



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Severidad e incidencia de parasitoides en
larvas fitófagas asociadas al dioicismo en
Buddleja cordata K. (Scrophulariaceae) con
énfasis en *Acronyctodes mexicanaria***

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

ARACELI ROMERO PÉREZ



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. JOHNATTAN HERNÁNDEZ CUMPLIDO**

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.

2019



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Romero
Pérez
Araceli
55 49 03 80 23
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
311052682

2. Datos del tutor

Dr.
Johnattan
Hernández
Cumplido

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Juan Servando
Núñez
Farfán

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Alicia
Callejas
Chavero

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Arturo
García
Gómez

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Zenón
Cano
Santana

7. Datos del trabajo escrito

Severidad e incidencia de parasitoides en larvas fitófagas asociadas al dioicismo en *Buddleja cordata* K. (Scrophulariaceae) con énfasis en *Acronyctodes mexicanaria*.
96 p. 2019

Grita con todas sus fuerzas "¡Estoy aquí!" como si fuera una prueba para ti mismo.

No somos tan débiles, pero tampoco somos tan fuertes.

Por eso está bien llorar, no hay nada por lo que avergonzarse.

Solo la gente que tiene un mañana puede hacerlo, porque es la señal de ir a ese mañana.

Llorando, buscando, cayendo y llorando de nuevo.

Así es como te haces adulto.

Doko ni demo aru uta – Ninomiya Kazunari (嵐).

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mi familia. Sin su apoyo no hubiera podido labrar este camino. A mi madre, Julia Pérez, quien ha visto por mí en todo momento y, a pesar de dudar por el destino que decidí tomar, esperó paciente por ver conseguir mis metas. A mis hermanos, Alejandro y Lorena, quienes me enseñaron que las cosas se consiguen con esfuerzo y dedicación. Gracias a ellos aprendí que nunca debes rendirte, siempre debes ir más allá.

Al Dr. Zenón Cano Santana, quien me dio la oportunidad de desarrollar esta investigación y fue co-director no oficial de la misma. Aprecio cada uno de los consejos y explicaciones.

Al Dr. Johnattan Hernández Cumplido, quien me enseñó el arduo camino que enfrenta un científico, y sobre todo por darme tantas oportunidades para crecer de forma académica y laboral.

A mis sinodales, la Dra. Alicia Callejas Chavero, el Dr. Juan Servando Núñez Farfán y el Dr. Arturo García Gómez por tomarse el tiempo de leer este trabajo y brindarme observaciones y sugerencias ayudando a mejorarlo.

A Teresa Itzel Soto Urbano, por los años de amistad y miles de recuerdos que hemos tenido. Gracias por escuchar mis preocupaciones, por apoyarme en los momentos donde sentí perderme. Gracias por ser mi confidente y parte de muchas aventuras.

A mi sobrino, Ángel Martínez Romero, por hacerme reír y acompañarme en mis noches en vela a pesar de ser regañados.

A todos los amigos que hice a lo largo de la carrera. A Abraham López Barajas y Lucía Morales Jacuindes. Gracias por apoyarme en mis noches de desesperación, por acompañarme en campo, por leer mi tesis y brindarme sugerencias para mejorarla. A Estefanía Barrios Claudes, por ayudarme en campo y laboratorio a pesar de salir tarde. A Paulina Corona Tejeda por las aventuras que

tuvimos en campo y laboratorio, por hacerme amar a las orugas y ayudarme en identificar los ejemplares. También le agradezco a Ethel Luna Chaparro por ayudarme a identificar cada uno de los árboles, en coleccionar las orugas y apoyarme con los datos de su tesis. Gracias a ella conocí mucho sobre la REPSA. A Violeta Saraí Jiménez Hernández por enseñarme a utilizar Arcmap para realizar el mapa de mi sitio de estudio y aconsejarme sobre la presentación de mis insectos. A Daniela y Nayeli por siempre escucharme y darme ideas sobre mi tesis. A todos les agradezco cada uno de los momentos que pasamos y la retroalimentación que me dieron.

A Mauricio Soto Urbano, por todos los años de amistad que llevamos. Gracias por el apoyo que me brindó en todo momento y por escucharme en mis momentos de estrés. A Catalina Meza que, a pesar de ser de países diferentes y tener diferencia de husos horarios, siempre estuvo en todo momento. Gracias por escucharme, aconsejarme y alegrarme con sus mensajes y su música.

A todos los profesores del taller de “Ecología terrestre y manejo de recursos bióticos”, quienes ofrecieron su tiempo en escuchar mi investigación.

A Elizabeth, Luis Enrique, Erick, Jaime y Mayte, con quienes pasé días muy divertidos en el Laboratorio de Interacciones y Procesos Ecológicos.

