



# Universidad Autónoma de Baja California



Facultad de Ciencias Marinas

Licenciatura en Ciencias Ambientales

“Respuestas en la defensa contra herbívoros inducidas por daño  
foliar artificial en *Capsicum annuum* var. *Serrano*”

TESIS

Que para obtener el título de

Licenciada en Ciencias Ambientales

Presenta:

Edlin Atziri Valenzuela Apodaca

Ensenada B.C., Abril de 2016

## RESUMEN

El daño causado por herbívoros en las plantas representa costos para compensar de la biomasa perdida; este costo de energía se dirige alternativamente hacia respuestas de sobrevivencia, crecimiento, defensa o reproducción. El presente trabajo analizó las respuestas del daño foliar inducido para el chile serrano (*Capsicum annuum*) en caracteres de crecimiento, resistencia, tolerancia y reproducción. En el presente trabajo analice si el daño foliar mecanico inducia una respuesta relacionada con la resistencia o la tolerancia contra los herbívoros. En un experimento con plantas dañadas y no dañadas se midió la respuesta defensiva tomando en cuenta seis caracteres, altura, tasa relativa de crecimiento, número de hojas, concentración de clorofila, densidad de tricomas, días para alcanzar a la reproducción y número de botones florales. La clorofila y el número de tricomas fueron significativamente mayores en las plantas dañadas en relación a las no dañadas. El resto de los rasgos fueron similares entre ambos grupos experimentales. Este estudio encontró que las plantas de chile serrano pueden responder al daño foliar. Particularmente. *C. annuum* emplea su energía en aumentar el número de tricomas foliares en la cara abaxial de la hoja y de aumentar la concentración de clorofila, caracteres relacionados con la resistencia y la tolerancia en plantas, respectivamente.

“Respuestas en la defensa contra herbívoros inducidas por daño foliar artificial en *Capsicum annuum* var. *Serrano*.”

TESIS

Que presenta:

Edlin Atziri Valenzuela Apodaca

APROBADA POR:



---

DR. RAFAEL BELLO BEDOY

Presidente del Jurado



---

DR. RODRIGO MENDEZ ALONSO

Sinodal Propietario



---

DRA. ROXANA RICO MORA

Sinodal Propietario

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco al universo, al tiempo, a los problemas, las situaciones y a las personas que han tenido un momento, una conexión conmigo, porque todo esto me ha traído a este momento, a este lugar.

A mis sinodales; Rodrigo Méndez por todos esos consejos y sugerencias que hicieron que este trabajo pudiese llenar las expectativas de una persona tan experimentada y centrada como él. Y a Roxana Rico, por re despertar en mí ese interés por las plantas en sus maravillosas clases, que me inspiraron a buscar más y aventurarme a tomar una materia de otra carrera y claro, por su gran ayuda en los últimos meses. Especialmente quiero agradecer a Rafael Bello, mi director de tesis, que creyó y vio ese algo en mí que lo hizo invitarme a realizar este proyecto, porque yo era una solo ambientóloga tomando una clase de biología por diversión, él me ayudó a encontrar mi verdadera pasión y descubrir lo que quiero hacer de mi vida profesional. Infinitas gracias a los tres por creer en mí, por ayudarme y apoyarme en este proyecto, sin ustedes esto no hubiese sido posible.

A mis compañeros de laboratorio Juan Zepeda y Carlo Gonzales, que estuvieron ahí en los días de mediciones; ensuciándose las manos en el día de trasplante, contando hojas y demás, muchas gracias. A Gustavo Vásquez, con quien además viví todas esas mañanas de la etapa más difícil, escribir; siempre compartiendo música, anécdotas, sueños, planes y consejos que nos

empujaban a seguir, muchas gracias. A Aldo Michel, que estuvo ahí en todo mi proceso de tesis, que siempre estaba dispuesto a llevarme a la escuela cuando se me olvidaba que tocaba regar a las plantas o alimentar a los insectos, por esperarme mientras le hablaba y cantaba a mis plantas y en realidad por todo, muchas gracias.

A mis amigas Katia, Melisa y Ale, bebés no quiero ni imaginarme que hubiese sido de mí sin ustedes durante estos años en la universidad, sin todas esas noches de desvelo en conjunto, tanto por cuestiones escolares, como esas inolvidables noches de fiesta, de verdad no tengo palabras para agradecerles su tiempo y su amistad.

Agradezco a mi familia, que siempre ha creído en mí y que están ahí siempre; Principalmente a mi madre y mi nana, quienes siempre han demostrado ser las personas en las que puedo confiar ciegamente, que siempre han dado todo por mí y mi bienestar, infinitas gracias. Sin ustedes, nada de lo que he hecho sería posible, todos mis logros y éxitos son para ustedes.

# ÍNDICE

|  |     |
|--|-----|
| RESUMEN .....  | i   |
| AGRADECIMIENTOS .....  | ii  |
| ÍNDICE .....   | v   |
| LISTA DE TABLAS .....  | vi  |
| LISTA DE FIGURAS .....                                       | vi  |
| I. INTRODUCCIÓN .....  | 1   |
| II. ANTECEDENTES .....                                       | 6   |
| III. OBJETIVOS .....   | 8   |
| IV. MATERIALES Y METODOLOGÍA .....                           | 9   |
| 4.1 Diseño experimental .....                                | 9   |
| 4.2 Tratamiento de daño foliar .....                         | 10  |
| 4.3 Colecta de datos .....                                   | 11  |
| 4.3.1 Altura y tasa relativa de crecimiento .....            | 11  |
| 4.3.2 Número de hojas .....                                  | 12  |
| 4.3.3 Concentración de clorofila .....                       | 12  |
| 4.3.4 Número de tricomas .....                               | 12  |
| 4.3.5 Día de la floración y número de botones florales ..... | 14  |
| 4.3.6 Días a la reproducción .....                           | 14  |
| 4.3.7 Análisis estadístico .....                             | 14  |
| V. RESULTADOS .....  | 15  |
| VI. DISCUSIÓN .....  | 20  |
| 6.1 Tasa relativa de crecimiento (TRC) .....                 | 20  |
| 6.2 Concentración de clorofila .....                         | 21  |
| 6.3 Número de Tricomas .....                                 | 23  |
| 6.4 Número de botones y días a la reproducción .....         | 25  |
| 6.5 Desventajas y recomendaciones .....                      | 28  |
| VII. CONCLUSIÓN .....  | 29  |
| VIII. BIBLIOGRAFÍA .....                                     | 311 |

## LISTA DE TABLAS

|   |    |
|---|----|
| Tabla 1. Análisis de varianza de los caracteres fenotípicos de chile serrano relacionados con resistencia y tolerancia antes y después del tratamiento de daño..... | 15 |
|---|----|

## LISTA DE FIGURAS

|   |    |
|---|----|
| Figura 1. Plantas de chile serrano dentro de la cámara de crecimiento en dos etapas.....                      | 9  |
| Figura 2. Plantas de chile serrano.....   | 10 |
| Figura 3. Tricomas foliares.....  | 13 |
| Figura 4. Índice de Concentración de Clorofila en plantas de chile serrano con daño (CD) y sin daño (SD)..... | 16 |
| Figura 5. Número de tricomas foliares en plantas de chile serrano con daño (CD) y sin daño (SD).....          | 16 |
| Figura 6. Medida del tallo en plantas de chile serrano con daño (CD) y sin daño (SD).....                     | 17 |
| Figura 7. Número de hojas en plantas de chile serrano con daño (CD) y sin daño (SD).....                      | 17 |
| Figura 8. Variables de reproducción en plantas de chile serrano con daño (CD) y sin daño (SD).....            | 18 |
| Figura 9. Tasa Relativa de Crecimiento en plantas de chile serrano con daño (CD) y sin daño (SD).....         | 19 |

## I. INTRODUCCIÓN

Las plantas silvestres y cultivadas están expuestas en sus ambientes al ataque por herbívoros y patógenos que comprometen su sobrevivencia, crecimiento y reproducción (Kennedy & Barbour, 1992). El daño de los herbívoros y patógenos reduce la adecuación de las plantas, por lo cual éstas han evolucionado hacia un conjunto de estrategias defensivas. Las plantas se defienden de herbívoros y patógenos por medio de estrategias de resistencia y tolerancia, para reducir el daño y sus efectos negativos. Aunque se considera que la domesticación ha influido en la evolución de las características defensivas de las plantas, sus efectos no han sido estudiados con detalle (Turcotte *et al.*, 2014; 2015), al igual que los mecanismos de respuesta al daño por herbívoros, sean estos de la tolerancia y/o resistencia de las plantas cultivadas han sido poco estudiados.

