plantas dioicas en ocasiones es diferente entre machos y hembras, y que está asociada a los costos reproductivos y a la disponibilidad de recursos (Coley, et al. 1985; Obeso, 2002; Cornelissen y Stiling, 2005; Barrett y Hough, 2013). Las plantas hembra al tener mayores costos reproductivos por la producción de óvulos más grandes y la producción de frutos y semillas (Dormann y Skarpe, 2002), pueden tener un lento crecimiento que favorece la inversión de defensas anti-herbívoros (Coley, et al. 1985). Mientras que los machos al invertir proporcionalmente menos en la producción de polen, pueden invertir más en el crecimiento y por lo tanto pueden estar menos defendidos que las hembras por lo que serían más consumidos por los herbívoros (Cornelissen y Stiling, 2005). Sin

embargo, en las especies con polinización abiótica, los machos pueden incurrir en mayores costos reproductivos que las hembras como consecuencia de la producción de grandes cantidades de polen rico en nitrógeno (Harris y Pannell, 2008). De acuerdo a los estudios de herbivoría en especies dioicas, se ha reportado que la herbivoría sesgada a machos es la más común, y que la herbivoría diferencial entre los sexos puede jugar un papel importante en la evolución de los sistemas sexuales (Cornelissen y Stiling, 2005). Los estudios en las especies de plantas dioicas y sus efectos sobre los herbívoros siguen siendo muy pocos (Boecklen, et al. 1993; Feller, et al. 2002; Bañuelos, et al. 2004, Retuerto, et al. 2006). Por otro lado, los patrones de herbivoría diferenciales no siempre ocurren en todas las especies dioicas, ya que pueden estar influenciados por factores bióticos y abióticos (Marquis, 1991; Maldonado-López, 2007), así como tasas de crecimiento, estado nutricional y defensa química (Avila-Sakar y Romanow, 2012).

En estudios anteriores no se han considerado diversos factores que pueden estar asociados a la herbivoría diferencial entre sexos, como la cuantificación de los rasgos defensivos, las tasas de crecimiento y el esfuerzo reproductivo en conjunto, la etapa fenológica en la cual se encuentran las plantas al momento de evaluar la intensidad de la herbivoría, los factores de estrés como puede ser la competencia en su medio por agua, luz, nutrientes en suelo y modificación del hábitat, entre otras. Debido a esto, en este estudio se utilizó a *Fuchsia parviflora* (Onagraceae), una especie dioica endémica de México, como modelo de estudio para evaluar: a) los patrones de herbivoría entre sexos considerando las distintas fases de su fenología dentro de poblaciones naturales y b) su relación con la disponibilidad lumínica, así como su relación con la inversión de recursos en la función masculina y femenina.

## 2. REFERENCIAS

- Ågren, J. (1987). Intersexual differences in phenology and damage by herbivores and pathogens in dioecious *Rubus chamaemorus* L. *Oecologia*, 72(2), 161-169.
- Ågren, J., Danell, K., Elmqvist, T., Ericson, L., & Hjältén, J. (1999). Sexual dimorphism and biotic interactions. In *Gender and sexual dimorphism in flowering plants* (pp. 217-246). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Åhman, I. (1997). Growth, herbivory and disease in relation to gender in *Salix viminalis* L. *Oecologia*, 111(1), 61-68.
- Allen, G. A., & Antos, J. A. (1988). Relative reproductive effort in males and females of the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. *Oecologia*, 76(1), 111-118.
- Ashman, T. L. (2002). The role of herbivores in the evolution of separate sexes from hermaphroditism. *Ecology*, 83(5), 1175-1184.
- Ashman, T. L., Bradburn, M., Cole, D. H., Blaney, B. H., & Raguso, R. A. (2005). The scent of a male: the role of floral volatiles in pollination of a gender dimorphic plant. *Ecology*, 86(8), 2099-2105.
- Avila-Sakar, G., & Romanow, C. A. (2012). Divergence in defence against herbivores between males and females of dioecious plant species. *International journal of evolutionary biology*, 2012 ID897157.
- Ballina-Gómez, H. S., Iriarte-Vivar, S., Orellana, R., & Santiago, L. S. (2008). Crecimiento, supervivencia y herbivoría de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae), una especie del sotobosque neotropical. *Revista de Biología Tropical*, 56(4), 2055-2067.
- Bañuelos, M. J., Sierra, M., & Obeso, J. R. (2004). Sex, secondary compounds and asymmetry. Effects on plant-herbivore interaction in a dioecious shrub. *Acta Oecologica*, 25(3), 151-157.
- Barbehenn, R. V., & Constabel, C. P. (2011). Tannins in plant-herbivore interactions. *Phytochemistry*, 72(13), 1551-1565.
- Bartwal, A., Mall, R., Lohani, P., Guru, S. K., & Arora, S. (2012). Role of secondary metabolites and brassinosteroids in plant defense against environmental stresses. *Journal of plant growth regulation*, 32(1), 216-232.
- Basset, Y., Charles, E., Hammond, D. S., & Brown, V. K. (2001). Short-term effects of canopy openness on insect herbivores in a rain forest in Guyana. *Journal of Applied Ecology*, 38(5), 1045-1058.

- Berry, P. E., Hahn, W. J., Sytsma, K. J., Hall, J. C., & Mast, A. (2004). Phylogenetic relationships and biogeography of *Fuchsia* (Onagraceae) based on noncoding nuclear and chloroplast DNA data. *American Journal of Botany*, *91*(4), 601-614.
- Boecklen, W. J., & Hoffman, M. T. (1993). Sex-biased herbivory in *Ephedra trifurca*: the importance of sex-by-environment interactions. *Oecologia*, *96*(1), 49-55.
- Boege, K. (2005). Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany*, *92*(10), 1632-1640.
- Bosabalidis, A. M., & Sawidis, T. (2014). Glandular and non-glandular hairs in the seasonally dimorphic *Origanum dictamnus* L.(Lamiaceae) as a means of adaptation to cold stress. *Acta Agrobotanica*, *67*(1).
- Breedlove, D. E. (1969). The Systematics of *Fuchsia* Section *Encliandra* (Onagraceae). Berkeley: Univ. Calif. Press. 69.
- Briske, D. D., & Richards, J. H. (1993). Physiology of plants recovering from defoliation. In *Proceedings of the XVII international grassland congress*. 85.
- Briske, D. D., & Richards, J. H. (1995). Plant responses to defoliation: a physiological, morphological and demographic evaluation. *Wildland plants: physiological ecology and developmental morphology*, 635-710.
- Cardel, Y. J., & Koptur, S. (2010). Effects of florivory on the pollination of flowers: an experimental field study with a perennial plant. *International Journal of Plant Sciences*, *171*(3), 283-292.
- Carper, A. L., Adler, L. S., & Irwin, R. E. (2016). Effects of florivory on plant-pollinator interactions: Implications for male and female components of plant reproduction. *American Journal of botany*, *103*(6), 1061-1070.
- Carroll, S. B., & Delph, L. F. (1996). The effects of gender and plant architecture on allocation to flowers in dioecious *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *International Journal of Plant Sciences*, *157*(4), 493-500.
- Cibils, A. F., Swift, D. M., & Hart, R. H. (2003). Female-biased herbivory in fourwing saltbush browsed by cattle. *Journal of Range Management*, *56*(1), 47-51.
- Cobb, N. S., Trotter, R. T., & Whitham, T. G. (2002). Long-term sexual allocation in herbivore resistant and susceptible *pinyon pine* (*Pinus edulis*). *Oecologia*, *130*(1), 78-87.
- Coley, P. D., & Barone, J. A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual review of ecology and systematics*, *27*(1), 305-335.

- Coley, P. D., Bryant, J. P., & Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230(4728), 895-899.
- Cornelissen, T., & Stiling, P. (2005). Sex-biased herbivory: a meta-analysis of the effects of gender on plant-herbivore interactions. *Oikos*, 111(3), 488-500.
- Crawford, M. C., Grace, P. R., & Oades, J. M. (2000). Allocation of carbon to shoots, roots, soil and rhizosphere respiration by barrel medic (*Medicago truncatula*) before and after defoliation. *Plant and Soil*, 227(1-2), 67-75.
- Crawley, M. J. (1983). *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications, 437.
- Cuevas, E., Álvarez, A., & Pérez, M. (2014). Efecto de la fragmentación del hábitat en el éxito reproductivo de *Fuchsia parviflora*, una especie dioica. *Biológicas Revista de la DES Ciencias Biológico Agropecuarias Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo*, 16(1), 30-32.
- Charlesworth, D. (1993). Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators? *The American Naturalist*, 141(3), 481-490.
- Danell, K. (2002). Mammalian herbivory in terrestrial environments. *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*.
- Darrigo, M. R., dos Santos, F. A., & Venticinque, E. M. (2018). The confounding effects of logging on tree seedling growth and herbivory in Central Amazon. *Biotropica*, 50(1), 60-68.
- Dawson, T. E., & Geber, M. A. (1999). Sexual dimorphism in physiology and morphology. In *Gender and sexual dimorphism in flowering plants* (pp. 175-215). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Del Val, Ek.. (2012). Herbivoría. In *Ecología y evolución de las interacciones bióticas* 43-74.
- Delph, L. F. (1999). Sexual dimorphism in life history. In *Gender and sexual dimorphism in flowering plants* (pp. 149-173). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Delph, L. F., & Herlihy, C. R. (2012). Sexual, fecundity, and viability selection on flower size and number in a sexually dimorphic plant. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 66(4), 1154-1166.
- Delph, L. F., & Meagher, T. R. (1995). Sexual dimorphism masks life history trade-offs in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Ecology*, 76(3), 775-785.

- Diamond, S. E., Cayton, H., Wepprich, T., Jenkins, C. N., Dunn, R. R., Haddad, N. M., & Ries, L. (2014). Unexpected phenological responses of butterflies to the interaction of urbanization and geographic temperature. *Ecology*, *95*(9), 2613-2621.
- Dirzo, R. (1984). Herbivory: a phytocentric overview. *Perspectives on plant population ecology*, 141-165.
- Dormann, C. F., & Skarpe, C. (2002). Flowering, growth and defense in the two sexes: consequences of herbivore exclusion for *Salix polaris*. *Functional Ecology*, *16*(5), 649-656.
- Elemans, M. (2004). Light, nutrients and the growth of herbaceous forest species. *Acta oecologica*, *26*(3), 197-202.
- Ellis, W. N., Donner, J. H., & Kuchlein, J. H. (1997). Recent shifts in phenology of Microlepidoptera, related to climatic change (Lepidoptera). *Entomologische Berichten*, *57*.
- Espírito-Santo, M. M., Madeira, B. G., Neves, F. S., Faria, M. L., Fagundes, M., & Fernandes, G. W. (2003). Sexual differences in reproductive phenology and their consequences for the demography of *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae), a dioecious tropical shrub. *Annals of Botany*, *91*(1), 13-19.
- Espírito-Santo, M. M., Neves, F. S., Fernandes, G. W., & Silva, J. O. (2012). Plant phenology and absence of sex-biased gall attack on three species of *Baccharis*. *Plos One*, *7*(10), e46896.
- Faria, M. L., & Fernandes, G. W. (2001). Vigour of a dioecious shrub and attack by a galling herbivore. *Ecological entomology*, *26*(1), 37-45.
- Feller, I. C., Kudoh, H., Tanner, C. E., & Whigham, D. F. (2002). Sex-biased herbivory in Jack-in-the-Pulpit (*Arisaema triphyllum*) by a specialist thrips. In *Thrips and Tospoviruses: Proceeding of the 7th International Conference on Thysanoptera*. Reggio.
- Field, D. L., Pickup, M., & Barrett, S. C. (2013). Comparative analyses of sex-ratio variation in dioecious flowering plants. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, *67*(3), 661-672.
- Forister, M. L., & Shapiro, A. M. (2003). Climatic trends and advancing spring flight of butterflies in lowland California. *Global change biology*, *9*(7), 1130-1135.
- Formoso, F. A. (1996). Bases morfológicas y fisiológicas del manejo de pasturas. *INIA Serie Técnica*.

- Fortes, D., Herrera, R. S., & González, S. (2004). Estrategias para la resistencia de las plantas a la defoliación. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*, 38(2).
- Fritz, R. S., Crabb, B. A., & Hochwender, C. G. (2003). Preference and performance of a gall-inducing sawfly: plant vigor, sex, gall traits and phenology. *Oikos*, 102(3), 601-613.
- Galambosi, B., Galambosi, Z., Uusitalo, M., & Heinonen, A. (2009). Effects of plant sex on the biomass production and secondary metabolites in roseroot (*Rhodiola rosea* L.) from the aspect of cultivation. *Zeitschrift für Arznei- & Gewürzpflanzen*, 14(3), 114-121.
- García-García, P. L., & Cano-Santana, Z. (2015). Nutritional ecology, growth and density of *Acronyctodes mexicanaria* (Lepidoptera: Geometridae) on a dioecious plant *Buddleja cordata* (Scrophulariaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(1), 172-177.
- Gómez García, D., & Azorín, J. (2008). Estrategias de las plantas frente al consumo por los herbívoros. *Pastos del Pirineo*:189-203
- González, C., Alvarez-Baños, A., & Cuevas, E. (2016). Floral biology and pollination mechanisms of four Mexico-endemic *Fuchsia* species with contrasting reproductive systems. *Journal of Plant Ecology*, 11(1), 123-135.
- Greco, M., Chiappetta, A., Bruno, L., & Bitonti, M. B. (2011). In *Posidonia oceanica* cadmium induces changes in DNA methylation and chromatin patterning. *Journal of experimental botany*, 63(2), 695-709.
- Guevara, R. and Dirzo, R. (2012). Las interacciones bióticas en el contexto del cambio ambiental global. In *Ecología y evolución de las interacciones bióticas* (pp. 234–275).
- Harris, M. S., & Pannell, J. R. (2008). Roots, shoots and reproduction: sexual dimorphism in size and costs of reproductive allocation in an annual herb. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1651), 2595-2602.
- Hendricks, B. J., & Collier, B. D. (2003). Effects of sex and age of a dioecious tree, *Forchhammeria pallida* (Capparaceae) on the performance of its primary herbivore, *Murgantia varicolor* (Hemiptera: Pentatomidae). *Ecological Research*, 18(3), 247-255.
- Herrera, C. M. (1988). Plant size, spacing patterns, and host-plant selection in *Osyris quadripartita*, a hemiparasitic dioecious shrub. *The Journal of Ecology*, 995-1006.
- Hjältén, J. (1992). Plant sex and hare feeding preferences. *Oecologia*, 89(2), 253-256.