A Andrés, Ángeles, Víctor, Lety y Lety Jr., Atziri y demás compañeros de la Colección Nacional de Helminetos del Instituto de Biología, quien me apoyaron y orientaron para tomar las fotografías de mis parasitoides. Al Dr. Alejandro Ocegüera Figueroa y al M. en C Luis García Prieto, quienes solicitaron y firmaron la responsiva para realizar mis fotografías en el Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (II), además de darme su total orientación y apoyo en la tesis.

Al M. en C Iván Castellanos Vargas, por su apoyo técnico y por ayudarme en identificar el sexo de las polillas. También al Dr. Alejandro Zaldívar Riverón y a la M. en C. Sofía Rebeca Fernández Flores, por anexarme al mundo de los braconidos, además de ayudarme a identificar y sexar mis insectos. Y a la Biól. Susana Guzmán

Gómez, por permitirme capturar imágenes de mis insectos y enseñarme a manejar la cámara Leica.

A la UNAM, por todos los conocimientos que me brindó y por ser como mi segunda casa.

Agradezco al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM, la beca recibida a través del proyecto PAPIIT IN222816 “Ecología de *Silvilagus floridanus* (Lagomorpha: Leporidae) en la Reserva Ecológica de Ciudad Universitaria, D. F.” otorgado por el Dr. Zenón Cano Santana. Investigación realizada gracias al apoyo financiero del proyecto PAPIIT IV200117 “Análisis ecosocial de una reserva urbana para la sustentabilidad en el campus de Ciudad Universitaria” otorgado a los doctores Luis Zambrano González, Zenón Cano Santana y Alicia Castillo Álvarez.

みなさんに心から感謝いたします。¹

¹ Les agradezco de corazón a todos (minasan ni kokoro kara kansha itashimasu).

ÍNDICE

RESUMEN	1
I.- INTRODUCCIÓN	3
1.1. La diferenciación en plantas dioicas	3
1.2. El dioicismo y sus efectos en insectos	8
1.3. Los parasitoides y su relación con las plantas	14
1.4. Antecedentes	16
1.5. Justificación.....	19
II.- OBJETIVOS E HIPÓTESIS	20
III.-MATERIALES Y MÉTODOS	22
3.1. Sitio de estudio.....	22
3.2. Sistema de estudio.....	23
3.2.1. Planta de estudio	23
3.2.2. Herbívoro.	25
3.3. Colecta de muestras	27
3.3.1. Selección de árboles.....	27
3.3.2. Colecta de insectos adultos	27
3.3.3. Colecta de larvas fitófagas.....	27
3.4. Rendimiento de herbívoros y parasitoides	28
3.5. Análisis estadísticos.....	29
3.5.1 Comunidad de larvas fitófagas por sexo del árbol	29
3.5.2 Relación plantas dioicas y <i>Acronyctodes mexicanaria</i>	29
3.5.3 Caracteres de desempeño.....	30
IV.- RESULTADOS	32
4.1. Herbívoros asociados y fenología	32
4.2 Comunidad de larvas fitófagas por sexo de <i>Buddeja cordata</i>	35
4.3. Larvas fitófagas parasitadas	37
4.4 <i>Acronyctodes mexicanaria</i> y sus parasitoides por sexo de <i>Buddeja cordata</i>	41
4.5 Caracteres de desempeño de <i>Acronyctodes. mexicanaria</i> y sus parasitoides	46

V.- DISCUSIÓN.....	52
5.1. Composición y especies de insectos dominantes en <i>Buddleja cordata</i>	52
5.2. Fenología y variación estacional	55
5.4 Larvas fitófagas y sus parasitoides asociados	60
5.5 Efecto del dioicismo de <i>Buddleja cordata</i> sobre los parasitoides.....	62
5.6 Efecto del dioicismo en el rendimiento de <i>Acronyctodes mexicanaria</i> y sus parasitoides.....	65
VI.- CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS DE ESTUDIO	70
LITERATURA CITADA	72
ANEXO 1.....	92
ANEXO 2.....	93
ANEXO 3.....	94
ANEXO FOTOGRÁFICO I	95
ANEXO FOTOGRÁFICO 2	96

Romero-Pérez, A. 2019. Severidad e incidencia de parasitoides en larvas fitófagas asociadas al dioicismo en *Buddleja cordata* K. (Scrophulariaceae) con énfasis en *Acronyctodes mexicanaria*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 96 pp.