La tolerancia de las plantas se define como la capacidad de recuperarse, crecer y reproducirse una vez que ha ocurrido daño por herbívoros o estrés ambiental (Strauss & Agrawal, 1999). En consecuencia, la tolerancia es la habilidad de una planta para reducir los efectos negativos del daño por herbívoros en su adecuación o “fitness” (Stowe *et al.* 2000; Fornoni *et al.*, 2003; Strauss & Agrawal, 1999). Empíricamente se ha demostrado mediante estudios genéticos cuantitativos que este es un rasgo heredable, el cual evoluciona como una defensa adaptativa a los herbívoros (Fornoni, 2011). Se considera

que la tolerancia al daño es una estrategia cuya expresión está condicionada por la ocurrencia de daño en el cuerpo de la planta. Sin embargo, se ha propuesto que la distribución de los patrones de respuesta que se observan en los estudios y otros rasgos ecológicos relevantes expresados antes del daño pueden explicar la capacidad de las plantas para recuperarse después de que los herbívoros ataquen (Fornoni, 2011).

La tolerancia a herbívoros se relaciona con la expresión plástica de diversos caracteres de los rasgos antes y después del daño (Núñez-Farfán et al. 2007). Existen cinco principales mecanismos envueltos en el incremento de tolerancia según Strauss & Agrawal (1999): El incremento neto de la tasa fotosintética después del daño, el incremento de la tasa relativa de crecimiento, el incremento de la ramificación después de la liberación de la dominancia apical, niveles altos pre-existentes de almacenamiento de carbono en las raíces por reproducción distribuida sobre el suelo y la habilidad para derivar almacenes de carbón de las raíces a los brotes después del daño. Además, todas estas respuestas pueden ser sensibles a las condiciones ambientales (Fornoni, 2011).

El aumento de la actividad fotosintética de las hojas es uno de los mecanismos más utilizados para determinar el grado de tolerancia de las plantas. La remoción de tejido foliar o defoliación por los herbívoros disminuye el área disponible para fotosintetizar y esto puede propiciar un incremento de la tasa fotosintética en el tejido remanente, aunque no se comporte de la misma

manera en todas las plantas (Tiffin, 2000). La concentración de clorofila en las hojas se asocia con la actividad fotosintética de las plantas. Sin embargo, no se ha estudiado con detalle si el daño que causan los herbívoros induce una respuesta de las plantas para aumentar o mantener niveles óptimos para llevar a cabo la actividad fotosintética (Zangerl *et. al.*, 2002). De esta forma, aunque se ha propuesto que la regulación en la clorofila es un mecanismo relacionado con la tolerancia, no existen hipótesis precisas sobre el comportamiento de la clorofila una vez que ocurre el daño.

Otro componente de la defensa de las plantas es la resistencia y esta puede ser igualmente inducida por el daño causado por herbívoros. Painter (1951) clasificó los mecanismos de resistencia en tres: Preferencia/No preferencia, antibiosis y tolerancia. Después, Kogan & Ortman (1978) propusieron el término antixenosis para el mecanismo de no preferencia; esto para denotar con mayor precisión las características que disponen a la planta para oviposición, alimento y resguardo. Por otra parte, la antibiosis es el efecto perjudicial o destructivo que los hospederos ejercen por medios químicos en el crecimiento, desarrollo o sobrevivencia del herbívoro (Bosland & Ellington, 1996). La resistencia de las plantas a herbívoros está caracterizada por tener un efecto negativo en la adecuación o rendimiento de los herbívoros. (Leimu & Koricheva, 2006; Fornoni *et al.*, 2003; Bailey & Schweitzer, 2010)

Los tricomas son estructuras uni- o multi- celulares que se encuentran en la epidermis de la planta y su densidad en las hojas es un componente común de la resistencia que reduce la oviposición y/o el consumo de tejido por insectos (Levin, 1973). Estudios han encontrado que los insectos prefieren anidar y consumir las hojas que presentan una menor densidad de tricomas (Fordyce & Agrawal, 2001), siendo esto una evidencia que apoya la idea de que los tricomas desempeñan un papel defensivo (Marquis, 1991; Peter *et al.*, 1995; Valverde *et al.*, 2001; Dalin *et al.*, 2008; Gonzáles *et al.*, 2008; Wey-Jun *et al.*, 2009). Además, el número de tricomas tiene un comportamiento plástico, pues en muchas de las especies de plantas la densidad de tricomas de las nuevas hojas se incrementa después del daño de herbívoros (Holeski, 2007).

Este estudio examina la respuesta de las plantas de chile serrano al daño foliar artificial, como una simulación del daño por herbívoros que sufren las plantas en agro-ecosistemas. Se evaluaron respuestas relacionadas con la resistencia: densidad de tricomas foliares y con la tolerancia: número de hojas, tasa relativa de crecimiento del tallo y concentración de clorofila. Además se examinaron dos indicadores de la reproducción, número de días a la reproducción y número de botones florales, como medida de adecuación. En particular se espera encontrar que las plantas de chile serrano sometidas al tratamiento de daño incrementen el número de tricomas en sus hojas como señal de respuesta para resistir el daño. Además, se espera detectar

diferencias en la concentración de clorofila entre plantas con y sin daño foliar en las plantas de chile serrano.

Con esto se pretende responder las siguientes preguntas: (i) ¿Induce el daño foliar una respuesta en las plantas de chile serrano? (ii) ¿Afecta por igual el daño foliar en la expresión de los componentes de resistencia y tolerancia?

Mi hipótesis principal en este experimento es que las plantas de chile serrano sometidas al tratamiento de daño incrementen el número de tricomas en sus hojas, como señal de respuesta para resistir el daño.

## II. ANTECEDENTES

El chile (*Capsicum annuum*) es una planta solanácea que es atacada por enemigos naturales. En México, anualmente se siembran en promedio 9 mil hectáreas de chile serrano (INIFAP, 2010). El chile serrano es un arbusto perenne que se caracteriza por sus frutos de tamaño pequeño y forma alargada-cilíndrica de color verde y rojo al madurar, presenta flores blancas con seis pétalos. Necesitan de una gran cantidad de luz solar, calor y agua y se siembran a una profundidad de entre 6-10 mm, con una distancia entre plantas sugerida de 60 cm. Tarda entre 6-12 días en germinar y entre 70-120 días para ser cosechada, normalmente alcanza una altura aproximada de 40 cm.

A pesar de su importancia económica y cultural (Rodríguez, 2012) se ha estudiado poco sobre la ecología de la interacción entre sus herbívoros, patógenos y particularmente sobre sus estrategias de tolerancia y resistencia (Subramaya, 1982; Firdaus *et al.*, 2011; Arnedo-Andrés *et al.*, 2006). Según el INIFAP (2003), en San Luis Potosí la planta de chile serrano es atacada por varias plagas como *Anthonomus eugenii* (*Coleoptera: Curculionidae*) un insecto barrenador que deposita huevecillos en el interior de los frutos donde crecen las larvas; La mosquita blanca, *Besimbia tabaco*, que pone huevecillos en el lado abaxial de las hojas y se alimenta del tejido de la planta y el pulgón verde, *Myzus persicae*, que se alimenta del envés de las hojas y succiona la savia de estas y los brotes, inyectando una saliva tóxica que distorsiona las hojas,

crecen menos, se marchitan y caen, además de reducir la capacidad fotosintética. Otra larva que ataca a *C. annuum* es el Minador de la hoja (*Liriomyza spp.*) que pone huevecillos en el envés de la hoja, alimentándose de su tejido, desfigura la hoja; la Araña roja (*Tetranychus spp.*) también comienza por dañar el envés de la hoja, secretando una telaraña que hace que la planta tenga un aspecto enfermizo de color amarillento y café, resultando en una pérdida de hojas. *Spodoptera exigua* (Gusano soldado) es una palomilla que deposita sus huevecillos sobre las hojas y las cubre con una sustancia gris, las larvas se alimentan de las hojas y frutos.