- Holliday, N. J. (1977). Population ecology of winter moth (*Operophtera brumata*) on apple in relation to larval dispersal and time of bud burst. *Journal of Applied Ecology*, 803-813.
- Hou, J., Guo, Z., Liu, H., & Yin, T. Gender effects on *Salix suchowensis* growth and wood properties as revealed by a full-sib pedigree.
- Intachat, J., Holloway, J. D., & Speight, M. R. (1999). The impact of logging on geometroid moth populations and their diversity in lowland forests of Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, 61-78.
- Jing, S. W., & Coley, P. D. (1990). Dioecy and herbivory: the effect of growth rate on plant defense in *Acer negundo*. *Oikos*, 369-377.
- Johnson, M. T., Campbell, S. A., & Barrett, S. C. (2015). Evolutionary interactions between plant reproduction and defense against herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 191-213.
- Kabir, M. F., Moritz, K. K., & Stenberg, J. A. (2014). Plant-sex-biased tritrophic interactions on dioecious willow. *Ecosphere*, 5(12), 1-9.
- Karban, R., Agrawal, A. A., & Mangel, M. (1997). The benefits of induced defenses against herbivores. *Ecology*, 78(5), 1351-1355.
- Kersch, M. F., & Fonseca, C. R. (2005). Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. *Ecology*, 86(8), 2117-2126.
- Lankinen, Å., Larsson, M. C., & Fransson, A. M. (2013). Allocation to pollen competitive ability versus seed production in *Viola tricolor* as an effect of plant size, soil nutrients and presence of a root competitor. *Oikos*, 122(5), 779-789.
- Lawlor, D. W. (2002). Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of botany*, 89(7), 871-885.
- Lennartsson, T., Nilsson, P., & Tuomi, J. (1998). Induction of overcompensation in the field gentian, *Gentianella campestris*. *Ecology*, 79(3), 1061-1072.
- Li, C., Xu, G., Zang, R., Korpelainen, H., & Berninger, F. (2007). Sex-related differences in leaf morphological and physiological responses in *Hippophae rhamnoides* along an altitudinal gradient. *Tree Physiology*, 27(3), 399-406.
- Litto, M., Scopece, G., Fineschi, S., Schiestl, F. P., & Cozzolino, S. (2015). Herbivory affects male and female reproductive success differently in dioecious *Silene latifolia*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 157(1), 60-67.
- Lloyd, D. G. & Webb, C. J. . (1977). Secondary sex characters in plan. *The Botanical Review*, 43(2), 177-216.



- Maldonado-López, Y. (2007). Ecología evolutiva del árbol *Spondias purpurea*: expresión sexual, herbivoría y defensa química. Tesis de maestría Universidad Nacional Autónoma de México.
- Maldonado-López, Y., Cuevas-Reyes, P., Sánchez-Montoya, G., Oyama, K., & Quesada, M. (2014). Growth, plant quality and leaf damage patterns in a dioecious tree species: is gender important? *Arthropod-Plant Interactions*, 8(4), 241-251.
- Marenco, R. A., Antezana-Vera, S. A., & Nascimento, H. C. S. (2009). Relationship between specific leaf area, leaf thickness, leaf water content and SPAD-502 readings in six Amazonian tree species. *Photosynthetica*, 47(2), 184-190.
- Marquis, R. J. (1984). Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, 226(4674), 537-539.
- Marquis, R. J. (1991). Evolution of resistance in plants to herbivores. *Evolutionary Trends in Plants*.
- McCall, A. C., & Irwin, R. E. (2006). Florivory: The intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*, 9(12), 1351–1365
- Miljković, D., Selaković, S., Vujić, V., Stanisavljević, N., Radović, S., & Cvetković, D. (2018). Patterns of herbivore damage, developmental stability, morphological and biochemical traits in female and male *Mercurialis perennis* in contrasting light habitats. *Alpine Botany*, 0(0), 1–14.
- Ming, R., Bendahmane, A., & Renner, S. S. (2011). Sex Chromosomes in Land Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 62(1), 485–514.
- Moritz, K. K. (2017). Plant sex effects on biotic interactions in dioecious *willow* disease. Swedish University of Agricultural Sciences.
- Moritz, K. K., Björkman, C., Parachnowitsch, A. L., & Stenberg, J. A. (2017). Plant sex effects on insect herbivores and biological control in a *Short Rotation Coppice willow*. *Biological Control*, 115(January), 30–36.
- Mothershead, K., & Marquis, R. J. (2000). Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant–pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology*, 81(1), 30-40.
- Mutikainen, P., & Delph, L. F. (1996). Effects of Herbivory on Male Reproductive Success in Plants. *Oikos*, 75(3), 353.
- Niesenbaum, R. A., & Kluger, E. C. (2006). When studying the effects of light on herbivory, should one consider temperature? The case of *Epimecis hortaria* F.

- (*Lepidoptera: Geometridae*) feeding on *Lindera benzoin* L.(Lauraceae). *Environmental Entomology*, 35(3), 600-606.
- Niesenbaum, R. A., Kluger, E. C., Levy, J. H., Muth, N. Z., & Edwards, M. J. (2008). Increased per capita herbivory in the shade: Necessity, feedback, or luxury consumption? *Écoscience*, 15(2), 182–188.
- Norghauer, J. M., & Newbery, D. M. (2014). Herbivores differentially limit the seedling growth and sapling recruitment of two dominant rain forest trees. *Oecologia*, 174(2), 459–469.
- Obeso, J. R. (2002). The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155(139), 321–348.
- Parmesan, C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 13(9), 1860–1872.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., .& Tennent, W. J. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399(6736), 579.
- Pérez Decelis, M. A. (2013). Proporciones sexuales y dimorfismo sexual en poblaciones naturales de *Fuchsia parviflora*, una especie dioica. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, UMSNH.
- Pickering, C. M. (2000). Sex-specific differences in floral display and resource allocation in Australian alpine dioecious *Aciphylla glacialis* (Apiaceae). *Australian Journal of Botany*, 48(1), 81–91.
- Prince, P. (2002). Species interactions and the evolution on biodiversity. *Evolutionary*, 3–25.
- Queenborough, S. A., Burslem, D. F. R. P., Garwood, N. C., & Valencia, R. (2007). Determinants of biased sex ratios and inter-sex costs of reproduction in dioecious tropical forest trees. *American Journal of Botany*, 94(1), 67–78.
- Quesada, M., & Uribe-mu, C. A. (2006). Preferences , patterns and consequences of branch removal on the dioecious tropical tree *Spondias purpurea* ( Anacardiaceae) by the insect borer *Oncideres albomarginata* chamela ( Cerambycidae ). *Oikos*, 3, 691–697.
- Ramachandran, R. (1987). Influence of host-plants on the wind dispersal and the survival of an Australian geometrid caterpillar. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 44(3), 289–294.

- Retuerto, R., Lena, B. Fe., & Obeso, J. R. (2006). Changes in Photochemical Efficiency in Response to Herbivory and Experimental Defoliation in the Dioecious Tree *Ilex aquifolium*. *International Journal of Plant Sciences*, 167(2), 279–289.
- Retuerto, R., Rodríguez- Rolloa, S., Fernández-Lema, B. & Obeso, J. R. (2003). Respuestas compensatorias de plantas en situaciones de estrés. *Revista Ecosistemas*, 12(1).
- Reyes, J.M. & Martínez, D. (2001). La plasticidad de las plantas. *Elementos*, 8(1).
- Ribeiro-Mendes, H. N., Marques, E. S. A., Silva, I. M., & Fernandes, G. W. (2002). Influence of host-plant sex and habitat on survivorship of insect galls within the geographical range of the host-plant. *Tropical Zoology*, 15(1), 5–15.
- Roberts, M. R., & Paul, N. D. (2006). Seduced by the dark side: integrating molecular and ecological perspectives on the influence of light on plant defense against pests and pathogens. *New Phytologist*, 170, 677–699.
- Roy, D. B., & Sparks, T. H. (2000). Phenology of British butterflies and climate change. *Global change biology*, 6(4), 407-416.
- Sakai, A. K., & Weller, S. G. (1999). Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants: A review of Terminology, Biogeographic Patterns, Ecological Correlates, and Phylogenetic Approaches. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*, 1–31.
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2010). Herbivory on temperate rainforest seedlings in sun and shade: Resistance, tolerance and habitat distribution. *PLoS ONE*, 5(7), 1–7.
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2012). Herbivores Modify Selection on Plant Functional Traits in a Temperate Rainforest Understory. *The American Naturalist*, 180(2), E42–E53.
- Selaković, S., Vujić, V., Stanisavljević, N., Jovanović, Ž., Radović, S., & Cvetković, D. (2017). Ontogenetic stage, plant vigor and sex mediate herbivory loads in a dioecious understory herb. *Acta Oecologica*, 85(October), 184–190.
- Shafiee-Hajiabad, M., Novak, J., & Honermeier, B. (2015). Characterization of glandular trichomes in four *Origanum vulgare* L. accessions influenced by light reduction. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 88(January), 300–307.
- Smith T. M & Smith R. L. (2007). Capítulo 13 Competencia interespecífica. en *Ecología*. 6ª edición Madrid, España. Pearson Education, S. A. 272-277
- Speight, M. R., Hunter, M. D., & Watt, A. D. (1999). Ecology of insects: concepts and

applications. Blackwell Science Ltd. 350

- Stephen H. Bullock. (1984). Biomass and nutrient allocation in a neotropical dioecious palm. *Oecologia*, 63(3), 426–428.
- Strauss, S. Y., & Agrawal, A. A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(5), 179–185.
- Suzuki, N., Rivero, R. M., Shulaev, V., Blumwald, E., & Mittler, R. (2014). Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*, 203(1), 32–43.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2010). Responses and adaptations to abiotic stress. *Plant Physiology*, 5, 755–778.
- Takafumi, H., Kawase, S., Nakamura, M., & Hiura, T. (2010). Herbivory in canopy gaps created by a typhoon varies by understory plant leaf phenology. *Ecological Entomology*, 35(5), 576–585.
- Tsuji, K., & Ohgushi, T. (2018). Florivory indirectly decreases the plant reproductive output through changes in pollinator attraction. *Ecology and Evolution*, 8(5), 2993–3001.
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 237–257.
- Valladares, F., Laanisto, L., Niinemets, Ü., & Zavala, M. A. (2016). Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. *Plant Ecology and Diversity*, 9(3), 237–251.
- Varga, S., Nuortila, C., & Kytöviita, M. M. (2013). Nectar Sugar Production across Floral Phases in the Gynodioecious Protandrous Plant *Geranium sylvaticum*. *PLoS ONE*, 8(4), 1–6.
- Vasconcelos, H. L., Vilhena, J. M. S., & Caliri, G. J. A. (2000). Responses of ants to selective logging of a central Amazonian forest. *Journal of Applied Ecology*, 37(3), 508–514.
- Vaughton, G., & Ramsey, M. (2011). Reproductive allocation and costs in gynodioecious *Leucopogon melaleuroides* (Ericaceae): Implications for the evolution of gender dimorphism. *Plant Biology*, 13(6), 888–895.
- Wagner, G. J., Wang, E., & Shepherd, R. W. (2004). New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome. *Annals of Botany*, 93(1), 3–11.
- Wang, J., Zhang, C., Zhao, X., & von Gadow, K. (2013). Reproductive allocation of two dioecious *Rhamnus* species in temperate forests of Northeast China. *IForest*, 7(1),

25–32.

- Watson, M. A. (1995). Sexual differences in plant developmental phenology affect plant-herbivore interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, *10*(5), 180–182.
- Willott, S. J. (1999). The effects of selective logging on the distribution of moths in a Bornean rainforest. *Changes and Disturbance in Tropical Rainforest in South-East Asia*, *354*, 59–66.
- Wise, M. J., & Abrahamson, W. G. (2005). Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos*, *109*(3), 417–428.
- Wright, V. L., & Dorken, M. E. (2014). Sexual dimorphism in leaf nitrogen content but not photosynthetic rates in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae). *Botany*, *92*(2), 109–112.

**CAPITULO 1. PATRONES DE  
HERBIVORÍA EN *Fuchsia parviflora* UNA  
ESPECIE DIOICA**

## RESUMEN

Se ha propuesto que la herbivoría diferencial entre sexos (generalmente sesgada a machos) está relacionada con la asignación de recursos entre el crecimiento, reproducción y defensa. En este estudio se evaluaron los niveles de herbivoría y defensas mecánicas entre sexos del arbusto *Fuchsia parviflora*, una especie dioica endémica de México, en poblaciones naturales durante diferentes etapas de su fenología, así como su relación con la inversión en reproducción y crecimiento en ambos sexos. Se evaluó si herbívoros especialistas y generalistas tienen alguna preferencia por un sexo, mediante un experimento de cafetería. Finalmente se evaluó si la incidencia lumínica y defensas mecánicas se relacionan con los niveles de herbivoría. No se encontraron diferencias entre sexos, excepto en una población, en donde las hembras tuvieron mayores niveles de herbivoría, esto coincide con la preferencia del herbívoro especialista hacia las hembras en un experimento de cafetería. Octubre fue el mes de mayor herbivoría ( $F_{,4} = 49.8, p < 0.0001$ ), coincide con el pico de fructificación. Mientras menor disponibilidad lumínica tanto la proporción de hojas con herbivoría ( $r^2 = 0.10, p < 0.001$ ) como la proporción del área foliar removida ( $r^2 = 0.12, p < 0.001$ ) fue menor. Las hembras tuvieron mayor biomasa foliar y reproductiva, en general las plantas más grandes (con más hojas) tuvieron menores niveles de herbivoría, y las plantas con mayor biomasa reproductiva tuvieron mayores niveles de herbivoría, sin diferir entre sexos en la relación. Los resultados sugieren que no existe un claro sesgo en los niveles de herbivoría hacia algún sexo, sin embargo, es probable que las hembras sean más atacadas, al tener posibles mecanismos de tolerancia (i.e. compensación en la producción de hojas), no sea fácilmente detectable. Finalmente, existe una gran variación espacial y temporal en los niveles de herbivoría, lo cual podría estar relacionado con las condiciones microclimáticas en las poblaciones.

Palabras clave: dioicismo; folivoría; aretillo; tricomas; biomasa.

## ABSTRACT

In dioecious species, sex-biased herbivory (generally male-biased) is commonly related to resource allocation between growth, reproduction and defense. Herbivory intensity and mechanical defenses among genders were evaluated in populations of *Fuchsia parviflora*, a dioecious shrub endemic from Mexico during different phenological stages, and were related with growth and reproductive allocation in both genders. Besides, whether specialist or generalist herbivores have a preference for a particular gender through a cafeteria experiment were evaluated, and whether the light incidence was related to herbivory intensity. No differences were detected among genders, except in one population where females had higher levels of herbivory, which agree with the specialist herbivore preference. In October a greater herbivory intensity was detected ( $F_{,4} = 49.8$ ,  $p < 0.0001$ ), and was related to the fructification peak in females. While lower light availability both the proportion of leaves with herbivory ( $r^2 = 0.10$ ,  $p < 0.001$ ) and the proportion of leaf area removed ( $r^2 = 0.12$ ,  $p < 0.001$ ) was lower. Females had higher foliar and reproductive biomass, but in general, bigger plants (with more leaves) had lower levels of herbivory, but plants with more reproductive biomass had higher levels of herbivory, without differ between genders in the relationship. Results suggest that there is no clear bias in the levels of herbivory towards any sex, however, it is likely that the females are more attacked, but having possible tolerance mechanisms (i.e. compensation in the production of leaves), is not easily detectable. Finally, there is a large spatial and temporal variation in the levels of herbivory, which could be related to the micro-climatic conditions in the populations.