RESUMEN

Las plantas dioicas presentan estructuras masculinas y femeninas en individuos diferentes, lo cual desemboca una diferenciación en su ciclo de vida (e.g., crecimiento, fenología, morfología y fisiología), ocasionado un efecto diferencial en la preferencia por parte de sus herbívoros. Actualmente, existe poca evidencia que relacione los efectos del dioicismo de las plantas y el desempeño de los enemigos naturales de sus herbívoros (depredadores y/o parasitoides) y, por ende, si existe alguna correlación entre el sexo de la planta, los herbívoros y el parasitoidismo. Este trabajo evaluó la severidad e incidencia de parasitoides en larvas asociadas al árbol *Buddleja cordata*, así como la fenología de sus herbívoros. Para ello se colectaron larvas fitófagas de árboles masculinos ($N = 99$) y femeninos ($N = 102$) de *B. cordata* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel durante la temporada de lluvia de 2017. Las larvas fitófagas colectadas fueron alimentadas hasta obtener el adulto/parasitoide, y se registraron caracteres de desempeño (peso, tiempo de desarrollo por estado, y proporción de machos). Para evaluar el efecto del dioicismo sobre el parasitoidismo se utilizó el herbívoro con mayor incidencia, la polilla *Acronyctodes mexicanaria*. No se registraron diferencias significativas en la abundancia de orugas y parasitoides entre cada sexo del árbol. Sin embargo, mediante un análisis de covarianza, se observó que el número de parasitoides

aumenta conforme el número de orugas, siendo mayor en árboles femeninos, lo cual indica un efecto del sexo de la planta en el reclutamiento de los parasitoides. Para el desempeño se encontraron diferencias en el tiempo de larva a pupa y su periodo de pupación tanto en el herbívoro como en sus parasitoides. Una diferencia en los tiempos de desarrollo es un factor clave a la exposición de sus respectivos enemigos naturales. Esto indicaría que tanto los insectos herbívoros como sus parasitoides presentan un desarrollo y comportamiento diferente dependiendo del sexo del árbol donde se hospedan.

Palabras claves: dioicismo, interacciones multitróficas, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, fuerzas ascendentes, parasitoidismo, larvas holometábolos.

I.- INTRODUCCIÓN

1.1. La diferenciación en plantas dioicas

Una planta dioica es aquella cuyas estructuras reproductivas masculinas y femeninas se encuentran presentes en individuos diferentes dentro de una misma especie (Raven *et al.*, 1992; Xiong *et al.*, 2016). En diversas plantas la forma de los órganos sexuales (androceo o gineceo) no sólo ocasiona una separación en las estructuras sexuales primarias, sino también, en aspectos no relacionados con el sexo, tales como: el crecimiento, la fenología, la morfología, la fisiología y las interacciones bióticas, los cuales pueden ser completamente diferentes entre individuos masculinos y femeninos (Jordano, 1995; Ågren *et al.*, 1999; Delph, 2007).

La presencia de un dimorfismo sexual dioico ha sido asociada como un avance evolutivo por parte de las plantas, ya que su presencia indica la creación de estrategias diferentes dependientes del género o del ambiente en donde se desarrollan (Delph, 2007; Barrett y Hough, 2012). De forma particular, dichas estrategias están relacionadas con el crecimiento y el gasto reproductivo (Obeso, 2002).

La historia de vida en las plantas dioicas es contrastante en diferentes etapas de su vida (Torres, 2007; Barrett y Hough, 2012). Por ejemplo, se han encontrado diferencias significativas en el peso y forma de la semilla de acuerdo con su sexo, tal como es el caso de la espinaca [*Spinacia oleracea* L. (Chenopodiaceae)] y de *Rumex nivalis* Hegetschw (Polygonaceae). En ambos casos las semillas que dan origen a plantas masculinas tienen un peso mayor y un tiempo de germinación rápido en comparación al sexo femenino (Barrett y Hough, 2012).

La tasa de crecimiento, la calidad y el tamaño de las plantas son caracteres que también pueden diferir entre sexos (Barrett y Hough, 2012; Wilson, 2016; Moritz, 2017). Se ha documentado que las plantas masculinas tienden a un mayor crecimiento vegetativo, son más vigorosas, presentan brotes más grandes y una mayor capacidad de propagación (Ågren *et al.*, 1999; Barrett y Hough, 2012; Moritz, 2017). Por ejemplo, los anillos de crecimiento hechos en *Juniperus thurifera* L. (Cupressaceae) muestran una similitud en la tasa de crecimiento entre sexos durante los primeros estadios de vida; sin embargo, al llegar a la madurez reproductiva las hembras muestran una reducción en este patrón (Montesino *et al.*, 2006; Torres, 2007). Otro caso lo representan las plantas femeninas de *Siparuna grandiflora* (Kunth) Perkins (Siparunaceae) e *Ilex aquifolium* L. (Aquifoliaceae), las cuales tienen una tasa de crecimiento más rápida durante su etapa pre reproductiva, en comparación con las plantas masculinas (Obeso, 2002). No se ha considerado como un patrón general, ya que existen especies dioicas cuyos individuos femeninos retrasan su etapa de reproducción o realizan una asignación en recursos sin reducir su crecimiento (Delph y Meagher, 1995; Laporte y Delph, 1996).