Algunos estudios se ha documentado que diferentes variedades de chile se ven afectadas en el campo principalmente por insectos como la mosquita blanca; sin embargo un análisis realizado por Firdaus *et al.*, (2011) mostraron que el chile serrano presenta resistencia a dicha plaga, también el pulgón melocotonero (*Myzus persicae*) es una de las plagas que afecta a *C. annuum* (Bosland & Ellington, 1996). En cuanto a patógenos, se encontró que los chiles son hospederos de virus como el huasteco del chile (PHV), el virus texano del chile-Tamaulipas (TPV-T) (Garzón *et al.*, 2002), alguno chiles silvestres son resistentes al virus de PHV (Hernández-Verdugo *et al.*, 2001). A demás estudios realizados por Sensoy *et al.* (2007) mostraron que el chile serrano es resistente a la colonización de micorrizas del tipo *Gi* (*Glomus intraradices*) y que este es más susceptible a la colonización de las micorrizas del tipo *Gm* (*Gigaspora margarita*).

### **III. OBJETIVOS**

- Determinar si el daño foliar induce una respuesta en las plantas de chile serrano.
- Determinar si el daño foliar afecta por igual en la expresión de los componentes de resistencia y tolerancia.

## IV. MATERIALES Y METODOLOGÍA

### 4.1 Diseño experimental

Para este experimento se utilizaron semillas de chile serrano (*Capsicum annuum var. serrano*) Vita del Rancho los Molinos (EU). Para favorecer la germinación, las semillas se mantuvieron bien sumergidas en un recipiente con agua potable por tres días. Posteriormente, fueron sembradas en charolas de germinación con sustrato estéril BM3 Berger. Las charolas fueron colocadas en una cámara de crecimiento, con un fotoperiodo de 16 horas de luz y 8 horas de oscuridad, y a una temperatura constante de 25°C y se regaron para mantener húmedo el sustrato (Figura 1A).



**Figura 1. Plantas de chile serrano dentro de la cámara de crecimiento en dos etapas. A) Charolas de germinación y B) macetas. En la imagen se muestra una fotografía de las charolas a 5 días de haber germinado y en el día del trasplante.**

Una vez germinadas las semillas, fueron trasplantadas individualmente a macetas de 750 mL con suelo Berger BM3 (Figura 1B). Una vez que las plántulas se establecieron, se aplicó al suelo de cada maceta 25 mL de una solución de solución de fertilizante NPK 19-19-19 (Scotts) preparado a una concentración de  $1\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$  para evitar el estrés por falta de nutrientes.

## 4.2 Tratamiento de daño foliar

Cuando las plantas presentaban entre 7 y 8 hojas se eligieron 60 individuos que presentaran una altura similar para evitar variaciones en la respuesta de las plantas asociadas a la edad. A una submuestra de 30 plantas se le aplicó un tratamiento de daño mecánico utilizando una perforadora de papel. Para llevar a cabo el daño, a cada una de las hojas de cada planta se le hicieron dos perforaciones cuidando no dañar la vena principal de la hoja. Los orificios tenían un diámetro de 0.6 cm cada uno (área de 0.283 cm<sup>2</sup>), es decir que se le removieron 0.565 cm<sup>2</sup> a cada una de las hojas. Otra muestra de 30 plantas no fue dañada en sus hojas y fue el grupo control (Figura 2).



**Figura 2. Plantas de chile serrano.** Del lado derecho se puede observar una planta con tratamiento de daño y del izquierdo una sin daño.

### 4.3 Colecta de datos

A los 49 días de la germinación, el día del tratamiento foliar se realizó la primera colecta de los datos, con las variables de altura del tallo (altura 1), número de hojas y concentración de clorofila.

#### 4.3.1 Altura y tasa relativa de crecimiento

Posterior al daño se midió la altura (altura 2), el día en el que comenzaron a producir su primer botón foliar. La altura de las plantas (medida del tallo) se tomó en centímetros midiendo desde la base de la planta al nivel del suelo hasta la punta y se calculó la tasa relativa de crecimiento (TRC o RGR) en las plantas con y sin daño.

Para evaluar si el daño afectó el crecimiento en las plantas de chile serrano la tasa relativa de crecimiento se calculó utilizando la siguiente fórmula:

$$TRC = \text{Log}\left(\frac{\text{Altura2} - \text{Altura1}}{\text{número de días}}\right) + k$$

Donde *altura 1* y *altura 2* se refiere a la medida en centímetros del tallo en las dos mediciones, respectivamente; *el número de días* se refiere a los días transcurridos entre la floración y el día del tratamiento foliar para cada planta.

Se realizó la corrección de la fórmula, sumándole una constante *k*, donde *k=1*, para que la *TRC* tuviera números positivos.

#### 4.3.2 Número de hojas

De igual manera, se contó el número de hojas producidas después del tratamiento para cada una de las plantas. Se identificó el número de hojas mediante una marca de alambre colocada en el tallo a la altura de la hoja más joven el día del tratamiento del daño.

#### 4.3.3 Concentración de clorofila

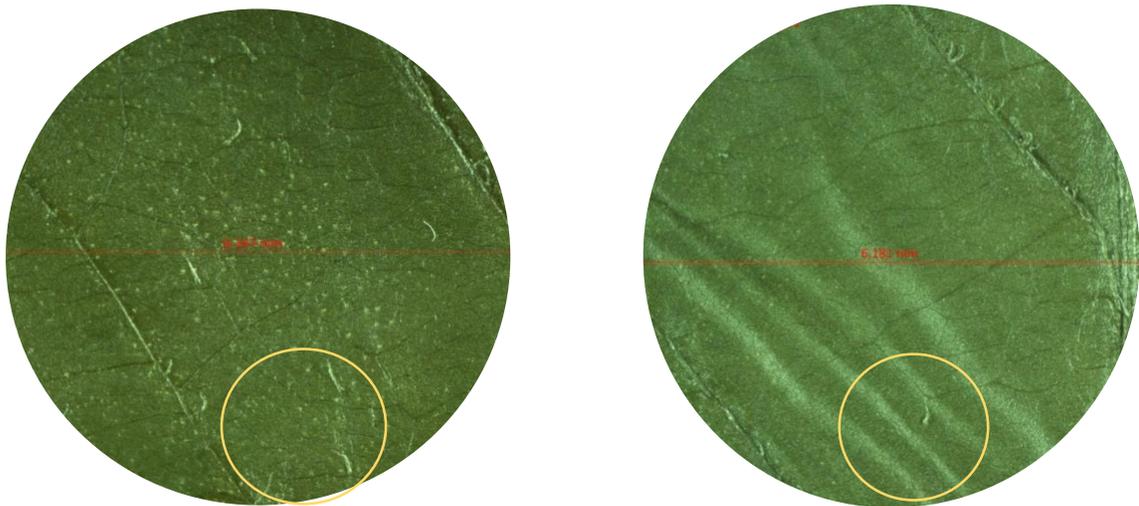
Una vez que se contaron las hojas se midió la clorofila por medio de un medidor no destructivo CCM-200 plus Chlorophyl Content Meter (Opti Sciences, NY, USA) en una muestra de tres hojas por individuo: Las hojas seleccionadas para medir la concentración de clorofila fueron las 2, 4 y 6 a partir de que se realizó el tratamiento de daño foliar, tanto en plantas dañadas como en plantas no dañadas. Con estas medidas se calculó un promedio de la concentración de clorofila de las tres hojas mencionadas (ICC) para cada una de las plantas. El modelo CCM-200 plus mide un área de 9.52mm. Este medidor indica la cantidad de contenido de clorofila en un índice de contenido de clorofila ICC.

#### 4.3.4 Número de tricomas

Para determinar si el daño foliar indujo una respuesta en la producción de tricomas foliares en las plantas de *C. annuum*, se colectó una muestra de tres hojas de la parte superior para contar el número de tricomas en un área determinada y obtener la densidad de tricomas foliares. Este número de tricomas puede ser considerado como un indicador de resistencia de estas

plantas (Valverde *et al.*, 2001). Las hojas se colectaron de plantas con y sin daño, cuidando que las tres hojas estuvieran bien desarrolladas.

El conteo se realizó en el espacio de la tercera vena del lado izquierdo de la vena principal de las hojas. Los tricomas se contaron tanto en la cara adaxial (haz de la hoja), como de la cara abaxial (envés de la hoja).



**Figura 3. Tricomas foliares.** Se muestran ejemplos de hojas vistas en el estereoscopio A) Hoja promedio en una planta con tratamiento de daño y B) Hoja promedio sin daño. Los tricomas se encuentran resaltados por círculos amarillos y se puede observar con claridad el aumento de tricomas que presentan las plantas que fueron dañadas.