Keywords: Dioicisism; folivory; aretillo; trichomes; biomass



### 3. INTRODUCCIÓN

Las plantas dioicas además de diferir en caracteres relacionados con su sistema reproductivo (caracteres sexuales primarios), pueden mostrar diferencias entre sexos tanto en caracteres sexuales secundarios como en rasgos relacionados con su ecología (Sakai y Weller, 1999; Barret y Hough, 2013). Tal vez la característica más obvia es el dimorfismo sexual que existe en el tamaño de las flores (Delph et al., 1996) donde las femeninas son generalmente más pequeñas y poseen menos recompensas que las masculinas (Charlesworth, 1993; Ashman et al., 2005; Varga et al., 2013). Sin embargo, existen diferencias entre sexos en otras características menos obvias como la fenología, tasa de crecimiento, mortalidad, despliegue floral, gremios de visitantes florales y volumen y concentración del néctar, por mencionar algunas (Dzhaparidze, 1969; Obeso, 2002, Stehlik y Barrett, 2005, Ashman, 2009, Field et al., 2012, González et al., 2018). Así como diferencias intersexuales en rasgos relacionados con interacciones bióticas como la competencia, la herbivoría y el parasitismo (Ågren et al., 1999).

La herbivoría diferencial entre sexos (generalmente sesgada hacia machos) ha sido ampliamente documentada en la literatura (Jing y Coley, 1990; Feller et al., 2002; Retuerto et al., 2006; Litto et al., 2015), y se ha sugerido que los patrones actuales de herbivoría en distintas especies de plantas podrían estar relacionados con los sesgos entre sexos en poblaciones ginodioicas ancestrales, a partir de las cuales evolucionaron (Avila-Sakar y Romanow, 2012). Bajo este escenario, las hembras tendrían menores niveles de herbivoría ya que podría haber una compensación en su adecuación al reasignar más recursos a la defensa mediante la liberación de la función masculina (Ashman, 2002). En este caso la defensa tendría que ser mediante resistencia a través de rasgos que pudieran reducir los niveles de herbivoría (engrosamiento de la cutícula, presencia de tricomas, espinas y cristales de sílice, metabolitos secundarios, bajo contenido nutricional en las

hojas, etc; del Val, 2012). Tras la evolución de los sexos separados, los rasgos defensivos pudieron evolucionar de forma diferente y eventualmente llegar a estar ligados con el sexo (Ming, et al., 2011). Esto dependería de los costos y beneficios de la asignación de recursos al crecimiento, reproducción y defensa (Barrett y Hough, 2012), donde las preferencias y la condición de los herbívoros estarían mediados por los rasgos nutricionales, las características físicas y las defensas químicas de las plantas hospederas masculinas y femeninas (Fritz et al., 2003).

La herbivoría sesgada también puede ser una consecuencia de los patrones de asignación de recursos diferenciales entre los sexos una vez que se separaron a partir de un ancestro ginodioico (Avila-Sakar y Romanow, 2012). Bajo este escenario se espera que las hembras tengan menores niveles de herbivoría debido a la ventaja selectiva que les pueden ofrecer los rasgos que reducen el ataque por herbívoros para compensar el mayor costo de reproducción (Jing y Coley, 1990). Las hembras, en comparación con los machos, pueden crecer más lentamente al invertir más en su reproducción (producción de flores, frutos y semillas) que, en el crecimiento, y por lo tanto el costo de la pérdida de tejido sería mayor por lo que invertirían más en defensas químicas y/o estructurales (Delph y Meagher, 1995; Lloyd y Webb, 1997; Delph, 1999; Vaughton y Ramsey, 2011, Wang et al., 2013). Sin embargo, si las hembras reasignan más recursos a la tolerancia (e. g. activación de meristemas apicales) para mitigar los efectos negativos del daño por herbívoros, las hembras tendrían mayores niveles de herbivoría (Strauss y Agrawal, 1999), aunque la relación entre la tolerancia y la tasa de crecimiento no es clara (Wise y Abrahamson, 2005).

Aunque hay evidencia de que la asignación reproductiva es mayor en hembras, también se ha sugerido que, tras la separación de sexos, los mecanismos fisiológicos involucrados en la adquisición y asignación de recursos evolucionó de tal forma que se minimizaron

las diferencias en el esfuerzo reproductivo entre sexos (Watson, 1995; Avila-Sakar y Romanow, 2012;). Por ejemplo, las hembras necesitan carbono adicional para la producción de frutos y semillas, pero al mismo tiempo, los machos requieren mayores cantidades de nitrógeno para la producción de polen (Harris y Pannell, 2008, Lankinen et al., 2013). De igual manera, la función reproductiva masculina puede ser costosa en términos de requerimiento de nitrógeno (Wright y Dorken, 2014), e incluso en algunas especies se ha probado que los machos pueden tener muchas más veces flores que las hembras, compensando el costo de la producción de frutos (Queenborough et al., 2007). Alternativamente, si la mayoría de los recursos se asignan a la reproducción en hembras, podrían asignar menos recursos no solo al crecimiento, sino también a la defensa (Avila-Sakar y Romanow, 2012).

Actualmente se piensa que las hembras han desarrollado una mayor resistencia que los machos, y los trabajos donde se han estudiado los patrones de herbivoría en plantas dioicas indican que generalmente los machos tienen mayores proporciones de hojas consumidas, por lo que se ha sugerido que la herbivoría sesgada hacia machos es un patrón generalizado en las plantas dioicas (Agren et al., 1999, Cornelissen y Stiling 2005). Sin embargo, en algunos estudios se ha encontrado que las hembras tienen mayores niveles de herbivoría (Straus, 1990; Ahman, 1997; Faría y Fernandes, 2001; Cobb et al., 2002; Cibils et al., 2003; González et al., 2003; García y Canon, 2015; Selacovik et al. 2017) y en otros no han encontrado diferencias (Hjältén, 1992; Herrera, 1998; Mendes et al., 2001; Hendricks y Collier, 2003; Bañuelos et al. 2004; Uribe y Quesada, 2006; Moritza et al., 2017). La generalización de que los machos presentan mayores niveles de herbivoría (basada en revisiones de la literatura) ha recibido algunas críticas (Avila-Sakar y Romanow, 2012), entre estas se encuentran: a) en algunas especies podría no haber diferencias entre sexos, sin embargo, es más probable publicar resultados significativos

vs no-significativos; b) la mayoría de los estudios se han hecho en zonas templadas y menos en los trópicos donde habita la mayoría de las especies dioicas; c) existen sesgos taxonómicos hacia estudios en ciertas familias y también la mayoría de estudios se han hecho en plantas leñosas y pocos en herbáceas; d) pocos estudios han cuantificado los rasgos defensivos, las tasas de crecimiento y el esfuerzo reproductivo, para poder comprender mejor los patrones de herbivoría encontrados entre machos y hembras; e) pocas veces se ha tomado en cuenta la etapa fenológica en la cual se encuentran las plantas al momento de evaluar la intensidad de la herbivoría, lo cual es importante ya que los patrones de asignación de recursos para el crecimiento y la reproducción podrían diferir entre etapas y por lo tanto los patrones de herbivoría (Watson, 1995).

Por otro lado, las plantas experimentan muchos factores de estrés como puede ser la competencia en su medio por agua, luz, nutrientes en suelo y modificación del hábitat, entre otras (Elemans, 2004; Kersch y Fonseca, 2005, Bartwal et al., 2013; Norghauer y Newbery, 2014; Suzuki et al., 2014, Valladares et al., 2016; Miljkovi et al., 2018), lo que puede alterar sus interacciones con otros organismos. Sin embargo, uno de los factores que más influye en la dinámica de la interacción planta-herbívoro es la luz (Kersch y Fonseca, 2005, Norghauer y Newbery, 2014; Valladares et al., 2016; Miljkovi et al., 2018). Se ha encontrado que las plantas pueden sufrir mayor daño en hábitats expuestos al sol (Salgado Luarte y Gianoli, 2010, 2012; Takafumi et al., 2010) o, inversamente en la sombra (Niesenbaum y Kluger, 2006; Muth et al., 2008). Se ha visto que, en áreas taladas, las plantas del sotobosque tienen mayor herbivoría debido a que la mayor incidencia lumínica aumenta la producción de hojas, lo que resulta en una mayor atracción para los herbívoros (Darrigo et al., 2018). Por el contrario, la disponibilidad de luz puede influir en los rasgos foliares de las plantas, ya que las hojas producidas a la sombra son más delgadas, más suaves, con mayor contenido de nitrógeno y agua, por lo

que serían más atractivas para los herbívoros que las hojas expuestas a la luz solar (Roberts y Paul, 2006; Barbehenn y Constable, 2011). Además, se esperaría que las plantas en hábitats sombreados tengan una menor producción de metabolitos secundarios a base de carbono y, en consecuencia, niveles más bajos de defensa química (Roberts y Paul, 2006; Valladares y Niinemets, 2008; Barbehenn y Constable, 2011). La mayoría de los estudios que analizan las consecuencias biológicas de las alteraciones del hábitat se han concentrado en cambios fisiológicos, en procesos biogeoquímicos, y en cambios en la riqueza o abundancia de especies, (Guevara y Dirzo, 2012) y mucho menos en interacciones en plantas dioicas.

En este estudio se compararon los niveles de herbivoría y las defensas mecánicas (tricomas) entre sexos en poblaciones naturales del arbusto *Fuchsia parviflora* durante diferentes etapas fenológicas y se relacionaron con la inversión en reproducción y crecimiento en ambo sexos. Además, se evaluó si los herbívoros tienen alguna preferencia por un sexo en particular mediante un experimento de cafetería y finalmente se evaluó si la incidencia lumínica, o defensas mecánicas se relacionan con los niveles de herbivoría. Si las hembras invierten más recursos en la reproducción, podrían presentar una menor calidad nutricional en hojas, mayor inversión en defensa mecánica y por lo tanto se espera menor daño por herbívoros que en los machos, quienes al invertir menos en la reproducción y más en crecimiento presentarán mayores niveles de herbivoría y menores niveles de defensa mecánica. Sin embargo, si los machos invierten menos recursos en la reproducción, podrían tener más recursos asignados a la defensa, y por lo tanto, tendrían menores niveles de herbivoría. Independientemente del sexo se esperan mayores niveles de herbivoría en las etapas de la fenología donde hay mayor energía invertida (producción de flores y frutos). Por otro lado, la disponibilidad de luz puede influir en los niveles de herbivoría, independientemente del sexo de las plantas, donde los sitios con menor

disponibilidad de luz presentarán mayores niveles de herbivoría debido a que las hojas producidas bajo la sombra son más delgadas, más suaves, y con mayor contenido de nitrógeno y agua por lo que serían más atractivas para los herbívoros que las expuestas a la luz solar.

## 4. MÉTODOS

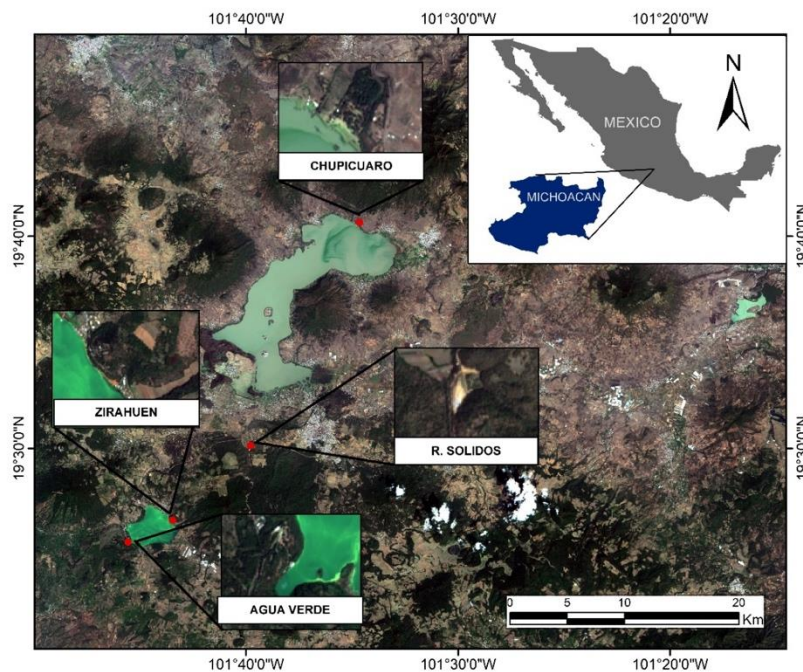
### 4.1. Sistema de estudio

El género *Fuchsia* pertenece a la familia Onagraceae dentro del orden Myrtales, cuenta con aproximadamente 110 especies en su mayoría arbustivas, sus flores son polinizadas principalmente por colibríes y es el único género de esta familia que presenta bayas carnosas (Berry et al., 2004). La mayoría de las especies se concentran en Sudamérica y el resto se distribuyen en México, América Central, La Española, el sureste de Brasil, el sur de los Andes y el Pacífico sur. *Fuchsia parviflora* es una especie endémica de México que se encuentra únicamente en cañadas de bosque de Pino-Encino entre los 1500 – 2500 m s.n.m., dentro de la Sierra Madre Occidental y en la parte oeste del Eje Neovolcánico Transversal, abarcando los estados de Michoacán, Guerrero, Jalisco, Nayarit y el Estado de México. Es un arbusto dioico de 1.5 – 4 m, polinizado principalmente por colibríes y abejas (Breedlove, 1969; González et al., 2018). Tiene flores tubulares de color rojo, siendo más pequeñas en las hembras (3.2 – 5.7 mm de largo) que en los machos (8.5 – 11.2 mm; Álvarez et al., 2014). Tiene hojas opuestas, oblanceoladas a ovadas (30 – 75 mm de largo), pubescentes (tricomas o pelos) en ambas superficies. Los tricomas podrían funcionar como defensas mecánicas (Breedlove, 1969). Sus frutos son bayas de 4 – 7mm, redondeadas y tienen de 14 – 20 semillas pequeñas de 1.9 – 2.3 mm de largo. En cuanto a la proporción sexual, algunas poblaciones presentan un sesgo hacia plantas macho (Pérez- Decelis, 2013). Por otro lado, el ciclo fenológico de esta planta se compone de 7

meses de floración (de junio a diciembre, González et al., 2018), 3 meses de fructificación (agosto a diciembre) y 3 meses de defoliación (enero a marzo), siendo agosto el pico de la floración, octubre el pico de la producción de frutos y marzo el mes en el cual las plantas pierden las hojas parcial o totalmente. También por observaciones en campo esta especie es consumida por orugas de mariposa, pero aún no hay información al respecto sobre la especie.