Existen casos donde la morfología y disposición del follaje varía dependiendo del sexo. Un ejemplo es el árbol *Leucadendron* (Proteaceae), cuyos individuos masculinos son pequeños y presentan un mayor número de ramificaciones en comparación con los árboles femeninos (Barrett y Hough, 2012). En este caso, se ha encontrado que la disposición de ramas en dicho género está correlacionada con la cantidad de hormonas presentes (Harris y Pannell, 2010). Las variaciones en la forma y tamaño de las plantas se han asociado a una asignación asimétrica en los

recursos que utilizan las plantas a lo largo de su vida, tales como el rendimiento fotosintético y el uso del agua (Cepeda-Cornejo y Dirzo, 2010; Wilson, 2016).

Las flores también pueden llegar a presentar diferencias entre sexos de una misma especie, en rasgos como: el tipo de inflorescencia, la fenología, la periodicidad, el tamaño, la cantidad, la longevidad, el contenido de nutrientes y la defensa anti-herbívoros (Ueno *et al.*, 2007; Barrett y Hough, 2012; Forrest, 2014). Por ejemplo, el tiempo de floración en las plantas masculinas ocurre en etapas tempranas de desarrollo, a su vez son más abundantes y grandes que las flores femeninas (Tsuji y Sota, 2010; Barrett y Hough, 2012).

El gasto de recursos para su reproducción difiere entre fases fenológicas; en las plantas femeninas ocurre durante la fructificación ya que requieren una alta cantidad de nutrientes durante el desarrollo y crecimiento del fruto (Delph y Meagher, 1995; Ågren *et al.*, 1999; Obeso, 2002; Ueno *et al.*, 2007; Barrett y Hough, 2012; Wilson, 2016; Moritz, 2017), mientras los individuos masculinos presentan un gasto reproductivo en términos de biomasa para la producción de flores, polen, y en el caso de unas especies, en caracteres relacionados con la atracción de polinizadores (Madriz y Ramírez, 1996; Obeso, 1996; Raimúndez y Ramírez, 1998; Villalobos-Rodríguez, 2002; Tsuji y Sota, 2010). Se cree que las plantas femeninas invierten más en la reproducción, debido a la asignación de altas cantidades de carbono en la formación del fruto, lo cual afecta y retrasa su crecimiento y floración (Delph, 1999; Obeso, 2002; Cornelissen y Stiling, 2005; Mooney *et al.*, 2012)

Desde el punto de vista fisiológico, la composición química y producción de metabolitos secundarios llega a diferir entre tejidos de organismos dioicos (Ågren *et al.*, 1999; Villalobos-Rodríguez, 2002; Delph, 2007; Kabir *et al.*, 2014; Wilson, 2016). Estudios realizados en compuestos químicos encontraron mayores concentraciones de nitrógeno, fósforo, carbono, calcio y magnesio en plantas femeninas; en el caso de las plantas masculinas se ha observado una mayor eficiencia en el uso del agua (Villalobos-Rodríguez, 2002; Wilson *et al.*, 2016).

Con respecto a los metabolitos secundarios, las plantas de rápido crecimiento, es decir las plantas masculinas, invierten menos en defensas químicas y/o estructuras; por otro lado, las plantas femeninas al tener un crecimiento lento y limitado secretan mayor cantidad de metabolitos de defensa como una medida contra la pérdida de tejido a través de la herbivoría (Cornelissen y Stiling, 2005; Cepeda-Cornejo y Dirzo, 2010; Ávilar-Sakar y Romanow, 2012; Espírito-Santo *et al.*, 2012; Cuda *et al.*, 2018).

En resumen, el sexo de la planta es una fuente importante de variación fenotípica (Ågren *et al.*, 1999; Cornelissen y Stiling, 2005; Mooney *et al.*, 2012; Abdala-Roberts *et al.*, 2016) resultando en la formación de plantas masculinas vigorosas, con un mayor número de hojas y un rápido crecimiento vegetativo, aunque defensas químicas bajas; en contraste con las plantas femeninas, con una altura baja, menor número de hojas, y altas defensas químicas (Obeso, 2002; Cornelissen y Stiling, 2005; Cepeda-Cornejo y Dirzo, 2010; Ávilar-Sakar y Romanow, 2012). La formación de diferencias morfológicas entre los sexos de una misma especie es una respuesta ante la variación genética y ambiental a la cual es sometida la planta, además de ser un reflejo de adaptaciones específicas del género

ante la demanda de recursos, costos en reproducción y la interacción con su entorno biótico y abiótico (Ribeiro-Medes *et al.*, 2002; Hultine *et al.*, 2016). Se ha demostrado que dicha variación es una fuerza predominante cuyo alcance influye sobre las comunidades de artrópodos, de tal manera que una planta dioica puede albergar distintas comunidades de herbívoros que difieren sistemáticamente en la estructura de la comunidad; por ejemplo, en la densidad, uniformidad, y riqueza de especies. (Mooney *et al.*, 2012; Abdala-Roberts *et al.*, 2016; Nell *et al.*, 2018).