Para el conteo, se tomó una foto de la hoja empleando una cámara AxioCam ICc 5 (Zeiss), acoplada a un estereoscopio Stemi 2000-C (Zeiss). Se empleó el programa Zen (Zeiss) para realizar los conteos ya que este permite controlar la escala, calibrada para el objetivo particular, que en este caso fue de 1x. Sobre la imagen digital, se dibujó un círculo de 30 mm<sup>2</sup> de área y se contaron los tricomas que aparecían dentro del círculo, a excepción de aquellos que

formaran parte de alguna de las venas en caso de que estas se encontraran dentro del círculo (Figura 3). Se realizó un promedio de los tricomas encontrados en las tres hojas y este fue el que se atribuyó a cada una de las plantas.

#### 4.3.5 Día de la floración y número de botones florales

Se registró el día de cada una de las plantas produjo su o sus primera flores, además de contar y registrar los botones florales.

#### 4.3.6 Días a la reproducción

Para determinar el efecto del tratamiento de daño sobre la floración, en plantas con y sin daño se calculó el número de días a la reproducción mediante la resta de la fecha del día de la planta presentó la primera flor abierta (día que se tomó la segunda captura de datos) y a la fecha del día del tratamiento, es decir:

$$\text{Días a la reproducción} = \text{Día de floración} - \text{Día del daño}$$

#### 4.3.7 Análisis estadístico

Se realizó un análisis estadístico t-Student para determinar el efecto que presenta cada una de las variables enlistadas anteriormente, realizando el análisis entre los tratamientos Con daño (CD) y Sin daño (SD) para cada una de las variables, así como un análisis en conjunto de todas las variables para determinar si los resultados eran significativos.

## V. RESULTADOS

El daño foliar tuvo un efecto variable en las plantas de chile serrano; aunque su efecto solo fue significativo en dos de los seis caracteres medidos.

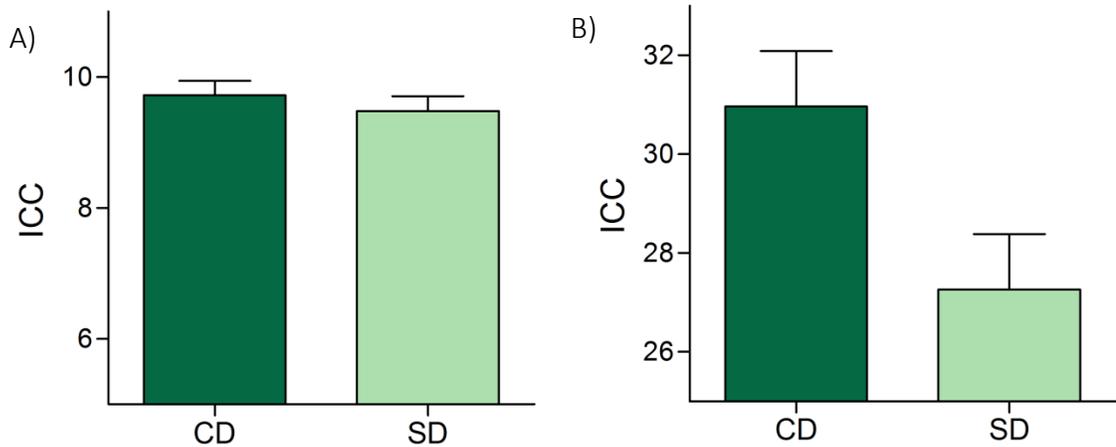
**Tabla I. Análisis de varianza de los caracteres fenotípicos de chile serrano relacionados con resistencia y tolerancia antes y después del tratamiento de daño.** Los valores en negritas indican diferencias significativas estadísticamente.

| Tratamiento      | Carácter                     | <i>g.L.</i> | <i>t</i> | <i>P</i>       |
|------------------|------------------------------|-------------|----------|----------------|
| Antes del daño   | Medida del tallo 1           | 55.36       | -1.03    | 0.15           |
|                  | Número de hojas 1            | 57.65       | -0.45    | 0.33           |
|                  | Clorofila 1                  | 45.21       | -0.86    | 0.20           |
| Después del daño | Medida del tallo 2           | 36.51       | 0.18     | 0.57           |
|                  | Número de hojas 2            | 45.51       | -0.61    | 0.27           |
|                  | Clorofila 2                  | 42.16       | -2.01    | <b>0.03</b>    |
|                  | No. de tricomas Adaxial 2    | 43.80       | -0.74    | 0.23           |
|                  | No. de tricomas Abaxial 2    | 35.17       | -4.46    | <b>-0.0001</b> |
|                  | Número de Botones            | 45.31       | -1.60    | 0.06           |
|                  | Tasa Relativa de Crecimiento | 26.51       | -0.16    | 0.44           |
|                  | Días a la reproducción       | 24.16       | 1.78     | 0.96           |

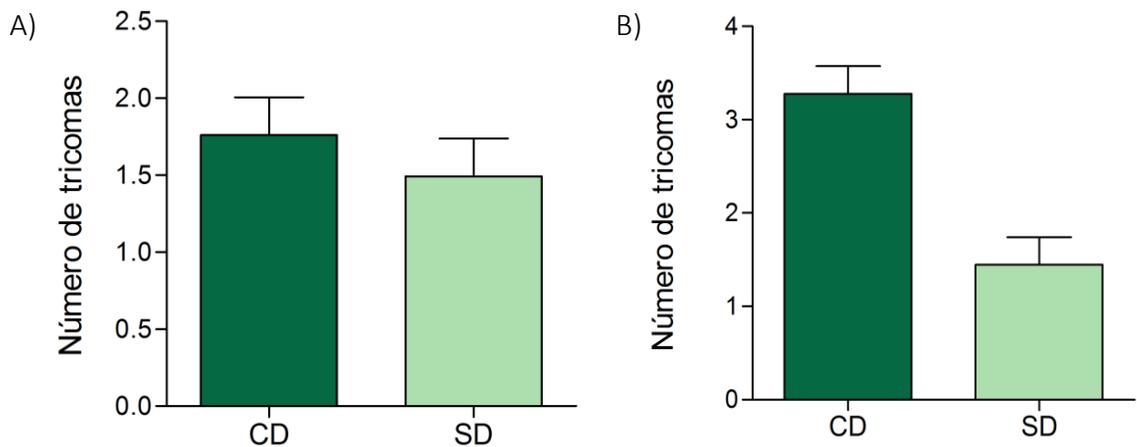
El índice de concentración de clorofila (ICC) fue uno de los índices de tolerancia analizados y resultó significativamente diferente (Tabla I). Las plantas sin daño presentaron un ICC promedio de 27.69, mientras que el valor ICC para las dañadas fue de 30.82, siendo 10% mayor en estas últimas (Figura 4 A y B).

De la misma manera, el número promedio de tricomas, que fue la medida de resistencia analizada difirió significativamente entre las plantas con y sin daño en la cara abaxial (Tabla I). Mientras que las plantas con daño presentaron un número promedio de 3.28 ( $\pm 1$  E.E. = 0.341), lo que representó un incremento del 56% con respecto a las plantas sin daño que presentaron un promedio de

1.46 tricomas ( $\pm 1$  E.E. = 0.0.223) (Figura 5 A y B). En contraste, el número promedio de tricomas de la cara adaxial de la hoja no mostró una diferencia significativa entre plantas con daño y sin daño, que fueron de 1.70 ( $\pm 1$  E.E. = 0.232) y 1.46 ( $\pm 1$  E.E. = 0.226; Tabla I), respectivamente.