#### 4.2. Sitio de Estudio

Se localizaron cuatro poblaciones de *Fuchsia parviflora* en el centro de Michoacán dentro del Eje Neovolcánico Transversal. Las poblaciones están situadas dentro de tres municipios: Pátzcuaro (Residuos Sólidos), Salvador Escalante (Agua verde y Zirahuén), y Quiroga (Chupícuaro) que forman parte de la Cuenca del lago de Pátzcuaro y la Cuenca del lago de Zirahuén (Figura 1).



**Figura 1.** Mapa del área de estudio en el que se muestra a cada una de las poblaciones ubicadas en la cuenca del lago de Pátzcuaro y la cuenca del lago de Zirahuén en el estado de Michoacán.

### **4.3. Trabajo de campo**

En cada población se marcaron 20 hembras y 20 machos de 1 a 4 metros de altura. Los niveles de herbivoría se cuantificaron mediante la proporción de hojas con herbivoría y mediante la proporción del área foliar removida por herbívoros. Para estimar la proporción de herbivoría, en cada planta se contó el número total de hojas y el total de hojas con herbivoría, es decir aquellas que presentaran algún tipo de masticación (agujeros o fragmentos faltantes del borde de la hoja) o esqueleto (mordeduras sin tocar la nervadura de la hoja). Para estimar el número total de hojas en plantas mayores a dos metros se contó el número de hojas en una rama multiplicando este número por el número total de ramas. Los conteos se realizaron durante cinco etapas de la fenología en el año 2017 aproximadamente cada dos meses: antes de la floración (junio), durante el pico de floración (agosto), durante el pico de fructificación (octubre), después de la fructificación y floración (enero) y durante el periodo de pérdida de hojas (marzo). En cada uno de los censos también se contó el número de flores por planta y el número de frutos.

Para determinar la proporción del área foliar removida se colectaron 10 hojas con herbivoría por planta elegidas al azar, las cuales fueron colocadas en bolsas ziploc y transportadas al laboratorio en una hielera. Estas hojas fueron escaneadas para calcular el área total removida por planta utilizando el programa Image J. Durante el año 2018 se tomaron nuevamente los datos de proporción de herbivoría y del área removida, únicamente en el mes de octubre, al ser el mes de mayor herbivoría en el 2017. En este período se colectaron los posibles herbívoros para su identificación y posterior uso en el experimento de cafetería.

En campo, se tomaron datos de luminosidad al lado de cada planta durante agosto y octubre del 2017. Para esto se utilizó un luxómetro del cual se obtuvo la cantidad de luminosidad (LUX (lumen/m<sup>2</sup>)) que recibe cada una de las plantas bajo el sotobosque.



Estas mediciones se realizaron en días despejados durante el mismo periodo (9:00-12:00 h).

La densidad de tricomas se estimó solamente en hojas jóvenes aproximadamente de dos meses de edad, debido a que se observó que son las únicas que los presentan. Para ello se colectó una hoja de 10 plantas macho y 10 plantas hembra de cada una de las poblaciones y se contó el número de tricomas presentes en un cuadro de 1 x 1cm, tanto en el haz como envés con ayuda de una lupa.

Para estimar la biomasa total en cada sexo, así como la biomasa foliar y reproductiva se colectaron 2 flores, 2 frutos y 2 hojas de 10 plantas hembra y 10 macho de cada población, las cuales fueron pesadas el día de la colecta. Para estimar la biomasa total, primero se obtuvo el promedio del peso de las hojas, flores y frutos por sexo y por población y se multiplicó por el número total de hojas, flores y frutos de cada planta en cada censo. Para estimar la biomasa foliar, se multiplicó el peso promedio de las hojas por el total de hojas por planta. Para estimar la biomasa reproductiva, en machos se multiplicó el peso promedio de las flores por el total de flores por planta y en hembras se consideró tanto el peso de las flores como el peso de los frutos en total por planta.

#### **4.4. Experimento de cafetería**

En octubre del 2018 se colectaron en campo 10 orugas de una mariposa no identificada pero reconocida como el herbívoro principal de *F. parviflora* y 10 grillos generalistas (familia: Pyrgomorphidae) que también fueron observados alimentándose de hojas de la especie de estudio. Antes del experimento, las orugas y los grillos se dejaron sin alimento durante 12 horas. Después, las larvas fueron colocadas en cajas Petri con papel filtro húmedo para mantener un poco de humedad y los grillos en frascos con orificios en las tapas. En cada caja o frasco se colocó una larva o grillo con dos hojas aproximadamente

del mismo tamaño, una hoja de una planta hembra y otra de una planta macho de plantas previamente extraídas del campo (5 machos y 5 hembras) y mantenidas en macetas. Las hojas fueron cortadas con un bisturí y colectadas con pinzas y guantes para evitar cualquier contacto que pudiera tener algún efecto en la preferencia de los herbívoros y fueron colocadas en los extremos de la caja Petri y el frasco. Las orugas y los grillos fueron colocados en el centro y se observaron hasta que elegían alguna de las dos hojas. Una vez observada la elección de los insectos se les dejó alimentarse de las hojas para calcular el área total removida. A cada una de las orugas y los grillos se les ofrecieron hojas de una planta hembra y una macho diferentes cada día durante 5 días, de manera que cada individuo eligió hojas de 5 plantas diferentes.

#### **4.5. Análisis estadísticos**

Para determinar si existen diferencias en la proporción de hojas con herbivoría y la proporción de área removida entre machos y hembras y entre las diferentes etapas fenológicas, se aplicó un modelo lineal mixto. El modelo incluyó el efecto del sexo, población y etapa fenológica (mes en el que se tomaron los datos), así como las interacciones de dos y tres vías como factores fijos, la planta se consideró como factor aleatorio. La proporción de hojas con herbivoría y la proporción del área removida fueron las variables dependientes. Los datos de proporción de hojas con herbivoría y proporción de área removida fueron transformados a arco seno para normalizar los datos. Posteriormente se realizó una prueba Tukey HSD para hacer comparaciones múltiples.

En un segundo modelo, se tomaron en cuenta únicamente los datos de los dos años de muestreo en el mes de octubre, que fue el mes con mayor herbivoría durante el 2017. El modelo incluyó el efecto del año, el sexo y la población, así como sus interacciones como factores fijos y la proporción de hojas con herbivoría y la proporción del área removida

como variables dependientes (en dos análisis separados). Posteriormente se realizó una prueba Tukey HSD para hacer comparaciones múltiples.

Para determinar si existe una relación entre los niveles de herbivoría y la cantidad de luz que recibe cada planta, se usó un modelo lineal generalizado (GLM) con una distribución binomial y función logit, donde la cantidad de luz (LUX), el sexo, y la interacción LUX:sexo fueron los factores fijos, y la proporción de hojas con herbivoría y proporción del área removida las variables de respuesta.

Con el objetivo de determinar si existen diferencias en el número de tricomas entre sexos, se hizo un modelo lineal general, tomando en cuenta al sexo, la población y el lado de la hoja (haz, envés) como factores fijos y el número de tricomas como variable de respuesta. El número de tricomas fue transformado a raíz cuadrada para normalizar los datos. Se realizó una prueba Tukey HSD para hacer comparaciones múltiples.

Para determinar si existen diferencias en la inversión en crecimiento y reproducción entre plantas macho y hembra, se hicieron modelos lineales mixtos considerando al sexo, la población y la etapa fenológica como factores fijos, las plantas como factores aleatorios y la biomasa total, foliar y reproductiva como variables dependientes. Para determinar si existe una relación entre los niveles de herbivoría y la inversión en biomasa, se utilizó un GLM con una distribución binomial y función logit, donde la biomasa (total, foliar y reproductiva en distintos modelos) el sexo, y la interacción biomasa:sexo fueron los factores fijos y la proporción de hojas con herbivoría y proporción del área removida las variables de respuesta. Todos los análisis se realizaron en JMP v. 14 (SAS Institute Inc. 2018).

Los datos del experimento de preferencia se analizaron mediante una prueba pareada de t en donde se comparó cuantas veces cada larva y grillo eligieron hojas de plantas

macho y hembra, así como la proporción del área consumida. Estos análisis se hicieron en SPSS v. 21.

## 5. RESULTADOS

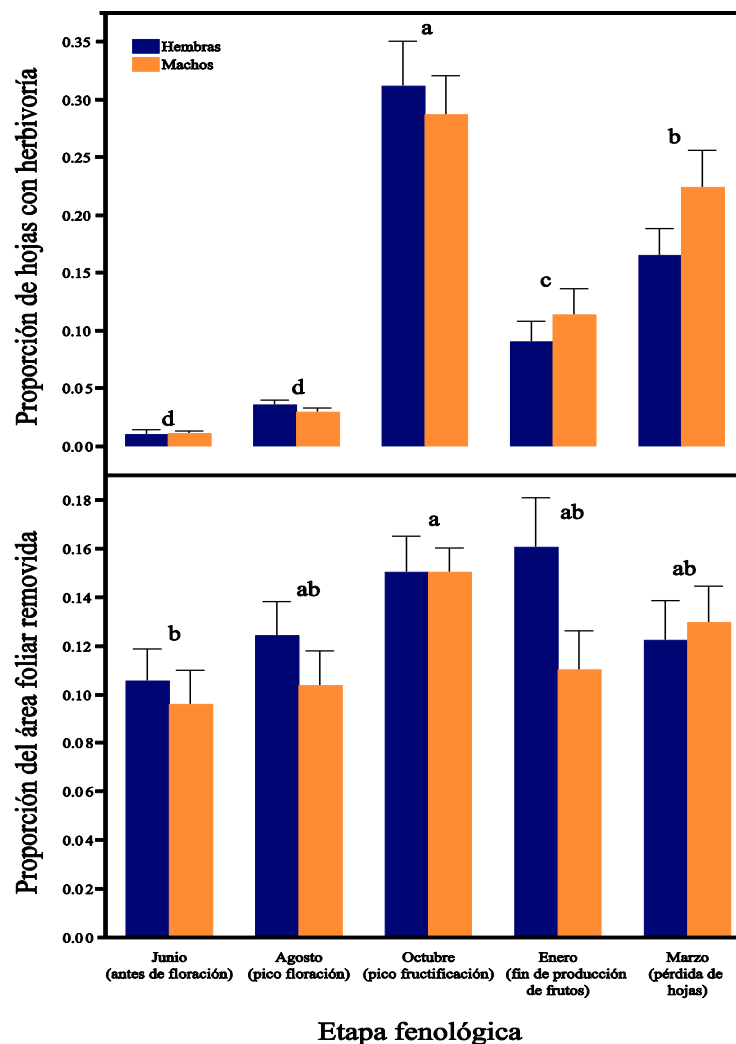
### 5.1. Patrones de herbivoría en plantas hembra y macho a lo largo de la fenología

En los análisis realizados para la proporción de hojas con herbivoría se obtuvieron diferencias significativas entre censos, la interacción población: etapa fenológica y la interacción población: sexo: etapa fenológica (Tabla 1). Sin embargo, no se detectaron diferencias entre sexos ni entre poblaciones. En este análisis se excluyó a la población de Zirahuén ya que no se pudo tener datos a lo largo de toda la fenología debido a que removieron la mayoría de las plantas en el sitio. El censo donde se detectó en promedio una mayor proporción de herbivoría fue en octubre, tanto para hembras (media  $\pm$  DE, de aquí en adelante  $0.31 \pm 0.26$ ) como para machos ( $0.28 \pm 0.25$ ). Durante este censo, se observó mucha variación en el porcentaje de herbivoría: desde plantas que tienen cerca del 10% de hojas con herbivoría hasta el 90%. En contraste, durante junio la herbivoría fue cercana a cero (hembras =  $0.01 \pm 0.02$ ; machos =  $0.01 \pm 0.01$ ; Figura 2). Asimismo, se observa que hubo un incremento en la proporción de hojas con herbivoría desde el primer censo (junio) hasta el tercero (octubre) y después en enero empieza a disminuir. Sin embargo, en marzo, de nuevo hay un incremento en la proporción de hojas con herbivoría (Figura 2). En cuanto a la interacción población: sexo: etapa fenológica, las hembras de la población de Residuos Sólidos fueron las que tuvieron mayor proporción de hojas con herbivoría ( $0.45 \pm 0.33$ ), siendo más del doble que en machos ( $0.22 \pm 0.18$ ).

**Tabla 1.** Resultados de un modelo lineal mixto para: A) Proporción de hojas con herbivoría y B) Proporción de área foliar removida durante la fenología en plantas hembras y machos de *Fuchsia parviflora*. Las diferencias significativas aparecen en negritas.

Fuente	df	F	p
A) Proporción de hojas con herbivoría			
Sexo	1	0.242	0.6229
Población	2	1.852	0.1596
Sexo: población	2	2.016	0.1358
Etapa fenológica	4	49.80	<b>&lt; 0.0001</b>
Sexo: etapa fenológica	4	2.067	0.0839
Población: etapa fenológica	8	1.962	<b>0.0493</b>
Sexo: población: etapa fenológica	8	3.162	<b>0.0017</b>
B) Proporción de área removida			
Sexo	1	1.589	0.2090
Población	2	8.853	<b>0.0002</b>
Sexo: población	2	1.705	0.1845
Etapa fenológica	4	2.896	<b>0.0218</b>
Sexo: etapa fenológica	4	1.292	0.2720
Población: etapa fenológica	8	2.102	<b>0.0342</b>
Sexo: población: etapa fenológica	8	1.624	0.1154

En cuanto a la proporción de área removida hubo diferencias significativas entre poblaciones, etapa fenológica y la interacción población: etapa fenológica (Tabla 1), excluyendo también a la población de Zirahuén. En este caso encontramos que, durante el censo de octubre, tanto para hembras ( $0.14 \pm 0.10$ ) como para machos ( $0.14 \pm 0.07$ ), la proporción del área consumida fue mayor que en junio (hembras =  $0.10 \pm 0.08$ ; machos =  $0.07 \pm 0.09$ ; Figura 2). Se encontraron diferencias significativas entre poblaciones, siendo Residuos Sólidos la población con menor remoción foliar ( $0.09 \pm 0.09$ ) y Agua Verde y Chupícuaro las de mayor remoción (Agua Verde =  $0.13 \pm 0.11$ ; Chupícuaro =  $0.14 \pm 0.1$ ).