1.2. El dioicismo y sus efectos en insectos

A lo largo de su ciclo de vida, las plantas se encuentran expuestas a múltiples herbívoros cuya fenología, abundancia, diversidad y estrategias de alimentación varía entre cada uno (Moreira *et al.*, 2015; Hernández-Cumplido *et al.*, 2016), lo que implica cambios en sus interacciones de acuerdo con las estaciones (Kabir *et al.*, 2014; Hernández-Cumplido *et al.*, 2016).

Sin embargo, los cambios intraespecíficos de las plantas, como las variaciones en su reproducción, el daño foliar, la tolerancia a la producción y secreción de sustancias o químicos pueden generar efectos diferenciales tanto en la comunidad de herbívoros asociados como en niveles tróficos adyacentes (Ohgushi, 2005; Barrett y Hough, 2012; Moreira *et al.*, 2015; Hernández-Cumplido *et al.*, 2016). Este efecto ascendente (en inglés *bottom-up*) explica que no sólo las plantas regulan la presencia de ciertos herbívoros, sino a su vez, pueden determinar la abundancia de herbívoros subsecuentes y de sus depredadores (Price *et al.*, 1980; Ohgushi, 2005).

Considerando lo anterior, las plantas pueden generar un efecto de cascada como medio de defensa en contra de los herbívoros; en el caso de los organismos dioicos, una diferencia en los rasgos físicos y químicos repercutirían en la selección de su insecto herbívoro, generando una preferencia hacia un sexo en particular, esta aseveración se conoce como “**hipótesis de la herbivoría sesgada por el sexo**” (Ågren *et al.*, 1999; Cornelissen y Stiling, 2005; Granados–Sánchez *et al.*, 2008; Kabir *et al.*, 2014).

Dicha hipótesis se compone de dos principios: 1) las plantas masculinas son mayormente atacadas por los herbívoros, esto se afirma debido al reparto

asimétrico en los recursos, siendo los machos quienes asignan un mayor gasto en crecimiento, al contrario de las hembras, quienes lo asignan a la reproducción y producción de compuestos orgánicos de defensa (Ribeiro-Mendes *et al.*, 2002; Cornelissen y Stiling, 2005); y 2) la supervivencia y rendimiento de los herbívoros difiere entre los sexos, dependiendo de la cantidad de nutrientes obtenidos y la defensa vegetal de su planta hospedera (Cornelissen y Stiling, 2005; Cepeda-Cornejo y Rodolfo-Dirzo, 2010).

Revisiones previas elaboradas por Boecklen y Hoffman (1993), así como, Ågren y colaboradores (1999), expusieron una tendencia de una herbivoría sesgada hacia el sexo masculino. Entre los resultados más importantes de Ågren y colaboradores (1999) esta una mayor herbivoría en hojas, corteza, brotes y flores de plantas masculinas en 21 especies dioicas de 11 familias diferentes. Recientemente, Cornelissen y Stiling (2005) realizaron un meta-análisis sobre el efecto del dioicismo de las plantas en herbívoros de diferentes gremios: 33% por insectos formadores de agallas, 31.3% por insectos folívoros y 34% por otros (depredadores de flores, patógenos, minadores). Sus resultados indican que la herbivoría por parte de folívoros y formadores de agallas es mayor en plantas masculinas, a excepción de los fitopatógenos, cuya tendencia es hacia plantas femeninas. Aunado a ello, existe una abundancia mayor de herbívoros en hojas y tallos de plantas masculinas. En el caso de la supervivencia de los herbívoros, se detectó que esta, no difiere entre sexos.

Si bien, la herbivoría sesgada a plantas masculinas parece ser el patrón más recurrente hasta el momento, algunos autores consideran que lo anterior no es un hecho general, ya que se ha observado la tendencia de muy pocas familias de

plantas, se ha formado un sesgo al evaluar mayoritariamente plantas del género *Salix*, y algunos estudios no consideran las fluctuaciones en el crecimiento, edad y reproducción de las plantas (Cornelissen y Stiling, 2005; Ueno *et al.*, 2007; Ávila-Sakar y Romanow, 2012). Otra problemática se deriva del número de investigaciones que se han reportado, Ågren y colaboradores (1999) consideran que durante estas investigaciones se deja de lado aquellas donde no se detectaron diferencias significativas entre sexos de planta, dando mayor peso a aquellas donde se marca una diferencia.