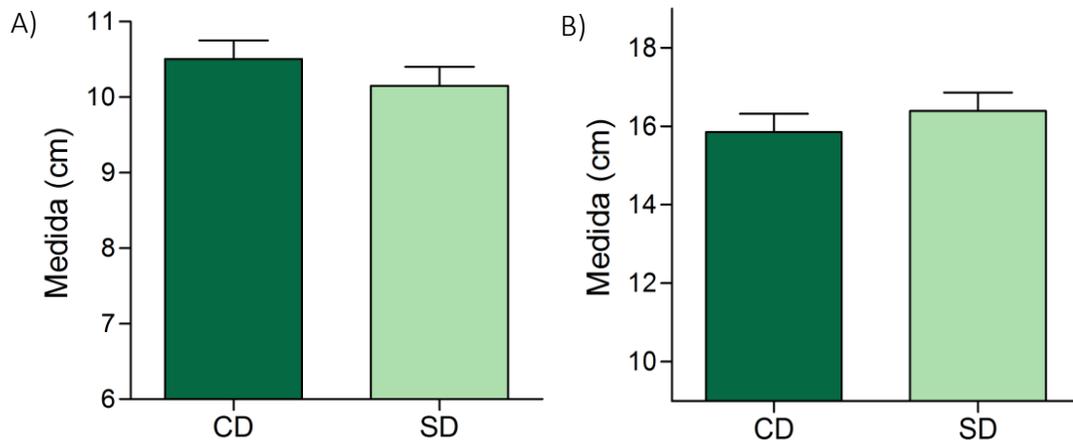


**Figura 4. Índice de Concentración de Clorofila en plantas de chile serrano con daño (CD) y sin daño (SD).** A) Antes y B) después del tratamiento de daño foliar.

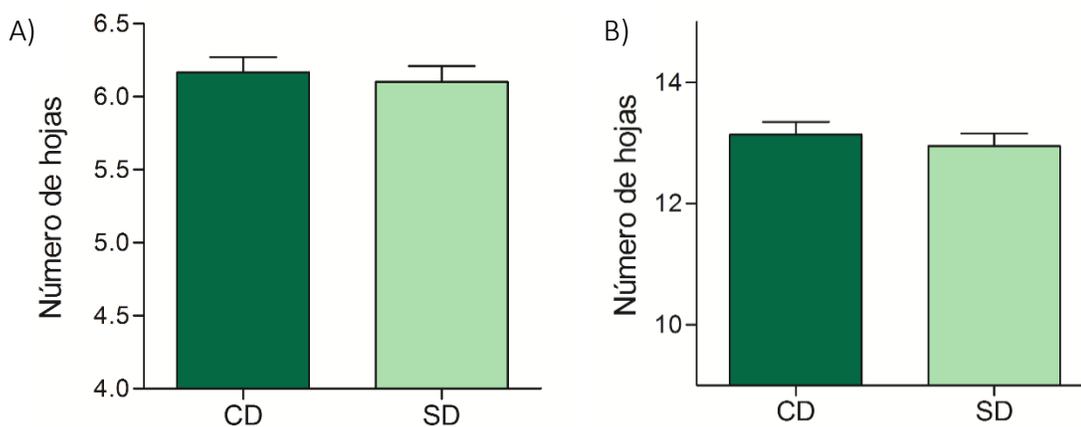


**Figura 5. Número de tricomas foliares en plantas de chile serrano con daño (CD) y sin daño (SD).** A) Antes y B) después del tratamiento de daño foliar.

El resto de los caracteres: medida del tallo, número de hojas, número de botones y tasa relativa de crecimiento no fueron diferentes entre las plantas que recibieron el tratamiento y las que no (Tabla I). La altura promedio del tallo después del tratamiento fue de 15.86 cm ( $\pm 1$  E.E. = 0.335) y 15.98 cm ( $\pm 1$  E.E. = 0.588; Figura 6 A y B) para las plantas con daño y sin daño respectivamente. Lo que representó una disminución del 0.3% en el crecimiento del tallo de las plantas con daño foliar, durante el periodo experimental.



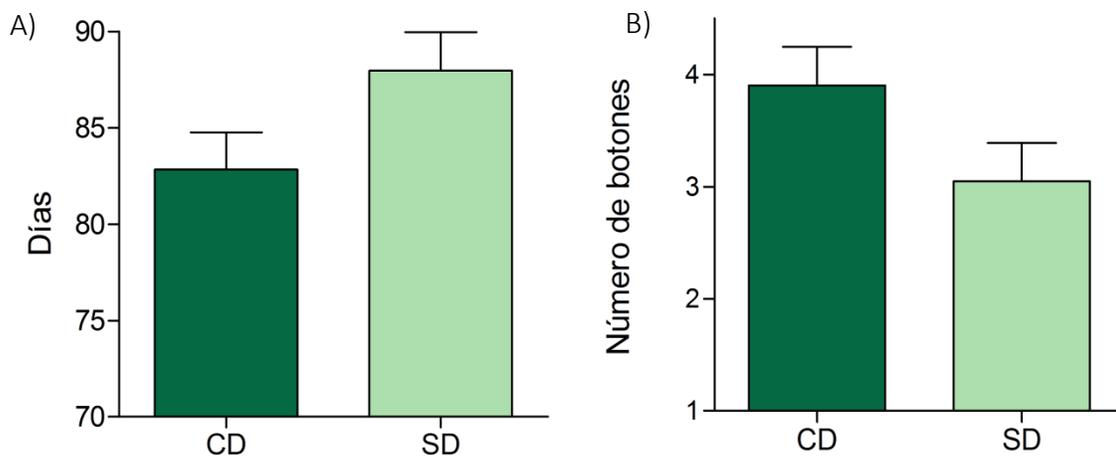
**Figura 6. Medida del tallo en plantas de chile serrano con daño (CD) y sin daño (SD). A) Antes y B) después del tratamiento de daño foliar.**



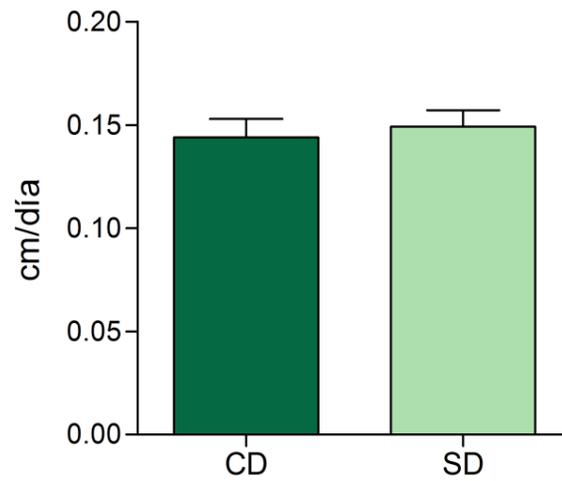
**Figura 7. Número de hojas en plantas de chile serrano con daño (CD) y sin daño (SD). A) Antes y B) después del tratamiento de daño foliar.**

El número de hojas tampoco difirió significativamente, sus números promedios fueron de 13.13 ( $\pm 1$  E.E. = 0.184) y 12.96 ( $\pm 1$  E.E. = 0.204; Figura 7 A y B) hojas para las plantas con y sin daño, respectivamente.

El número de botones florales promedio en las plantas con daño fue de 3.83 ( $\pm 1$  E.E. = 0.293) y en las plantas sin daño fue de 3.13 ( $\pm 1$  E.E. = 0.331; Figura 8 B), aun cuando esta no fue significativa, esto representó una diferencia de 18%. Tampoco el día a la reproducción fue significativamente diferente en las plantas de *C. annuum*, las plantas dañadas se reprodujeron en un promedio de 82.83 días ( $\pm 1$  E.E. = 0.76) mientras que en las plantas sin daño el valor fue de 87.95 días ( $\pm 1$  E.E. = 2.78; Figura 8 A), es decir que las plantas con daño se reprodujeron 5 días antes que las plantas sin daño. Lo que representa una diferencia del 0.06% mayor para las plantas que fueron sometidas al tratamiento de daño.



**Figura 8. Variables de reproducción en plantas de chile serrano con daño (CD) y sin daño (SD).** A) Días a la reproducción y B) Número de botones al día de la reproducción.



**Figura 9. Tasa Relativa de Crecimiento en plantas de chile serrano con daño (CD) y sin daño (SD).**

Por último, la Tasa Relativa de Crecimiento (TRC) en plantas con y sin daño fue de 0.15 cm/día ( $\pm 1$  E.E. = 0.753) y 0.14 cm/día ( $\pm 1$  E.E. = 2.78; Figura 2 J), respectivamente, lo que muestra una diferencia no significativa.

## VI. DISCUSIÓN

El experimento tenía como objetivo determinar las respuestas de los componentes de defensa tolerancia y resistencia al daño mecánico foliar inducido en plantas de chile serrano. Igualmente, se consideraron dos componentes de reproducción, el día a la reproducción y el número de botones.