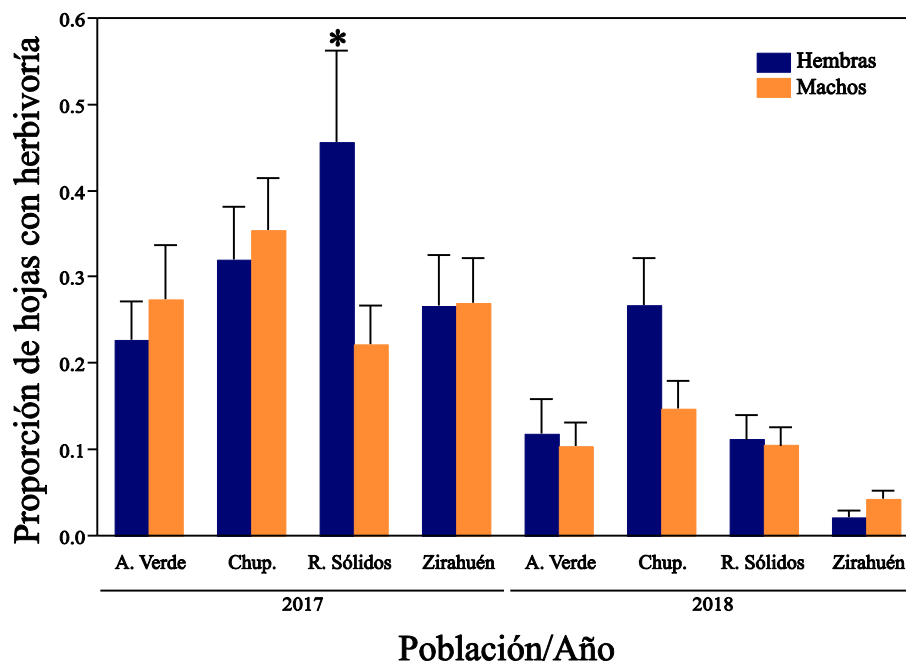
**Figura 2.** Proporción de hojas con herbivoría y proporción del área foliar removida en plantas hembra y macho de *Fuchsia parviflora* a lo largo de la fenología. Los datos representan las medias  $\pm$  DE, y las letras indican diferencias entre etapas fenológicas.

Al comparar la proporción de herbivoría en octubre de ambos años (por haber sido octubre el censo durante el cual se detectó la mayor proporción de herbivoría en 2017), el análisis mostró diferencias significativas para el año, población y la interacción año: población: sexo (Tabla 2). Sin embargo, para la proporción de área removida no se observaron diferencias significativas para ninguno de los factores (Tabla 2). En 2017 se encontró una mayor proporción de hojas con herbivoría en ambos sexos (hembras =  $0.31 \pm 0.26$ ; machos =  $0.28 \pm 0.25$ ) en comparación con 2018 (hembras =  $0.13 \pm 0.18$ ; machos =  $0.09 \pm 0.11$ ; Figura 3). Por otro lado, la única diferencia entre sexos se pudo observar

en la población de Residuos Sólidos en 2017, donde las hembras tuvieron una proporción de herbivoría de más del doble que los machos como se mencionó anteriormente.

**Tabla 2.** Resultados de un modelo lineal general para evaluar el efecto de: A) Proporción de hojas con herbivoría y B) Proporción del área foliar removida entre años en plantas hembras y machos de *Fuchsia parviflora* durante octubre, que fue el censo con mayores niveles de herbivoría durante 2017. Las diferencias significativas aparecen en negritas.

Fuente	df	F	P
A) Proporción de hojas con herbivoría			
Año	1	53.645	<b>&lt;0.0001</b>
Población	3	4.577	<b>0.0038</b>
Año: población	3	1.190	0.3135
Sexo	1	2.471	0.1170
Año: sexo	1	0.109	0.7405
Población: sexo	3	2.017	0.1115
Año: población: sexo	3	2.956	<b>0.0327</b>
B) Proporción del área foliar removida			
Año	1	3.696	0.0555
Población	3	1.925	0.1254
Año: población	3	1.253	0.2906
Sexo	1	0.081	0.7758
Año: sexo	1	0.020	0.8867
Población: sexo	3	0.793	0.4986
Año: población: sexo	3	0.089	0.9656



**Figura 3.** Proporción de hojas con herbivoría entre plantas hembra y macho y entre poblaciones de *Fuchsia parviflora* durante octubre de ambos años (el mes con mayor herbivoría en 2017). Los datos representan las medias  $\pm$  DE y el asterisco representa diferencias significativas entre machos y hembras en una población. A. Verde = Agua Verde; Chup. = Chupícuaro; R. Sólidos = Residuos Sólidos.

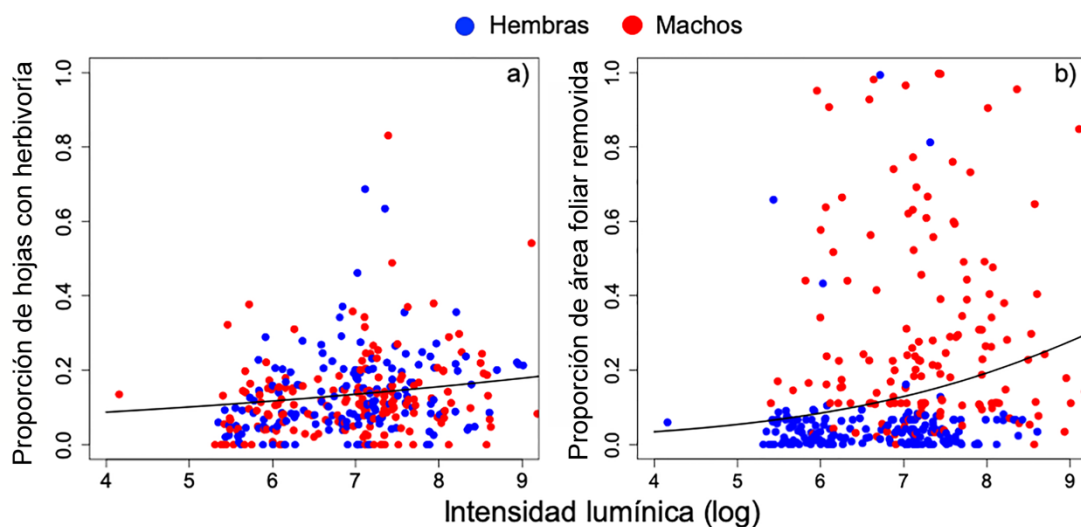
## 5.2. Relación entre los niveles de herbivoría e incidencia de luz

Se encontró que los niveles de herbivoría, tanto en la proporción de hojas con herbivoría como en la proporción del área foliar removida, respondió positivamente a la intensidad lumínica (Tabla 3, Figura 4). La pendiente fue de mayor magnitud para el caso del porcentaje de área foliar removida, en comparación con la proporción de hojas con herbivoría, lo que indica que mientras mayor cantidad de luz recibe una planta se incrementa la proporción de área removida más que la proporción de hojas con herbivoría. No se encontraron diferencias entre sexos para ninguna de las medidas de intensidad de herbivoría (Tabla 3, Figura 4).



**Tabla 3.** Resultados de un modelo lineal generalizado (GLM), para comparar la respuesta de la herbivoría a la intensidad lumínica (LUX) en hembras y machos de *Fuchsia parviflora*: A) proporción de hojas con herbivoría y B) proporción del área foliar removida. Se presentan los estadísticos grados de libertad (df), valor de  $\chi^2$ , valor de probabilidad ( $P$ ) y el porcentaje de devianza ( $r^2$ ) explicada por cada término y por todo el modelo. Los términos no significativos (ns) fueron removidos del modelo final.

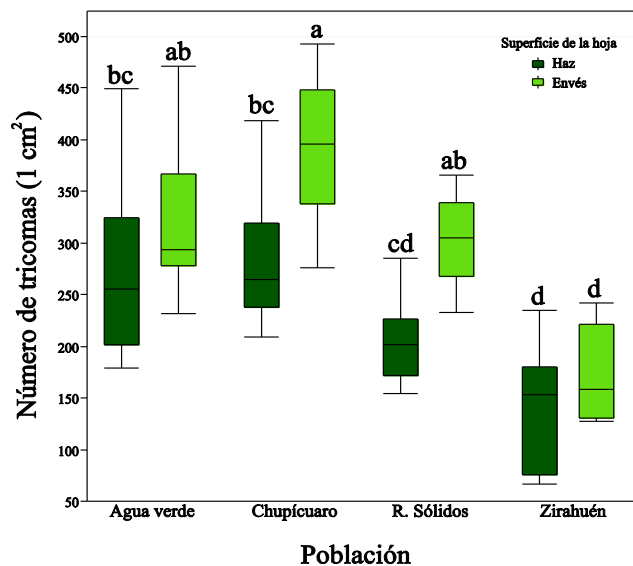
	df	$\chi^2$	$p$	$r^2$
<b>A) Proporción de hojas con Herbivoría</b>				
Lux	1	10.3	<0.001	0.10
Sexo	1	0.1	ns	
Lux: Sexo	1	0.8	ns	
				$r^2 = 0.10$
<b>B) Proporción del área foliar removida</b>				
Lux	1	10.8	<0.001	0.12
Sexo	1	0.1	ns	
Lux: Sexo	1	0.3	ns	
				$r^2 = 0.12$



**Figura 4.** Efecto de la intensidad lumínica sobre a) proporción de hojas con herbivoría y b) proporción del área foliar removida en individuos macho y hembra de *Fuchsia parviflora*. Las líneas de tendencia representan las predicciones obtenidas con base en el GLM. Se presenta una sola línea, ya que el modelo indicó respuesta similar entre sexos.

### 5.3. Defensas mecánicas

No hubo diferencias significativas en el número de tricomas entre sexos, pero sí entre poblaciones ( $F_{3, 32} = 18.43$ ,  $P < 0.0001$ ), entre el lado de la hoja ( $F_{1, 35} = 69.870$ ,  $P < 0.001$ ), y en la interacción población: lado ( $F_{3, 35} = 4.29$ ,  $P < 0.05$ ; Figura 5). El número de tricomas tanto en el haz como en el envés fue mayor en la población de Chupícuaro (haz =  $284 \pm 68$ ; envés =  $392 \pm 0.04$ ) en comparación con Zirahuén, que tuvo el menor número de tricomas (haz =  $139 \pm 68$ ; envés =  $174 \pm 46$ ; Figura 5), y el envés tiene en promedio más tricomas.



**Figura 5.** Número de tricomas en un  $\text{cm}^2$  en el haz y el envés de las hojas de plantas hembra y macho de *Fuchsia parviflora* en las cuatro poblaciones de estudio. Las gráficas de caja muestran la distribución de los valores para plantas femeninas y masculinas dentro de cada población: la barra gruesa indica la mediana (percentil 50), la caja indica los percentiles 25 y 75, y la barra delgada indica los percentiles 10 y 90.

### 5.4. Inversión en crecimiento y reproducción entre sexos y su relación con los niveles de herbivoría

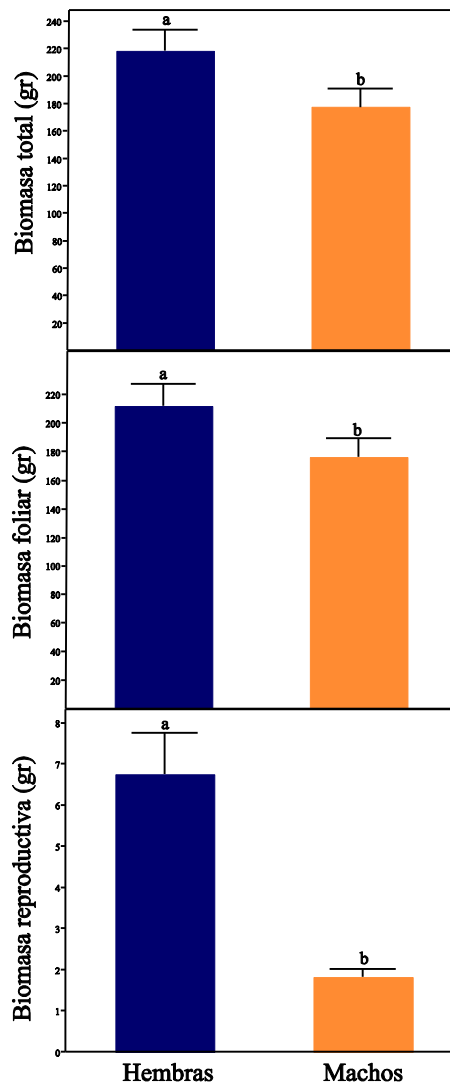
Se encontraron diferencias significativas tanto en la biomasa total como en la biomasa foliar entre sexos, poblaciones, etapas fenológicas y en la interacción población: etapa fenológica. La biomasa total y foliar fue mayor en hembras (biomasa total,  $248 \pm 302$  g;

biomasa foliar,  $241 \pm 299$  g) en comparación con los machos (biomasa total,  $201 \pm 268$  g;  $199 \pm 268$  gr; Figura 6). Las plantas de Chupícuaro tuvieron mayor biomasa total (hembras=  $387 \pm 402$  gr; machos=  $357 \pm 368$  gr) comparadas con las plantas de las poblaciones de Agua verde (hembras=  $176 \pm 174$  gr; machos=  $103 \pm 132$  gr) y Residuos sólidos (hembras=  $155 \pm 184$  gr; machos=  $140 \pm 159$  gr). Finalmente, la biomasa total y foliar se fue reduciendo a lo largo de la fenología de junio a marzo, debido a la pérdida natural de hojas.

En el caso de la biomasa reproductiva (flores para machos y flores + frutos para hembras) se encontraron diferencias significativas entre sexos, etapa fenológica y en las interacciones etapa fenológica: sexo, población: etapa fenológica y sexo: población: etapa fenológica (Tabla 4). La biomasa reproductiva fue mayor en hembras ( $7.22 \pm 18.9$  g) que en machos ( $1.88 \pm 3.84$  gr; Figura 6) y mayor en los meses de octubre (hembras=  $21.4 \pm 38.8$  gr; machos=  $3.17 \pm 4.07$ gr) y agosto (hembras=  $6.64 \pm 11.9$  gr; machos=  $3.54 \pm 5.96$  gr).

**Tabla 4.** Resultados de un modelo lineal mixto para: A) biomasa total, B) biomasa foliar y C) biomasa reproductiva en plantas hembras y machos de *Fuchsia parviflora*. Las diferencias significativas aparecen en negritas.