En el caso de investigaciones donde reportan una herbivoría sesgada hacia plantas femeninas se encuentran la investigación de Maldonado-López y colaboradores (2014), quienes encontraron niveles de herbivoría más altos en las plantas femeninas de *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae), lo cual se les atribuyó a las diferencias en el contenido de nutrientes, siendo mayor en dicho sexo.

A pesar de que la relación entre los insectos herbívoros y el dioicismo está ampliamente estudiada, se sabe poco sobre sus efectos con los enemigos naturales de los herbívoros (parasitoides y/o depredadores) (Mooney *et al.*, 2012; Moritz, 2017). Datos recientes sugieren que la variación en la calidad nutricional de los tejidos foliares, la disponibilidad de néctar floral y extrafloral, las defensas estructurales y la comunicación mediante la liberación de compuestos orgánicos volátiles (VOC) o volátiles de plantas liberados por herbívoros (HIPV), son un mecanismo de comunicación hacia niveles tróficos superiores (War *et al.*, 2012; Fürstenberg-Hägg *et al.*, 2013; Aartsm *et al.*, 2017).

El término defensa indirecta se refiere a todos aquellos organismos que la planta atrae, nutre o alberga y desempeñan un papel importante contra el ataque

de herbívoros, reduciendo el número de individuos presentes (Fürstenberg-Hägg *et al.*, 2013). Los estudios de la defensa indirecta conllevaron al planteamiento de una hipótesis en la cual las plantas pueden fungir como mediadores del número de individuo y especies presentes en la planta, generando un efecto ascendente donde las interacciones indirectas entre las plantas y depredadores de herbívoros pueden afectar la dinámica de las interacciones depredador-herbívoro, ocasionando un impacto directo en la demografía tanto de su herbívoro inmediato como en la comunidad de artrópodos presentes, y a diferentes espacios o escalas de tiempo, denominado como “**las plantas como mediadores**” (en inglés, *plant trait-mediated*) (Utsumi y Kishida, 2010; Ohgushi *et al.*, 2012). El efecto ascendente por parte de las plantas se puede medir desde dos puntos de vista: 1) efecto directo, es decir, los herbívoros influyen en el rendimiento de las plantas, ocasionando una variación en la presencia de los depredadores de herbívoros; y 2) efecto indirecto, donde el rendimiento de las plantas se ve afectado, ya sea positiva o negativamente, desembocando un cambio en la comunidad de herbívoros asociados y con ello afectando a los depredadores de herbívoros (Fig. 1) (Ohgushi *et al.*, 2012).

Para comprender y estudiar la influencia de las plantas sobre niveles tróficos adyacentes, los estudios se basan en evaluar una unidad interactiva en específico que consta de tres componentes principales: un iniciador, un mediador y un receptor (Utsumi y Kishida, 2010; Utsumi *et al.*, 2010). De esta forma, el consumo por parte de los insectos herbívoros (iniciador) induce cambios en los caracteres de la planta (mediador), como la concentración de compuestos defensivos, el estado nutricional y la morfología, lo que, a su vez, influye negativa o positivamente en el crecimiento,

supervivencia y abundancia de los herbívoros, ya sea de una especie o de varias (receptor) (Utsumi *et al.*, 2010).

Por ejemplo, el arbusto *Lupinus arboreus* Sims (Fabaceae) presenta dos tipos de polillas asociadas; de febrero a abril a la larva de *Platyrepia virginialis* (Boisduval) (Lepidoptera: Erebidae) y de mayo a julio a *Hemerocampa vetusta* Dyar (Lepidoptera: Erebidae) (Harrison y Karban, 1986). Dichos autores observaron que el alto índice de herbivoría por parte de *P. virginialis* afectó la resistencia de la planta hospedera lo que conllevó a un efecto negativo en la abundancia, crecimiento, peso y fecundidad de *H. vetusta*.

En el caso del efecto de las plantas en depredadores de herbívoros, específicamente parasitoides, se ha observado que algunos de éstos pueden detectar, diferenciar y responder a los aleloquímicos de plantas dañadas por su hospedero, así como volátiles de plantas liberados en respuesta a daño mecánico por herbívoros (Havill y Raffa, 2000; De Morales *et al.*, 2000; Turlings *et al.*, 2004; Karimzadeh *et al.*, 2008; Aartsm *et al.*, 2017). La liberación de volátiles por parte de la planta varía dependiendo de la especie, abundancia y estado de los herbívoros, lo que proporciona información confiable a los parasitoides sobre caracteres específicos de sus hospederos herbívoros. La percepción de este mosaico volátil está determinada por la capacidad de reconocimiento e interpretación de los parasitoides, sin embargo, se ha observado que la interacción planta-parasitoide presentan una relación más compleja (Aartsm *et al.*, 2017).