Después de realizar el tratamiento de daño se indujo un incremento en el índice de concentración de clorofila (ICC) y la densidad de tricomas en la cara abaxial, siendo el primero un indicador de tolerancia y el segundo de resistencia. Sin embargo, no encontré diferencias respecto a la medida del tallo, número de hojas, Tasa Relativa de Crecimiento, número de botones y días a la reproducción, lo cual puede implicar que estos caracteres no están involucrados en la respuesta rápida de la tolerancia-resistencia en *C. annuum*.

### 6.1 Tasa relativa de crecimiento (TRC)

Diferentes autores han encontrado una relación entre el potencial de respuesta de la planta a la defoliación en términos de crecimiento, desde incremento hasta reducción en las tasas de crecimiento (Oosterheld, 1992; Ferraro & Oestersheld, 2002). A la relación positiva entre crecimiento y daño se le conoce como crecimiento compensatorio debido a que la planta utiliza su energía para compensar la remoción de la biomasa del tejido funcional (Belsky, 1986; Ferraro & Oosterheld, 2002) En este estudio, no se encontraron

diferencias en la tasa relativa de crecimiento para el chile serrano entre el grupo dañado contra el no dañado.

Se ha documentado que existe una relación entre la respuesta que tendrá la planta hacia el daño debido al costo que tiene la demanda de recursos que genera la defensa. Es decir, la activación de la defensa se da a costa del crecimiento de la planta (Hout *et al.*, 2014) por lo que resultan disyuntivas o “trade-offs” de asignación entre características de resistencia y tolerancia, como por ejemplo, una inversión en tricomas puede limitar el crecimiento.

En el presente experimento, las plantas con y sin daño tuvieron un crecimiento similar; lo que indica que el crecimiento de las plantas no fue afectado por el daño, tolerando completamente el daño. El no encontrar una reducción en la TRC implica que las plantas dañadas tenían suficientes recursos para mantener constante su tasa de crecimiento y al mismo tiempo realizar una inversión mayor en una asignación diferencial de recursos para la tolerancia y resistencia, al aumentar la concentración de clorofila y el número de tricomas.

## 6.2 Concentración de clorofila

Los resultados de este estudio detectaron un incremento en la cantidad de clorofila en el tejido foliar de las plantas dañadas a diferencia de las no dañadas. Además el daño, al ser causado en una etapa tardía de la ontogenia de la planta podría limitar la asignación a el crecimiento, y que por ende esta

sea asignada a reproducción (Boege *et al.*, 2007) sin embargo, esto podría saberse con certeza solamente causando daño en diferentes etapas de la planta, hasta llegar a la reproducción y de este modo conocer si es la razón por la cual la energía no se asigna al crecimiento.

El daño foliar causado en este estudio incrementó significativamente el contenido de clorofila de las plantas. Este resultado es novedoso ya que en pocos estudios se ha registrado el incremento en clorofila en respuesta al daño por herbívoros (Huang *et al.*, 2013). Además, el incremento encontrado en la concentración de clorofila contrasta con otros estudios donde disminuye la síntesis de clorofila en el tejido dañado (Zangerl *et al.*, 2002) o donde no hay cambios (Huang *et al.*, 2004). Por ejemplo, en el tomate *Solanum lycopersicum* se encontró que el nivel de clorofila se mantenía estable a lo largo de 38 días, donde las plantas estuvieron sujetas a daño por herbívoros (Huang *et al.*, 2013). En este experimento, las plantas de *C. annuum* solo fueron dañadas una vez y es posible que la respuesta positiva en el nivel de clorofila sea asociada a que no sufrieron daño continuo. Es necesario llevar a cabo experimentos más detallados para determinar si la síntesis de clorofila es reducida bajo condiciones de daño continuo, como es posible que ocurra con esta especie en la naturaleza.

El incremento en la concentración de clorofila puede ser adaptativo, si este influye sobre la tasa de fotosíntesis y la producción de recursos asignados a la

tolerancia. En este estudio la concentración de clorofila fue analizada como un componente de tolerancia para saber si las plantas incrementaban su nivel en las hojas una vez ocurrido el daño. Thomson *et al.* (2002) encontraron una relación entre el daño por herbívoros y el incremento de la capacidad fotosintética en *Cucumis sativus*, cuando estaba cerca del periodo de reproducción. Para *Sporobolus flexuosus* también encontraron una respuesta en el incremento compensatorio de fotosíntesis en un experimento de simulación de herbívoros, sin embargo se encontró que este incremento depende de la cantidad de luz que permite pasar el dosel (Senock *et al.*, 1991).

El chile serrano respondió al daño foliar incrementando la concentración de clorofila en sus hojas nuevas a diferencia de aquellas plantas que no habían sufrido un daño. Esto puede implicar que al incrementar la cantidad de clorofila en sus hojas *C. annuum*, tendrá un mayor rendimiento fotosintético que por ende le traería mayor cantidad de energía disponible para defenderse del daño, sin embargo habría que medir el rendimiento fotosintético en el chile serrano para comprobar esto.

### 6.3 Número de Tricomas

Los tricomas influyen sobre la oviposición y la alimentación en un gran rango de insectos y herbívoros, (Levin, 1973; Dalin *et al.*, 2008) pues el daño de herbívoros está negativamente relacionado con muchas especies de plantas (Dalin *et al.*, 2008). La remoción de tricomas en las plantas en diferentes

estudios ha demostrado un incremento en la tasa de consumo de distintas especies de herbívoros (Kumar, 1992; Agrawal, 1999; Fordyce & Agrawal, 2001; Valverde *et al.*, 2001; Gonzales *et al.*, 2008), así como la efectividad que los tricomas generan de protección contra herbívoros a las plantas (Ezcurra *et al.*, 1987).

La expresión de los tricomas foliares varía entre las especies de plantas. Por ejemplo en *Origanum x intercedes* se encuentran en ambas caras, pero con mayor densidad en la cara abaxial y dependen de la edad de la planta (Bosabalidis & Skoula, 1996). En algunas especies de *Quercus* de Norte America las hojas presentan tricomas en ambos lados, pero los de la cara adaxial se pierden en la etapa de maduración, sin embargo existe una diferencia cuantitativa y cualitativa inicial (Hardin, 1979). *Capsicum annuum* presenta tricomas glandulares (Adedeji *et al.*, 2007) en ambas caras de la hoja. Además, Bosland & Ellington en 1996 encontraron que *C. annuum* presenta una resistencia relativa menor contra la plaga de áfidos *Myzus persicae* que *C. pubescens* debido a la presencia de un mayor número de tricomas del último. Esto sugiere el papel eficiente de los tricomas como defensa contra áfidos.

En el presente experimento se encontró que el chile serrano no presenta una diferencia significativa entre el número de tricomas para la cara abaxial y adaxial en las plantas sin daño. Sin embargo en las plantas sometidas al tratamiento de daño se encontró un aumento de tricomas en la cara abaxial en

comparación a las plantas sin daño. Este incremento disparado por la señal de daño mecánico que se causó puede considerarse una respuesta defensiva contra herbívoros (Bosland & Ellington, 1996), ya que se ha comprobado que las plantas que tienen un mayor número de tricomas presentan una menor incidencia de daño por herbívoros. Por lo que al crear un daño a la planta se genera una respuesta para protegerse contra el daño que se realizó. Además, se ha demostrado también que la mayoría de los herbívoros que atacan al chile serrano lo hacen en la parte abaxial de las hojas, lo que explica el por qué *C. annuum* responde al daño mediante el aumento del número de tricomas en la cara abaxial de la hoja.

#### 6.4 Número de botones y días a la reproducción

Un efecto común del daño por herbívoros es la reducción en los diferentes componentes del fitness (adecuación), por ejemplo respecto al día a la reproducción, número de flores, frutos y semillas (Marquis, 1992). En este estudio se consideró el día que se llegó a la reproducción y el número de botones desplegados como variables y se esperaba detectar un efecto negativo del daño para conocer la capacidad de las plantas de amortiguar sus efectos. Las plantas que sufrieron daño y las que no, desplegaron sus primeras flores en un número de días y en una cantidad similar en este estudio. Si bien la tolerancia es una medida de los genotipos, estos resultados indican que las plantas de *C. annuum var. Serrano* son completamente tolerantes al nivel de daño causado.