Fuente	df	F	P
<b>A) Biomasa total</b>			
Sexo	1	9.190	<b>0.0027</b>
Población	2	69.750	<b>&lt;0.0001</b>
Sexo: población	2	1.990	0.1388
Etapa fenológica	4	391.857	<b>&lt;0.0001</b>
Sexo: etapa fenológica	4	0.986	0.4148
Población: etapa fenológica	8	14.990	<b>&lt;0.0001</b>
Sexo: población: etapa fenológica	8	0.602	0.7761
<b>B) Biomasa foliar</b>			
Sexo	1	6.554	<b>0.0112</b>
Población	2	73.085	<b>&lt;0.0001</b>
Sexo: población	2	2.205	0.1127
Etapa fenológica	4	376.277	<b>&lt;0.0001</b>
Sexo: etapa fenológica	4	1.241	0.2928
Población: etapa fenológica	8	15.734	<b>&lt;0.0001</b>
Sexo: población: etapa fenológica	8	0.530	0.8335
<b>C) Biomasa Reproductiva</b>			
Sexo	1	19.273	<b>&lt;0.0001</b>
Población	2	0.594	0.5525
Sexo: población	2	0.780	0.4592
Etapa fenológica	4	24.241	<b>&lt;0.0001</b>
Sexo: etapa fenológica	4	9.108	<b>&lt;0.0001</b>
Población: etapa fenológica	8	2.312	<b>0.0194</b>
Sexo: población: etapa fenológica	8	2.763	<b>0.0054</b>



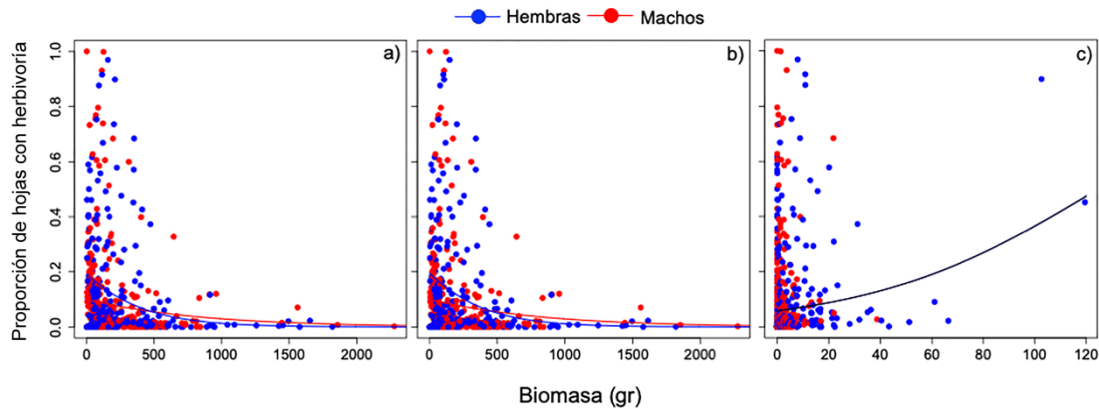
**Figura 6.** Diferencias en la biomasa total, foliar y reproductiva entre plantas hembras y machos de *Fuchsia parviflora*. Los datos representan las medias  $\pm$  DE, y las letras diferentes indican diferencias entre sexos.

En cuanto a la relación entre la biomasa y la intensidad de la herbivoría, se encontró una gran variación, pero en general la proporción de hojas con herbivoría mostró una relación negativa con la biomasa total. Es decir, las plantas más pequeñas presentan más hojas con herbivoría (Tabla 5, Figura 7). Aunque el modelo detectó diferencias entre sexos en la relación herbivoría-biomasa (i.e. interacción biomasa:sexo), estas son muy ligeras. Los resultados para la biomasa foliar son muy similares puesto que la biomasa foliar representa el 95% o más en algunos casos de la biomasa total. Para el caso de la biomasa

reproductiva, se encontró una relación positiva significativa en donde plantas con mayor biomasa reproductiva tienen una mayor proporción de hojas con herbivoría, sin embargo esta relación no difiere entre sexos.

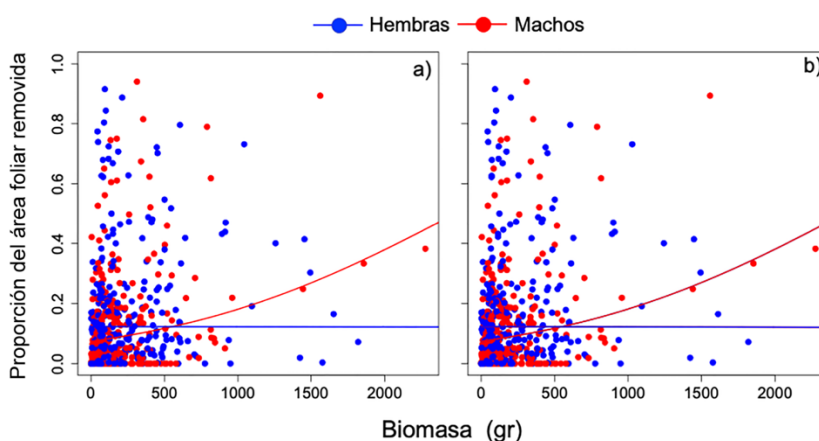
**Tabla 5.** Resultados del modelo lineal generalizado (GLM) para comparar la respuesta de la herbivoría a la biomasa total, foliar y reproductiva de plantas hembra y macho de *Fuchsia parviflora*. Se presentan los estadísticos del modelo: grados de libertad (df), valor de  $\chi^2$ , valor de probabilidad (p) y el porcentaje de devianza ( $r^2$ ) explicada por cada término y por todo el modelo. Los términos no significativos (ns) fueron removidos del modelo final.

	df	Prop. hojas con herbivoría		Prop. área foliar removida	
		$\chi^2$	$r^2$	$\chi^2$	$r^2$
<b>A) Biomasa total</b>					
Biomasa total	1	53.3***	0.29	12.8***	0.14
Sexo	1	2.7 ns	0.01	6.6*	0.06
Biomasa total: sexo	1	5.1*	0.12	14.1***	0.15
			<b><math>r^2 = 0.42</math></b>		<b><math>r^2 = 0.35</math></b>
<b>B) Biomasa foliar</b>					
Biomasa foliar	1	57.8***	0.31	12.7***	0.14
Sexo	1	2.6 ns	0.01	6.1*	0.05
Biomasa foliar: sexo	1	6.1*	0.14	15.9***	0.17
			<b><math>r^2 = 0.46</math></b>		<b><math>r^2 = 0.36</math></b>
<b>C) Biomasa reproductiva</b>					
Biomasa reproductiva	1	14.1***	0.1		
Sexo	1	0.1 ns			
Biomasa reproductiva: sexo	1	1.2 ns			
			<b><math>r^2 = 0.1</math></b>		



**Figura 7.** Respuesta de la proporción de hojas con herbivoría a la biomasa de plantas hembras y machos de *Fuchsia parviflora*. a) biomasa total y b) biomasa foliar. Las líneas de tendencia representan las predicciones obtenidas con base en el GLM. La herbivoría no tuvo ninguna respuesta con respecto a la biomasa reproductiva.

Los resultados para la proporción del área foliar removida difiere del patrón encontrado para la proporción de hojas con herbivoría, ya que se encontró una relación positiva con la biomasa total y foliar, especialmente para los machos (Tabla 5, Figura 8), en la que a mayor biomasa se detectó una mayor área foliar removida. En las plantas hembra no se detectó una relación con la biomasa. En el caso de la biomasa reproductiva no se encontró ninguna relación con los niveles de herbivoría.



**Figura 8.** Respuesta de la proporción del área foliar removida a la biomasa de plantas hembras y machos de *Fuchsia parviflora*. a) biomasa total, b) biomasa foliar. Las líneas de tendencia representan las predicciones obtenidas con base en el GLM. La herbivoría no tuvo ninguna respuesta con respecto a la biomasa reproductiva.

### 5.5. Experimento de cafetería

Diez orugas eligieron 26 veces a alguno de los sexos y 10 grillos eligieron 48 veces a alguno de los sexos. Algunas orugas murieron durante el experimento y otras puparon. Los grillos se mantuvieron eligiendo durante toda la experimentación y únicamente murieron dos al cuarto día. Las orugas eligieron significativamente con mayor probabilidad a las hembras (16 veces) que a los machos (10 veces; Prueba pareada de  $t$ ;  $t = 2.7$ , d.f. = 8,  $P < 0.05$ ), sin embargo, no hubo diferencias significativas en la preferencia de los grillos por algún sexo en particular (prefirieron 26 veces a las hembras y 22 a los machos). Tampoco hubo diferencias significativas en el área removida por las orugas (hembras=  $0.68 \pm 0.22$ ; machos=  $0.59 \pm 0.22$ ) ni por los grillos (hembras=  $0.69 \pm 0.28$ ; machos=  $0.74 \pm 0.28$ ).



## 6. DISCUSIÓN

### 6.1. Intensidad de la herbivoría entre sexos a lo largo de la fenología, y su relación con las defensas mecánicas, y factores abióticos

Aunque en muchos estudios se ha reportado un sesgo en la intensidad de la herbivoría hacia los machos, lo cual se ha considerado como un patrón general en plantas dioicas (Cornelissen y Stiling, 2005), en este estudio no se detectaron en general diferencias en la proporción de hojas con herbivoría ni en la proporción del área foliar consumida entre sexos. A pesar de no haber detectado estas diferencias en general, en octubre del 2017 en una población (R. Sólidos) las hembras tuvieron mayor proporción de hojas con herbivoría, lo cual coincide con la preferencia del herbívoro especialista (ver abajo). Esto podría indicar que las condiciones microambientales de cada población podría ser un factor importante en los patrones de herbivoría sesgada. Se sabe que las plantas dioicas son más susceptibles al estrés tanto por factores bióticos como abióticos (Obeso, 2002; Harris y Pannell, 2008; Hesse y Pannell, 2011). Por ejemplo, Li, et al. (2007) reportaron que los cambios de temperatura tienen un mayor impacto negativo en el crecimiento y la fisiología de las plantas hembra de *Hippophae rhamnoides* que en las plantas macho, por lo tanto, las condiciones microclimáticas podrían ser un factor importante para determinar el sesgo hacia alguno de los sexos. El sitio en el que se observaron diferencias significativas hacia las hembras fue un sitio muy perturbado, desde la tala de árboles hasta la contaminación del suelo, lo cual podría estar alterando las condiciones microclimáticas y la disponibilidad de nutrientes y por lo tanto estar afectando diferencialmente el impacto de los herbívoros en cada sexo. Sin embargo, la falta de un patrón general de sesgo ya sea por machos o hembras en la intensidad de la herbivoría puede deberse a que el contenido nutricional de las hojas y/o la concentración de metabolitos secundarios no difiere entre sexos, como se ha documentado en algunos estudios (Lovett y Lovett, 1985; Galambosi

et al., 2009; Espirito-santo et al., 2012), ya que estas características son un factor importante en la preferencia de los herbívoros. Desafortunadamente, esto no pudo ser cuantificado en *F. parviflora*.

Por otro lado, se encontró una variación temporal en los patrones de herbivoría de *Fuchsia parviflora*, siendo octubre el mes donde se registró una mayor proporción de hojas con herbivoría, lo cual coincidió con una mayor abundancia de herbívoros (orugas) en las plantas. Se ha demostrado que la fenología de las plantas influye en la dispersión de los herbívoros hospederos ya que la floración juega un papel importante en la selección del adulto para la ovoposición (Holliday, 1977; Ramachandran, 1987) y por lo tanto provoca diferencias en los niveles de herbivoría. Además, octubre es el período del pico de fructificación donde las hembras invierten mayores recursos, lo cual podría afectar su disponibilidad de recursos tanto para la defensa como para la tolerancia. Junio fue el mes de menor herbivoría, ya que en este mes comienza la producción de hojas y las hojas jóvenes presentan tricomas que pierden al madurar. Se sabe que los tricomas protegen a los brotes de hojas de los herbívoros, reducen la temperatura y aumentan la reflectancia de las hojas, previenen la pérdida de agua y reducen la abrasión de las hojas (Wagner et al. 2004; Bosabalidis y Sawidis, 2014). Sin embargo, el número de tricomas no difirió entre sexos, pero sí entre poblaciones, debido probablemente a la exposición lumínica variable, que puede alterar su número o constitución física (Shafiee, et al. 2015).

En 2017, se encontró una mayor intensidad en la herbivoría y coincide con que en ese año la temporada de lluvias fue más corta con respecto al 2018. Las lluvias pudieron afectar la eclosión y sobrevivencia de orugas de herbívoros en 2018, aunque es probable que en meses posteriores se presentaran mayores niveles de herbivoría, que no fueron registrados en este estudio. Generalmente las especies de lepidópteros son particularmente sensibles a las alteraciones fenológicas provocadas por el cambio

climático (Ellis et al., 1997; Parmesan et al., 1999; Roy y Sparks, 2000; Forister y Shapiro, 2003). La tendencia más común entre los insectos, incluidos los lepidópteros, como respuesta a la alteración en las condiciones climática es de adelantar o atrasar la oviposición (Parmesan, 2007; Diamond et al., 2014). Las respuestas de las especies de ambientes templados incluyen un aumento en el número de generaciones que tienen en un año dado (voltinismo) y el período en el que los adultos están activos por primera vez en una temporada (adelantan o retrasan el vuelo; Abarca et. al., 2018). Por otro lado, en *Rumex chamaemorus* el nivel de daño por herbívoros varió entre años y poblaciones donde la causa principal fue la expansión tardía de las hojas (Ågren, 1987). Aunque en este estudio no se midió el tiempo de expansión en hojas es probable que variara entre los años debido a que hubo diferencias climáticas entre ambos años que pudieron afectar la fisiología de la planta.

En cuanto a la disponibilidad de luz, al contrario de lo que se esperaba se encontró una relación positiva con la proporción del área foliar removida y la proporción de hojas con herbivoría, donde las plantas con mayor disponibilidad lumínica tuvieron una mayor proporción de área removida y hojas con herbivoría. Esto puede deberse, además de la mayor producción de hojas (Darrigo et al., 2018), al mayor contenido de nitrógeno y a las menores defensas mecánicas (Coley y Barone, 1996) que generalmente tienen las plantas expuestas a la luz en comparación con las que no lo están, atrayendo a más herbívoros (Intachat et al., 1999; Willott, 1999, Vasconcelos et al., 2000; Basset et al., 2001; Richards y Coley, 2007). También los lugares con mayor luz en los bosques generalmente se relacionan con una mayor abundancia de herbívoros debido a la mayor disponibilidad de nutrientes (Intachat et al., 1999; Willott, 1999, Vasconcelos et al., 2000; Basset et al., 2001; Richards y Coley, 2007). Sin embargo, estos resultados deben tomarse con cautela ya que los valores de  $r^2$  fueron bajos y las medidas sobre la intensidad de luz tomadas en

campo podrían tener mucha variación dependiendo de la hora del día y la época del año en las que fueron tomadas.

## **6.2. Asignación sexual y su relación con la intensidad de la herbivoría**

Existen algunos estudios en especies dioicas, que documentan diferencias en tamaño, morfología de hojas, características del tallo, tasas de crecimiento y fisiología, así como en los patrones de asignación de recursos entre sexos (Lloyd y Webb, 1997; Dawson y Geber, 1999). Generalmente, en dichos estudios se ha encontrado que las hembras invierten más recursos en reproducción en comparación con los machos (pero ver Avila-Sakar y Romanow, 2012). En este estudio se encontró que la biomasa total, foliar y reproductiva fue mayor en hembras. Es posible que los machos inviertan más recursos en el crecimiento de la raíz para proporcionar nitrógeno para la producción de polen lo que podría restringir su crecimiento vegetativo, en comparación con las hembras que deben invertir más en la producción de hojas fotosintéticas que suministran carbono para la producción de frutos y semillas (Harris y Pannell, 2008; Barret y Hough, 2012; Maldonado-López et al., 2014).