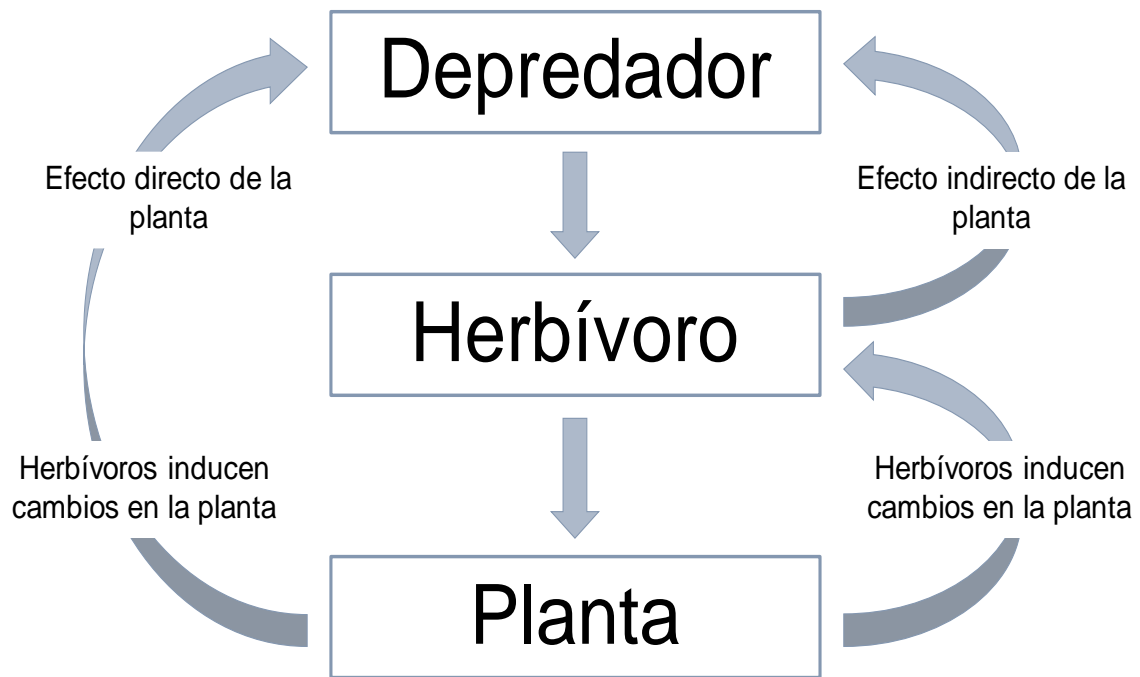


Figura 1.1. Estrategias mediadas por las plantas en interacciones planta, herbívoro y depredador (omnívoro y/o parasitoide). Efecto directo (izquierda), efecto indirecto (derecha) (modificado de Ohgushi *et al.*, 2012).

1.3. Los parasitoides y su relación con las plantas

Los parasitoides son insectos que en estado larvario se instalan dentro (endoparasitoide) o sobre el cuerpo (ectoparasitoide) de otros artrópodos, cuyas larvas consumen al huésped, ya sea inmediatamente o después de un retraso en su desarrollo (Godfray, 1994; Godfray y Shimada 1999; Bernal, 2007). La mayoría de insectos parasitoides pertenecen al orden Hymenoptera, y en menor proporción a los órdenes Diptera, Coleoptera y Strepsiptera (Bernal, 2007; Ríos-Casanova, 2011). En la mayoría de los casos, los adultos son de vida libre y se alimentan principalmente de agua, polen y néctar (Godfray y Shimada 1999; Bernal, 2007; Nicholls, 2008; Ríos-Casanova, 2011).

Las especies de parasitoides pueden variar dependiendo de la fase del hospedero; por ejemplo, las avispas de las familias Mymaridae y Trichogrammatidae son parasitoides de huevos, mientras que la subfamilia Cheloniinae o especies como *Diaeretiella* sp. y *Cotesia flavipes* (Cameron) (Braconidae) parasitan ninfas y larvas (Gutiérrez-Ramírez, 2013).

El ciclo de vida de un parasitoide se puede dividir en cuatro fases (Carballo, 2002; Ríos-Casanova, 2011): (1) la búsqueda de huéspedes por parte del hembra parasitoide; (2) la inserción de las larvas mediante oviposición sobre, cerca o dentro del hospedero; (3) la maduración y desarrollo del huevecillo hasta la formación de la pupa; y (4) la liberación de la fase adulta.