Existen costos implicados en el desarrollo de una respuesta al daño por herbívoros, como lo son la tasa de crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción. En presencia de asignación de recursos para defensa (aumento de ICC y de número de tricomas) se disminuye la asignación de recursos para reproducción (días a la reproducción y número de botones) (Tuomi *et al.*, 1983; Obeso, 2002). La ausencia de variación en los días a la reproducción entre las plantas dañadas y no dañadas se puede atribuir a que las plantas no sufrieron de una limitación de recursos. Por ello, las plantas tuvieron la capacidad de amortiguar el daño inicial.

Marquis (1992) demostró en *Piper arieatum* que el efecto del daño sobre la reproducción varía dependiendo del tiempo en el que se creó este; cuando se realizó una defoliación del 10% de las plantas tres meses antes de la temporada de floración, las ramas dañadas produjeron 80% menos semillas viables, lo que disminuye la adecuación de la planta. Sin embargo, cuando se realizó el experimento en la temporada de floración no hubo diferencias en la producción de semillas o crecimiento.

El chile serrano fue dañado en promedio 36 días antes de que se reprodujera, sin embargo *C. annuum* tarda en reproducirse en promedio 85 días, por lo que esta escala de tiempo pudiese ser comparable con el caso mencionado anteriormente ya que es un hecho que no fue dañado en

temporada de reproducción; sin embargo no se encontró una respuesta en la reproducción.

Un estudio realizado por Abdala-Roberts *et al.* (2005) evaluaron las respuestas de *Cnidocolus aconitifolius* al daño inducido y además por herbívoros, en términos de crecimiento de hoja (semanal), número de flores producidas, número de frutos y el peso de las semillas, para plantas con un porcentaje de 25, 50 y 100% de defoliación. Las plantas dañadas respondían aumentando el crecimiento de sus hojas, disminuían el número de flores, aumentaban el número de flores femeninas y decrecía el número de frutos. Estas respuestas son estrategias compensatorias que la planta desarrolla para tolerar el daño a manera de una asignación de recursos a los tejidos foliares, que se reflejan en variación de las tasas de crecimiento de planta y cambio en la expresión sexual en función de la cantidad de daño, sin embargo al disminuir la producción total de flores se demuestra que *C. aconitifolius* no puede compensar el daño.

El chile serrano, se comportó de manera similar a *C. aconitifolius*, debido a que incrementó su cantidad de clorofila para reestablecer la capacidad fotosintética, mientras que el número de botones y días a la floración de *C. annuum* no fueron significativos, lo que indica que *C. annuum* si puede compensar el daño que se le realizó al menos bajo las condiciones experimentales de mi estudio. Esto apoya la idea de que el chile serrano es

capaz de tolerar completamente el daño foliar en el porcentaje de daño realizado. Sin embargo, habría que hacer diferentes tratamientos de daño con proporciones mayores de daño foliar para evaluar los límites de la tolerancia de esta planta.

### 6.5 Desventajas y recomendaciones

El estudio generó información acerca del chile serrano que no se conocía anteriormente, sin embargo uno de los limitantes de este fue el utilizar un daño mecánico en vez de daño por herbívoros, aun cuando se encontraron respuestas de resistencia y tolerancia; por lo que se recomienda realizar un experimento con herbívoros especialistas y generalistas en un futuro.

## VII. CONCLUSIÓN

El chile serrano presenta respuestas de resistencia y tolerancia al daño inducido foliar. Esto indica que a pesar del proceso de domesticación a la que ha estado sujeta esta variedad, el daño foliar aún provoca la inducción de algunas respuestas una vez que las plantas sufren el daño en sus tejidos foliares.

Existe una relación entre la compensación defensiva por la pérdida de biomasa y el crecimiento de las plantas. *Capsicum annuum* invierte su energía para generar un mayor número de tricomas en la parte abaxial de su hoja y así poder disminuir la ocurrencia de daño por herbívoros. Asimismo, un aumento en la concentración de clorofila en las hojas que nacen después del daño, para poder obtener más energía en el proceso de la fotosíntesis.

Estos resultados indican que en la etapa y al nivel que se le realizó el daño a las plantas, no es necesario el empleo de insecticidas o pesticidas para la defensa contra herbívoros, debido a que la planta de chile serrano posee estrategias en términos de resistencia y tolerancia que se activan cuando este se ve sometido a alguna presión ambiental, en este caso daño mecánico, los cuales le permiten conllevar este tipo de daño sin afectar su desarrollo y reproducción.

Aun cuando el daño que se realizó a las plantas fue mecánico, se observaron las respuestas esperadas según experimentos similares en otras

especies en los que sí se utilizaron herbívoros (Huang *et al.*, 2013; Dalin *et al.*, 2008; Thomson *et al.*, 2002; Abdala-Roberts *et al.*, 2005; Kumar, 1992; Agrawal, 1999; Fordyce & Agrawal, 2001; Valverde *et al.*, 2001; Gonzales *et al.*, 2008), sin embargo se recomienda realizar un experimento para conocer si las respuestas serían similares en un daño por herbívoros, además de condiciones regulares de producción agrícola.

## VIII. BIBLIOGRAFÍA

- Abdala-Roberts, L., & Parra-Tabla V. (2005) "Artificial Defoliation Induces Trichome Production in the Tropical Shrub *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae) 1." *Biotropica* 37(2), 251-257.
- Adedeji, O., Ajuwon, O.Y. & Babawale, O.O. (2007). Foliar epidermal syudies, organographic distribution of trichomes in the family *Solanaceae*. *International Journal of Botany* 3 (3), 276-282.
- Agrawal, A. A., Strauss, S. Y., & Stout, M. J. (1999). Costs of induced responses and tolerance to herbivory in male and female fitness components of wild radish. *Evolution*, 1093-1104.
- Arnedo-Andrés, M. S., Luis-Arteaga, M., & Gil Ortega, R. (2006). New inheritance studies related to Potato Virus Y (PVY) resistance in *Capsicum annum* L. "Serrano Criollo de Morelos-334." *Euphytica*, 151, 95–101.
- Bailey, J. K., & Schweitzer, J. a. (2010). The role of plant resistance and tolerance to herbivory in mediating the effects of introduced herbivores. *Biological Invasions*, 12(2), 337–351.
- Belsky, A. J. (1986). Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist*, 127(6), 970–892.
- Belsky, A. J., Carson, W. P., Jensen, C. L., & Fox, G. A. (1993). Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring?. *Evolutionary Ecology*, 7(1), 109-121.

- Boege, K, Dirzo R., Siemans D., Brown P. (2007). "Ontogenetic switches from plant resistance to tolerance: minimizing costs with age?" *Ecology letters* 10(3), 177-187.
- Bosabilidis, A.M. & Skoula, M. (1996) A comparative study of the glandular trichomes on the upper and lower leaf surfaces of *Origanum x intercedens* Rech. *Journal of Essential Oil Research* 10 (3), 277-286.
- Bosland, P. W., & Ellington, J. J. (1996). Comparison of *Capsicum annuum* and *C. pubescens* for antixenosis as a means of aphid resistance. *HortScience*, 31(6), 1017–1018.
- Dalin, P., Agren, J., Bjorkman, C., Huttunen, P., & Karkkainen, K. (2008). Leaf Trichome Formation and Plant Resistance to Herbivory. *Induced Plant Resistance to Herbivory*, (Levin 1973), 89–105.
- Espinosa, E. G., & Fornoni, J. (2006). Host tolerance does not impose selection on natural enemies. *New Phytologist*, 170, 609–614.
- Ezcurra, E., Gomez, J. C., & Becerra, J. (1987). Diverging patterns of host use by phytophagous insects in relation to leaf pubescence in *Arbutus xalapensis* (Ericaceae). *Oecologia*, 72(3), 479-480.
- Ferraro, D., & Oosterheld, M. (2002). Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos*, 1(January 2001), 125–133.
- Firdaus, S., Van Heusden, A., Harpenas, A., Supena, E. D. J., Visser, R. G. F., & Vosman, B. (2011). Identification of silverleaf whitefly resistance in pepper. *Plant Breeding*, 130, 708–714.