Por otra parte, se encontró una relación negativa en ambos sexos donde las plantas con mayor biomasa tuvieron una menor proporción de hojas con herbivoría, pero una mayor proporción del área foliar removida, solo en machos. Estos resultados indican que las plantas más grandes o con mayor cantidad de hojas no necesariamente conducen a una mayor susceptibilidad a la herbivoría, si los herbívoros se sienten atraídos por las características morfológicas de la planta cuando ovipositan o buscan sitios de alimentación (Cornelissen y Stiling, 2005). Sin embargo, es probable que las plantas con mayor disponibilidad de recursos (más grandes o con más hojas) tengan mecanismos compensatorios de tolerancia, por lo que el daño aparenta ser menor que en las plantas

más pequeñas. Otra posibilidad es que las plantas más pequeñas tengan menor disponibilidad de recursos para la defensa y/o no puedan compensar el daño mediante tolerancia.

Los machos de *F. parviflora* tuvieron menor biomasa reproductiva, a pesar de la mayor producción de flores en comparación con las hembras. Esta falta de compensación por parte de los machos se puede deber a que los machos invierten más recursos en etapas tempranas de la reproducción (producción de flores), mientras que en las hembras la mayor inversión reproductiva ocurre después de la floración, es decir, con la producción de frutos y semillas, lo cual en términos de biomasa representa un mayor costo en comparación con los machos (Bullock, 1984; Allen y Antos, 1998; Carrol et al., 1996; Pickering, 2000; Espírito-Santo et al., 2003; Delph y Herlihy, 2012). Una mayor biomasa reproductiva en las hembras podría estar asociada a que este costo reproductivo compromete la asignación en defensas, por lo que los niveles de herbivoría serían más altos en hembras (como ocurre en una de las poblaciones), sin embargo a pesar de haber encontrado una relación positiva entre la biomasa reproductiva y la proporción de hojas con herbivoría, no se encontraron diferencias entre sexos.

### **6.3. Experimento de cafetería**

Nuestros resultados sugieren una preferencia de las orugas (aparentemente el herbívoro principal de *F. parviflora*) por las plantas hembra. Los grillos no mostraron ninguna preferencia, lo cual confirma su papel de herbívoros generalistas. En un experimento similar en *Salix cinerea*, el herbívoro *Phratora vulgatissima* y el omnívoro *Anthocoris nemorum* prefirieron claramente y significativamente a las hembras en lugar de los machos (Kabir, et al. 2014). En ocasiones, la preferencia de los herbívoros se debe a que los individuos adultos ovipositan en plantas hembras, como en *Frankliniella pallida* en

la cual encontraron una mayor abundancia de la chinche *Murgantia varicolor*, (Hendricks y Collier, 2003). Lo mismo ocurre en las plantas femeninas de *Salix viminalis* las cuales fueron preferidas para la oviposición por la plaga principal de insectos, *Phyllodecta vulgatissima* (Moritz, et al. 2017). En este estudio se observó en campo que la mayoría de las orugas y sus huevos se encontraron en plantas hembra, sin embargo, aún hace falta hacer un monitoreo más intensivo y evaluar la abundancia de huevos y orugas, la elección de los individuos adultos para la oviposición, así como la identificación del herbívoro y su interacción con *F. parviflora* en las poblaciones.

## 7. CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio sugieren que, al menos en esta especie, no existe un claro sesgo en la intensidad de la herbivoría hacia alguno de los sexos. Sin embargo, al contrario de lo que se ha sugerido sobre el sesgo hacia machos, es probable que las hembras sean más atacadas (como se detectó en una de las poblaciones), pero al tener posibles mecanismos de tolerancia (i.e. compensación en la producción de hojas), estos patrones no sean fácilmente detectables. Por otro lado, los resultados sugieren que existe una gran variación tanto espacial como temporal en los patrones de intensidad de la herbivoría en *Fuchsia parviflora*. Pocos trabajos han cuantificado la intensidad de la herbivoría a lo largo de la fenología, por el contrario, generalmente se cuantifica solamente durante un período con lo cual no se muestra el panorama completo. De manera similar, estos datos se han tomado generalmente solo en un año, cuando la variación normal en el clima e incluso el cambio climático global podrían estar teniendo un efecto. En cuanto a la variación espacial, casi en todos los rasgos medidos hubo diferencias entre poblaciones o en la interacción de la población con otro factor, por eso es importante obtener datos de diferentes poblaciones. Es probable que existan diferencias en las condiciones abióticas

de las poblaciones, aunque aparentemente no las haya. Es necesario en estudios futuros tomar datos microclimáticos, de composición y cantidad de nutrientes en el suelo en varias poblaciones para poderlo correlacionar con los patrones encontrados. Finalmente es necesario que estudios posteriores evalúen la cantidad de metabolitos secundarios, así como el contenido nutricional de hojas entre sexos y poblaciones de *F. parviflora* y su variación a lo largo de la fenología y entre poblaciones, para tratar de explicar los resultados obtenidos. Por todo lo anterior, se sugiere que este tipo de estudios se realicen durante varios años y en poblaciones con distintas características tomando en cuenta los factores microclimáticos, perturbación del hábitat, defensas químicas, contenido nutricional y disponibilidad de nutrientes.

## 8. REFERENCIAS

- Agrawal, A. A., Mangel, M., & Karban, R. (1997). The benefits of induced defenses against herbivores. *Ecology*, 78(5), 1351–1355.
- Ågren, J. (1987). Oecologia Original papers Intersexual differences in phenology and damage by herbivores and pathogens. *Oecologia*, 161–169.
- Álvarez, A., Ángeles, M., & Cuevas, E. (2014). Efecto de la fragmentación del hábitat en el éxito reproductivo de *Fuchsia parviflora*, una especie dioica. *Biológicas*, 16(1), 30–32.
- Allen, G. A., & Antos, J. A. (1988). Relative reproductive effort in males and females of the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. *Oecologia*, 76(1), 111-118.
- Anderson, T. M., Dong, Y., & McNaughton, S. J. (2006). Nutrient acquisition and physiological responses of dominant Serengeti grasses to variation in soil texture and grazing. *Journal of Ecology*, 94(6), 1164-1175.
- Ashman, A. T., Bradburn, M., Cole, D. H., Blaney, B. H., & Robert, A. (2005). The Scent of a Male : The Role of Floral Volatiles in Pollination of a Gender Dimorphic Plant Published by : Ecological Society of America. *Ecology*, 86(8), 2099–2105.
- Ashman, I. (1997). Growth, herbivory, and disease in relation to gender in *Salix viminalis* L. *Oecologia*, 111, 61–68.
- Ashman, T. L. (2002). The rol of herbivores in the evolution of separate sexes from hermaphroditism. *Ecology*, 85(Murcia 1995), 1175–1184.
- Avila-Sakar, G., & Romanow, C. A. (2012). Divergence in Defence against Herbivores between Males and Females of Dioecious Plant Species. *International Journal of Evolutionary Biology*, 2012.
- Azorín, J., & Gómez, D. (2008). Estrategias de las plantas frente al consumo por los herbívoros. *Pastos Del Pirineo*, 189–202.
- Ballina-Gómez, H. S., Iriarte-Vivar, S., Orellana, R., & Santiago, L. S. (2008). Crecimiento, supervivencia y herbivoría de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae), una especie del sotobosque neotropical. *Revista de Biología Tropical*, 56(4), 2055-2067.
- Bañuelos, M. J., Sierra, M., & Obeso, J. R. (2004). Sex, secondary compounds and asymmetry. Effects on plant-herbivore interaction in a dioecious shrub. *Acta Oecologica*, 25(3), 151–157.



- Barbehenn, R. V., & Peter Constabel, C. (2011). Tannins in plant-herbivore interactions. *Phytochemistry*, 72(13), 1551–1565.
- Bartwal, A., Mall, R., Lohani, P., Guru, S. K., & Arora, S. (2012). Role of Secondary Metabolites and Brassinosteroids in Plant Defense Against Environmental Stresses. *Journal of Plant Growth Regulation*, 32(1), 216–232.
- Basset, Y., Charles, E., Hammond, D. S., Brown, V. K., Basset, Y., Charlestt, E., ... Brown, V. K. (2001). Short-Term Effects of Canopy Openness on Insect Herbivores in a Rain Forest in Guyana *Journal of Applied Ecology*, 38(5), 1045–1058.
- Berninger, F., Zang, R., Xu, G., Li, C., & Korpelainen, H. (2007). Sex-related differences in leaf morphological and physiological responses in *Hippophae rhamnoides* along an altitudinal gradient. *Tree Physiology*, 27(3), 399–406.
- Berry, P. E., Hahn, W. J., Sytsma, K. J., Hall, J. C., & Mast, A. (2004). Phylogenetic relationships and biogeography of *Fuchsia* (Onagraceae) based on noncoding nuclear and chloroplast DNA data. *American Journal of Botany*, 91(4), 601–614.
- Blumwald, E., Suzuki, N., Mittler, R., Shulaev, V., & Rivero, R. M. (2014). Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*, 203(1), 32–43.
- Boecklen, W. J., & Hoffman, T. M. (1993). Sex-biased herbivory in Ephedra Trifurca: The importance of sex-by-environment interactions. *Oecologia*, 96(1), 49–55.
- Boege, K. (2005). Influence on plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany*, 92, 1632–1640.
- Bosabalidis, A. M., & Sawidis, T. (2014). Glandular and non-glandular hairs in the seasonally dimorphic *Origanum dictamnus* L. (Lamiaceae) as a means of adaptation to cold stress. *Acta Agrobotanica*, 67(1), 15–20.
- Breedlove, D. E. (1969). The systematics of *Fuchsia* section *Encliandra* (Onagraceae). *Publications in Botany*, 53, 1–69.
- Briske, D. D., & Richards, J. H. (1993). Physiology of plants recovering from defoliation. In *Proceedings of the XVII international grassland congress*. 85.
- Briske, D. D., & Richards, J. H. (1995). Plant responses to defoliation: a physiological, morphological and demographic evaluation. *Wildland Plants: Physiological Ecology and Developmental Morphology*, 635–710.
- Cardel, Y. J., & Koptur, S. (2010). Effects of Florivory on the Pollination of Flowers:

- An Experimental Field Study with a Perennial Plant. *International Journal of Plant Sciences*, 171(3), 283–292.
- Carper, A. L., Adler, L. S., & Irwin, R. E. (2016). Effects of florivory on plant-pollinator interactions: Implications for male and female components of plant reproduction. *American Journal of Botany*, 103(6), 1061–1070.
- Carroll, S. B., & Delph, L. F. (1996). The effects of gender and plant architecture on allocation to flowers in dioecious *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 157(4), 493–500.
- Cibils, A. F., Swift, D. M., & Hart, R. H. (2003). Female-biased herbivory in fourwing saltbush browsed by cattle. *Journal of Range Management*, 56(1), 47.
- Cobb, N. S., Trotter, R. T., & Whitham, T. G. (2002). Long-term sexual allocation in herbivore resistant and susceptible pinyon pine (*Pinus edulis*). *Oecologia*, 130(1), 78–87.
- Coley, P. D., & Barone, J. A. (1996). Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. *Annual Review Ecology and Systematics*, 27(1996), 305–335.
- Coley, P. D., & Barone, J. A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual review of ecology and systematics*, 27(1), 305-335.
- Coley, P. D., & Richards, L. A. (2007). Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos*, 116(1), 31–40.
- Coley, P. D., Bryant, J. P., & Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230(4728), 895-899.
- Cornelissen, T., & Stiling, P. (2005). Sex-biased herbivory: a meta-analysis of the effects of gender on plant-herbivore interactions. *Oikos*, 111(3), 488–500.
- Crawford, M.C., Grace, P.R. & Oades, J. . (2000). Allocation of carbon to shoots, roots, soil and rhizosphere respiration by barrel medic (*Medicago truncatula*) before and after defoliation. *Plant and Soil*, 67(227).
- Crawley, M. J. (1983). Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scientific Publications. No. 591.524 C7
- Charlesworth, D. (1993). Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators? *American Naturalist*, 141, 481–490.
- Danell, K. (2002). Mammalian herbivory in terrestrial environments. In: Herrera CMP, O. (ed) Plant-animal interactions. Blackwell Publishing, Oxford. 107–131
- Darrigo, M. R., dos Santos, F. A. M., & Venticinque, E. M. (2018). The confounding

- effects of logging on tree seedling growth and herbivory in Central Amazon. *Biotropica*, 50(1), 60–68.
- Dawson, T. E., & Geber, M. A. (1999). Sexual Dimorphism in Physiology and Morphology. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*, 175–215.
- Del Val, Ek. (2012). Herbivoría. In *Ecología y evolución de las interacciones bióticas* (pp. 43–74).
- Delph, L. F. (1999). Sexual Dimorphism in Life History. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*, (1977), 149–173
- Delph, L. F., & Herlihy, C. R. (2012). Sexual, fecundity, and viability selection on flower size and number in a sexually dimorphic plant. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 66(4), 1154–1166.
- Delph, L. F., & Meagher, T. R. (1995). Sexual dimorphism masks life history trade-offs in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Ecology*, 76(3), 775–785.
- Descimon, H., Parmesan, C., Hill, J. K., Kullberg, J., Tammaru, T., Thomas, J. A., Kaila, L. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399(6736), 579–583.
- Diamond, S. E., Cayton, H., Wepprich, T., Jenkins, C. N., Dunn, R. R., Haddad, N. M., & Ries, L. (2014). Unexpected phenological responses of butterflies to the interaction of urbanization and geographic temperature. *Ecology*, 95(9), 2613–2621.
- Dirzo, R. (1984). Herbivory: a phytocentric overview. In:Dirzo, R. y J. Sarukhán (Eds.) *Perspectives in plant population ecology. Sinauer Associates Publishers. Sunderland. Massachussets*, 141–165.
- Dormann, C. F., & Skarpe, C. (2002). Flowering, growth and defence in the two sexes: Consequences of herbivore exclusion for *Salix polaris*. *Functional Ecology*, 16(5), 649–656.
- Doust, L., & Doust, L. (1985). Sex ratios, clonal growth and herbivory in *Rumex acetosella*. *Studies on Plant Demography: A Festschrift for John L. Harper*, 327–341.
- Elemans, M. (2004). Light, nutrients and the growth of herbaceous forest species. *Acta Oecologica*, 26(3), 197–202.
- Elmqvist, T., Danell, K., Ågren, J., Ericson, L., & Hjältén, J. (1999). Sexual Dimorphism and Biotic Interactions. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*, 217–246.