- Fordyce, J. a, & Agrawal, a a. (2001). The role of plant trichomes and caterpillar group size on growth and defense of the pipevine swallowtail *Battus philenor*. *Journal of Animal Ecology*, 70, 997–1005.
- Fornoni, J. (2011). Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. *Functional Ecology*, 25(2), 399–407.
- Fornoni, J., Nuñez-Farfan, J., & Valverde, P. L. (2003). Evolutionary Ecology of Tolerance to Herbivory: Advances and Perspectives. *Comments on Theoretical Biology*, 8, 643–663.
- Garzón, T., J, A., Acosta, G. G., Torres, P, I., Gonzalez C. M., Rivera B. R. F., Maya H. V., & Guevara G. R. G. (2002). Presencia de los Geminivirus, Huasteco del Chile (PHV), Texano del Chile variante Tamaulipas (TPV-T), y Chino del Tomate (VCdT), en los Estados de Guanajuato, Jalisco y San Luis Potosí, México. *Revista Mexicana de Fitopatología*. [print] 2002;, 20, 45–52.
- González, W. L., Negritto, M. a., Suárez, L. H., & Gianoli, E. (2008). Induction of glandular and non-glandular trichomes by damage in leaves of *Madia sativa* under contrasting water regimes. *Acta Oecologica*, 33(1), 128-132.
- Hardin, J.W. (1979) Patterns of variation in foliar trichomes of Eastern North America *Quercus*. *American Journal of Botany* 66 (5), 576-585.
- Hernández-Verdugo, S., Guevara-González, R. G., Rivera-Bustamante, R. F., & Oyama, K. (2001). Screening wild plants of *Capsicum annuum* for resistance to pepper huasteco virus (PHV): Presence of viral DNA and differentiation among populations. *Euphytica*, 122(1), 31–36.

- Holeski, L. M. (2007). Within and between generation phenotypic plasticity in trichome density of *Mimulus guttatus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(6), 2092-2100.
- Holeski, L. M., Chase-Alone, R., & Kelly, J. K. (2010). The genetics of phenotypic plasticity in plant defense: trichome production in *Mimulus guttatus*. *The American Naturalist*, 175(4), 391-400.
- Huang, J., Zhang, P. J., Zhang, J., Lu, Y. B., Huang, F., & Li, M. J. (2013). Chlorophyll content and chlorophyll fluorescence in tomato leaves infested with an invasive mealybug, *Phenacoccus solenopsis* (Hemiptera: Pseudococcidae). *Environmental entomology*, 42 (5), 973-979.
- Huang, Z. A., Jiang, D. A., Yang, Y., Sun, J. W., & Jin, S. H. (2004). Effects of nitrogen deficiency on gas exchange, chlorophyll fluorescence, and antioxidant enzymes in leaves of rice plants. *Photosynthetica*, 42(3), 357-364.
- Huot, B., Yao, J., Montgomery, B. L., & He, S. Y. (2014). Growth-Defense tradeoffs in plants: A balancing act to optimize fitness. *Molecular Plant*, 7(8), 1267–1287.
- Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Agropecuarias (INIFAP). (2003) El cultivo de chile serrano en la zona media de San Luis Potosí. San Luis Potosí, México.
- Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Agropecuarias (INIFAP). (2010) Fitirrigación de chile serrano con riego por goteo en el sur de Tamaulipas. Tamaulipas, México.

- Kennedy, G. G., & Barbour, J. D. (1992). Resistance variation in natural and managed systems. En: Fritz, Robert S. and Ellen Simms, eds. *Plants resistance to herbivores and athogens Ecology, evolution and genetics*. University of Chicago Press, Chicago Press.
- Kogan, M., & Ortman, E. F. (1978). Antixenosis-a new term proposed to define Painter's "nonpreference" modality of resistance. *ESA Bulletin*, 24(2), 175-176.
- Kumar, H. (1992). Inhibition of ovipositional responses of *Chilo partellus* (Lepidoptera: Pyralidae) by the trichomes on the lower leaf surface of a maize cultivar. *Journal of economic entomology*, 85(5), 1736-1739.
- Leimu, R., & Koricheva, J. (2006). A meta-analysis of tradeoffs between plant tolerance and resistance to herbivores: Combining the evidence from ecological and agricultural studies. *Oikos*, 112(1), 1–9.
- Levin, D. A. (1973). The role of trichomes in plant defense. *Quarterly Review of Biology*, 3-15.
- Marquis, R.J. (1991). Evolution of resistance in plants to herbivores. *Evol. Trends Plants* 5, 23-29.
- Marquis, R.J. (1992). The selective impact of herbivores. En: Fritz, Robert S. and Ellen Simms, eds. *Plants resistance to herbivores and athogens: Ecology, evolution and genetics*. University of Chicago Press.
- Nowak, R. S., & Caldwell, M. M. (1984). A test of compensatory photosynthesis in the field: Implications for herbivory tolerance. *Oecologia*, 61(3), 311–318.

- Núñez-Farfán, J. Juan, J. Fornoni, and P. Valverde (2007). The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 541-566. Falta el volumen de la revista
- Obeso, J. R. (2002). The costs of reproduction in plants Author. *New Phytologist*, 155(139), 321–348.
- Oesterheld, M. (1992). Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia*, 92(3), 313–316.
- Painter, R. H. (1951). Insect resistance in crop plants. *Soil Science*, 72(6), 481.
- Peter, A.J., Shanower, T.G. & Romeis, J. (1995). The role of plant trichomes in insects resistance: a selective review. *Phytophaga (Madras)* 7, 41-64.
- Reddall, A. A., Wilson, L. J., Gregg, P. C., & Sadras, V. O. (2007). Photosynthetic response of cotton to spider mite damage: interaction with light and compensatory mechanisms. *Crop science*, 47(5), 2047-2057.
- Retuerto, R., Fernandez-Lema, Lema, B., & Obeso, J.R. (2004). Increased photosynthetic performance in holly trees infested by scale insects. *Functional Ecology* 18 (5), 664-669.
- Rodriguez, V.K. (2012) Importancia del chile *Capsicum annum* L. como recurso alimenticio en México. Universidad Veracruzana Facultad de Biología.
- Sæther, B., & Engen, S. (2015). The concept of fitness in fluctuating environments. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(5), 1–9.

- Senock, R.S, Sisson, W.B. & Donart, G.B. (1991) Compensatory photosynthesis of *Sporobolus flexuosus* (Thurb.) rydb. Following simulated herbivory in the Northern Chihuahuan desert. *Botanical Gazette* 152 (3), 275-281.
- Sensoy, S., Demir, S., Turkmen, O., Erdinc, C., & Savur, O. B. (2007). Responses of some different pepper (*Capsicum annum* L.) genotypes to inoculation with two different arbuscular mycorrhizal fungi. *Scientia Horticulturae*, 113, 92–95.
- Stowe, K. A., R. J. Marquis, C. G. Hochwender, and E. L. Simms. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 565–595.
- Strauss, S. Y. & Agrawal, A. A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivore. *Elsevier Science*, 14(5), 179-185.
- Subramaya, R. (1982). Relationship between tolerance and resistance to pepper mottle virus in a cross between *Capsicum annum* L. x *Capsicum chinense*. *Euphytica* 31, 461-464.
- Thomson, V.P., Cunningham, S.A., Ball, M.C., Nicotra, A.B. (2002) Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency. *Oecologia*, 134, 167-175.
- Tiffin, P. (2000). Mechanisms of tolerance to herbivore damage: What do we know? *Evolutionary Ecology*, 14, 523–536.
- Tuomi, J., Hakala, T., Haukioja, E. (1983) Alternative concepts of reproductive effort, cost of reproduction and selection in life-history evolution. *American zoologist*, 23(1), 25-34.

- Turcotte, M. M., Lochab, A. K., Turley, N. E., & Johnson, M. T. (2015). Plant domestication slows pest evolution. *Ecology letters*, 18(9), 907-915.
- Turcotte, M. M., Turley, N. E., Johnson, M. T. J. (2014) The impact of domestication on resistance to two generalist herbivores across 29 independent domestication events. *New Phytologist*. 204.3 (2014): 671-681
- Valverde, P. L., Fornoni, J., & Núñez-Farfán, J. (2001). Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *Journal of Evolutionary Biology*, 14(3), 424–432.
- Watt, W. B. (2015). Adaptation, Fitness, and Evolution. *International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences* (Second Edition, Vol. 1). *International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences (Second edition)* 85-90
- Wey-Jun, Du., De-Yue, YU., & San-Xiong, Fu. (2009). Analysis of QTLs for the Trichome Density on the Upper and Downer Surface of Leaf Blade in Soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Agricultural Sciences in China*, 8(5), 529–537.
- Zangerl, A. R., Hamilton, J. G., Miller, T. J., Crofts, A. R., Oxborough, K., Berenbaum, M. R & De Lucia, E. H. (2002) Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. *PNAS*, 99(2), 1088-1091.