- Ellis, W. N., Donner, J. H., & Kuchlein, J. H. (1997). Recent shifts in phenology of Microlepidoptera, related to climatic change (Lepidoptera). *Entomologische Berichten*, 57, 66–72.
- Espírito-Santo, M. M., Madeira, B. G., Neves, F. S., Faria, M. L., Fagundes, M., & Fernandes, G. W. (2003). Sexual differences in reproductive phenology and their consequences for the demography of *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae), a dioecious tropical shrub. *Annals of Botany*, 91(1), 13–19.
- Espírito-Santo, M. M., Neves, F. S., Fernandes, G. W., & Silva, J. O. (2012). Plant Phenology and Absence of Sex-Biased Gall Attack on Three Species of *Baccharis*. *PLoS ONE*, 7(10).
- Faria, M. L., & Fernandes, G. W. (2001). Vigour of a dioecious shrub and attack by a galling herbivore. *Ecological entomology*, 26(1), 37–45.
- Feller, I. C., Kudoh, H., Tanner, C. E., & Whigham, D. F. (2002). Sex-biased herbivory in Jack-in-the-Pulpit (*Arisaema triphyllum*) by a specialist thrips. *Thrips and Tospoviruses: Proceeding of the 7th International Conference on Thysanoptera*, 163–172.
- Field, D. L., Pickup, M., & Barrett, S. C. H. (2012). Comparative analyses of sex-ratio variation in dioecious flowering plants. *Evolution*, 67(3), 661–672.
- Formoso, F. A. (1996). Bases morfológicas y fisiológicas del manejo de pasturas. *INIA Serie Técnica*.
- Fortes, D., Herrera, R. S., & González, S. (2004). Estrategias para la resistencia de las plantas a la defoliación. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*, 38(2), 111–119.
- Fritz, R. S., Crabb, B. A., & Hochwender, C. G. (2003). Preference and performance of a gall-inducing sawfly: Plant vigor, sex, gall traits and phenology. *Oikos*, 102(3), 601–613.
- Galambosi, B., Galambosi, Z., Uusitalo, M., & Heinonen, A. (2009). Effects of plant sex on the biomass production and secondary metabolites in roseroot (*Rhodiola rosea* L.) from the aspect of cultivation. *Zeitschrift Fur Arznei- Und Gewurzpflanzen*, 14(3), 114–121.
- García-García, P. L., & Cano-Santana, Z. (2015). Nutritional ecology, growth and density of *Acronyctodes mexicanaria* (Lepidoptera: Geometridae) on a dioecious plant *Buddleja cordata* (Scrophulariaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(1), 172–177.
- González, C., Alvarez-Baños, A., & Cuevas, E. (2018). Floral biology and pollination

- mechanisms of four Mexico-endemic *Fuchsia* species with contrasting reproductive systems. *Journal of Plant Ecology*, *11*(1), 123–135.
- Greco, M., Chiappetta, A., Bruno, L., & Bitonti, M. B. (2011). In *Posidonia oceanica* cadmium induces changes in DNA methylation and chromatin patterning. *Journal of experimental botany*, *63*(2), 695-709.
- Guevara, R. and Dirzo, R. (2012). Las interacciones bióticas en el contexto del cambio ambiental global. In *Ecología y evolución de las interacciones bióticas* (pp. 234–275).
- Harris, M. S., & Pannell, J. R. (2008). Roots, shoots and reproduction: Sexual dimorphism in size and costs of reproductive allocation in an annual herb. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *275*(1651), 2595–2602.
- Hendricks, B. J., & Collier, B. D. (2003). Effects of sex and age of a dioecious tree, *Forchhammeria pallida* (Capparaceae) on the performance of its primary herbivore, *Murgantia varicolor* (Hemiptera: Pentatomidae). *Ecological Research*, *18*(3), 247–255.
- Herrera, C. M. (1988). Plant size, spacing patterns, and host- plant selection in *Osyris quadripartita*, a hemiparasitic dioecious shrub. *Journal of Ecology*, *76*(4), 995–1006.
- Hesse, E., & Pannell, J. R. (2011). Sexual dimorphism in a dioecious population of the wind-pollinated herb *Mercurialis annua*: The interactive effects of resource availability and competition. *Annals of Botany*, *107*(6), 1039–1045.
- Hjältén, J. (1992). Plant sex and hare feeding preferences. *Oecologia*, *89*(2), 253–256.
- Holliday, N. J. (1977). Population Ecology of Winter Moth (*Operophtera brumata*) on Apple in Relation to Larval Dispersal and Time of *Bud Burst*. *The Journal of Applied Ecology*, *14*(3), 803–813.
- Hou, J., Guo, Z., Liu, H., & Yin, T. (2017). Gender effects on *Salix suchowensis* growth and wood properties as revealed by a full-sib pedigree. *Canadian Journal of Plant Science*, *600*(January), CJPS-2016-0153.
- Intachat, J., Holloway, J. D., & Speight, M. R. (1999). The impact of logging on geometroid moth populations and their diversity in lowland forests of Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, 61–78.
- Jing, S. W., & Coley, P. D. (1990). Dioecy and herbivory : the effect of growth rate on plant defense in *Acer negundo*. *Oikos*, *58*(3), 369–377.

- Johnson, M. T. J., Campbell, S. A., & Barrett, S. C. H. (2015). Evolutionary Interactions Between Plant Reproduction and Defense Against Herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 191–213.
- Kabir, F., Moritz, K. K., & Stenberg, J. A. (2014). Plant-sex-biased tritrophic interactions on dioecious willow. *Ecosphere*, 5(12), 1–9.
- Kersch, M. F., & Fonseca, C. R. (2005). Abiotic factors and the conditional outcome of an ant–plant mutualism. *Ecology*, 86(8), 2117–2126.
- Lankinen, Å., Larsson, M. C., & Fransson, A. M. (2013). Allocation to pollen competitive ability versus seed production in *Viola tricolor* as an effect of plant size, soil nutrients and presence of a root competitor. *Oikos*, 122(5), 779–789.
- Lawlor, D. W. (2002). Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: Stomata vs. Metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany*, 89(SPEC. ISS.), 871–885.
- Lennartsson, T., Nilsson, P., & Tuomi, J. (1998). Induction of overcompensation in the field gentian, *Gentianella campestris*. *Ecology*, 79(3), 1061–1072.
- Litto, M., Scopece, G., Fineschi, S., Schiestl, F. P., & Cozzolino, S. (2015). Herbivory affects male and female reproductive success differently in dioecious *Silene latifolia*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 157(1), 60–67.
- Lloyd, D. G. and Webb, C. J. (1977). Secondary sex characters in plan. *The Botanical Review*, 43(2), 177–216.
- Maldonado-López, Y. (2007). Ecología evolutiva del árbol *Spondias purpurea*: expresión sexual, herbivoría y defensa química. Tesis de maestría en ciencias biológicas (Biología ambiental), Centro de investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Maldonado-López, Y., Cuevas-Reyes, P., Sánchez-Montoya, G., Oyama, K., & Quesada, M. (2014). Growth, plant quality and leaf damage patterns in a dioecious tree species: Is gender important? *Arthropod-Plant Interactions*, 8(4), 241–251.
- Marquis, R. (1984). Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, 226.
- Marquis, R. (1991). Evolution of resistance in plants to herbivores. *Evolution in Trends Plants*, 5(2329).
- McCall, A. C., & Irwin, R. E. (2006). Florivory: The intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*, 9(12), 1351–1365.

- Miljković, D., Selaković, S., Vujić, V., Stanisavljević, N., Radović, S., & Cvetković, D. (2018). Patterns of herbivore damage, developmental stability, morphological and biochemical traits in female and male *Mercurialis perennis* in contrasting light habitats. *Alpine Botany*, *0*(0), 1–14.
- Ming, R., Bendahmane, A., & Renner, S. S. (2011). Sex Chromosomes in Land Plants. *Annual Review of Plant Biology*, *62*(1), 485–514.
- Moritz, K. K. (2017). Plant sex effects on biotic interactions in dioecious willow disease. Doctoral Thesis Swedish University of Agricultural Sciences.
- Moritz, K. K., Björkman, C., Parachnowitsch, A. L., & Stenberg, J. A. (2017). Plant sex effects on insect herbivores and biological control in a Short Rotation Coppice willow. *Biological Control*, *115*(January), 30–36.
- Mutikainen, P., & Delph, L. F. (1996). Effects of Herbivory on Male Reproductive Success in Plants. *Oikos*, *75*(3), 353.
- Niesenbaum, R. A., Kluger, E. C., Levy, J. H., Muth, N. Z., & Edwards, M. J. (2008). Increased per capita herbivory in the shade: Necessity, feedback, or luxury consumption? *Écoscience*, *15*(2), 182–188.
- Norghauer, J. M., & Newbery, D. M. (2014). Herbivores differentially limit the seedling growth and sapling recruitment of two dominant rain forest trees. *Oecologia*, *174*(2), 459–469.
- Obeso, J. R. (2002). The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, *155*(139), 321–348.
- Parmesan, C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, *13*(9), 1860–1872.
- Pérez -Decelis, M. A. (2013). Proporciones sexuales y dimorfismo sexual en poblaciones naturales de *Fuchsia parviflora*, una especie dioica. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología. UMSNH.
- Pickering, C. M. (2000). Sex-specific differences in floral display and resource allocation in Australian alpine dioecious *Aciphylla glacialis* (Apiaceae). *Australian Journal of Botany*, *48*(1), 81–91.
- Prince, P. (2002). Species interactions and the evolution on biodiversity. *Evolutionary*, 3–25.
- Queenborough, S. A., Burslem, D. F. R. P., Garwood, N. C., & Valencia, R. (2007). Determinants of biased sex ratios and inter-sex costs of reproduction in

- dioecious tropical forest trees. *American Journal of Botany*, 94(1), 67–78.
- Quesada, M., & Uribe-mu, C. A. (2006). Preferences , patterns and consequences of branch removal on the dioecious tropical tree *Spondias purpurea* ( Anacardiaceae ) by the insect borer *Oncideres albomarginata* chamela ( Cerambycidae ). *Oikos*, 3(September 2005), 691–697.
- Ramachandran, R. (1987). Influence of host-plants on the wind dispersal and the survival of an Australian geometrid caterpillar. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 44(3), 289–294.
- Retuerto, R., Lena, B. Fe., & Obeso, J. R. (2006). Changes in Photochemical Efficiency in Response to Herbivory and Experimental Defoliation in the Dioecious Tree *Ilex aquifolium*. *International Journal of Plant Sciences*, 167(2), 279–289.
- Retuerto, R., Rodríguez- Rolloa, S., Fernández-Lema, B. & Obeso, J. R. (2003). Respuestas compensatorias de plantas en situaciones de estrés. *Revista Ecosistemas*, 12(1).
- Reyes, J.M. & Martínez, D. (2001). La plasticidad de las plantas. *Elementos*, 8(1).
- Ribeiro-Mendes, H. N., Marques, E. S. A., Silva, I. M., & Fernandes, G. W. (2002). Influence of host-plant sex and habitat on survivorship of insect galls within the geographical range of the host-plant. *Tropical Zoology*, 15(1), 5–15.
- Roberts, M. R., & Paul, N. D. (2006). Seduced by the dark side: integrating molecular and ecological perspectives on the influence of light on plant defense against pests and pathogens. *New Phytologist*, 170, 677–699.
- Sakai, A. K., & Weller, S. G. (1999). Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants: A review of Terminology, Biogeographic Patterns, Ecological Correlates, and Phylogenetic Approaches. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*, 1–31.
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2010). Herbivory on temperate rainforest seedlings in sun and shade: Resistance, tolerance and habitat distribution. *PLoS ONE*, 5(7), 1–7.
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2012). Herbivores Modify Selection on Plant Functional Traits in a Temperate Rainforest Understory. *The American Naturalist*, 180(2), E42–E53.
- Selaković, S., Vujić, V., Stanisavljević, N., Jovanović, Ž., Radović, S., & Cvetković, D. (2017). Ontogenetic stage, plant vigor and sex mediate herbivory loads in a dioecious understory herb. *Acta Oecologica*, 85(October), 184–190.



- Shafiee-Hajiabad, M., Novak, J., & Honermeier, B. (2015). Characterization of glandular trichomes in four *Origanum vulgare* L. accessions influenced by light reduction. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 88(January), 300–307.
- Smith, T.M. & R.L. Smith. (2007). Ecología. Quinta parte. Interacciones especies. Pág. 270. Capítulo 14. Depredación. 6ª edición. Pearson Educacion, S.A, Madrid. 299-326.
- Speight, M. R., Hunter, M.D. & Watt, A.D. (1999). Ecology of Insects. Concepts and applications. Wiley-Blackwell, Oxford, UK
- Stephen H. Bullock. (1984). Biomass and nutrient allocation in a neotropical dioecious palm. *Oecologia*, 63(3), 426–428.
- Strauss, S. Y., & Agrawal, A. A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(5), 179–185.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2010). Responses and adaptations to abiotic stress. *Plant Physiology*, 5, 755–778.
- Takafumi, H., Kawase, S., Nakamura, M., & Hiura, T. (2010). Herbivory in canopy gaps created by a typhoon varies by understory plant leaf phenology. *Ecological Entomology*, 35(5), 576–585.
- Tsuji, K., & Ohgushi, T. (2018). Florivory indirectly decreases the plant reproductive output through changes in pollinator attraction. *Ecology and Evolution*, 8(5), 2993–3001.
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 237–257
- Valladares, F., Laanisto, L., Niinemets, Ü., & Zavala, M. A. (2016). Shedding light on shade: ecological perspectives of understory plant life. *Plant Ecology and Diversity*, 9(3), 237–251.
- Varga, S., Nuortila, C., & Kytöviita, M. M. (2013). Nectar Sugar Production across Floral Phases in the Gynodioecious Protandrous Plant *Geranium sylvaticum*. *PLoS ONE*, 8(4), 1–6.
- Vasconcelos, H. L., Vilhena, J. M. S., & Caliri, G. J. A. (2000). Responses of ants to selective logging of a central Amazonian forest. *Journal of Applied Ecology*, 37(3), 508-514.
- Vaughton, G., & Ramsey, M. (2011). Reproductive allocation and costs in

- gynodioecious *Leucopogon melaleuroides* (Ericaceae): Implications for the evolution of gender dimorphism. *Plant Biology*, 13(6), 888–895.
- Wagner, G. J., Wang, E., & Shepherd, R. W. (2004). New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome. *Annals of Botany*, 93(1), 3–11.
- Wang, J., Zhang, C., Zhao, X., & von Gadow, K. (2013). Reproductive allocation of two dioecious *Rhamnus* species in temperate forests of Northeast China. *IForest*, 7(1), 25–32.
- Watson, M. A. (1995). Sexual differences in plant developmental phenology affect plant-herbivore interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(5), 180–182.
- Willott, S. J. (1999). The effects of selective logging on the distribution of moths in a Bornean rainforest. *Changes and Disturbance in Tropical Rainforest in South-East Asia*, 354, 59–66.
- Wise, M. J., & Abrahamson, W. G. (2005). Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos*, 109(3), 417–428.
- Wright, V. L., & Dorken, M. E. (2014). Sexual dimorphism in leaf nitrogen content but not photosynthetic rates in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae). *Botany*, 92(2), 109–112.