El estudio de la ecología de parasitoides ha sido motivado en gran parte por su importancia como agentes de control biológico, abriendo paso a estudios sobre cómo mejorar su rendimiento, así como, la elaboración de catálogos y artículos de

divulgación cuyo fin es evitar el uso de pesticidas y permitir el uso de depredadores naturales (Ríos-Casanova, 2011; Hrček y Godfray, 2015; Afzal *et al.*, 2018; De Lange *et al.*, 2018; Godoy-Ceja y Cortez-Madrigal, 2018).

En el caso de las interacciones multitróficas el efecto de la relación entre plantas y parasitoides, se han evaluado considerando dos modelos:

(1) A través de un efecto ascendente, donde los rasgos de las plantas interfieren directamente en el rendimiento de los parasitoides (Kabir *et al.*, 2014; Kaplan *et al.*, 2016), mediante la liberación de compuestos químicos los cuales disminuyen la población de herbívoros y con ello indirectamente afecta el rendimiento de los parasitoides, es decir, las plantas ocasionarían un efecto mediador, tal como se mencionó anteriormente (Ohgushi *et al.*, 2012; Teawful y Hwang, 2018).

(2) Por un efecto descendente (en inglés *top-down*), donde la presencia de un parasitoide influye en el comportamiento y desarrollo del herbívoro, lo cual repercute e induce cambios en el crecimiento y liberación de compuestos químicos de las plantas, este efecto puede ser mediante cambios en la tasa del herbívoro o a través de secreciones salivales del herbívoro (Kaplan *et al.*, 2016).

Una forma pragmática que se ha elaborado al momento de evaluar la frecuencia de parasitoidismo es el uso de *severidad* e *incidencia*. *Severidad* se refiere al daño o grado que presenta el organismo al ser infectado, lo que representa el número de organismos parasitoides que contiene un hospedero; en tanto que la *incidencia* indica la frecuencia con la que se detectan hospederos infectados durante un periodo determinado y una población específica (Hernández y Montoya, 1987; Moreno-Altamirano *et al.*, 2000).

1.4. Antecedentes

Las interacciones multitróficas que utilizan como modelos de estudio el efecto de un dioicismo en plantas son escasas y en diferentes sistemas de estudio, tanto gremios de herbívoros, como depredadores varían. Entre los caracteres comúnmente evaluados están: diferencias en la abundancia, el tiempo de desarrollo y la supervivencia, tanto de los herbívoros como de sus enemigos naturales en ambos sexos de la planta (Mooney *et al.*, 2012; Kabir *et al.*, 2014; Moritz, 2017).

Los aspectos a destacar por cada investigación son los siguientes: Mooney y colaboradores (2012) estudiaron dos herbívoros en la planta dioica *Valeriana edulis* Nutt. (Caprifoliaceae). El peso y tiempo de desarrollo de la oruga *Eana* spp. (Tortricidae) y la presencia de depredadores, y el rendimiento del áfido *Aphis valerianae* Cowen (Hemiptera: Aphididae) y la frecuencia de hormigas ganaderas y enemigos naturales de los herbívoros. A pesar de no observar diferencias en el rendimiento de ambos herbívoros, observaron que la abundancia de hormigas ganaderas y depredadores como parasitoides, y coccinélidos fue mayor en plantas femeninas. Petry y colaboradores (2013), continuaron con esta misma línea de investigación utilizando áfidos, hormigas ganaderas y depredadores de áfidos en la misma especie de planta, observando que la abundancia de áfidos y hormigas es mayor en plantas femeninas. Ambas investigaciones concluyeron en un aumento en el número de depredadores a favor del sexo femenino, atribuyendo las causas a dos posibles factores: 1) la atracción de enemigos naturales a través del néctar extrafloral que liberan las plantas femeninas, y 2) un efecto indirecto mediado por la abundancia de pulgones.

Tiempo después, Abdala-Roberts y colaboradores (2016), estudiaron la diferencia entre un áfido especialista y uno generalista en el arbusto perenne *Baccharis salicifolia* (Ruiz y Pav.) (Asteraceae), el áfido generalista *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae) son protegidos por hormigas ganaderas de la especie *Linepithema humile* Mayr (Hymenoptera: Formicidae), mientras el áfido especialista *Uroleucon macolai* (Blachard) (Hemiptera: Aphididae) no las presenta. Sus resultados indicaron áfidos generalistas con una abundancia y densidad mayor en plantas masculinas. En el caso de la abundancia y densidad de los parasitoides a pesar de no encontrar diferencias significativas se observó que el número de promedio era mayor en plantas masculinas, por su parte, *U. macolai* no presentó diferencias en su abundancia.

Investigaciones previas sobre el dioicismo en *Buddleja cordata* Kunth. (también conocida como tepozán) y sus insectos asociados son escasas. Se tiene conocimiento que la planta alberga organismos pertenecientes a los órdenes Coleoptera, Lepidoptera, Homoptera e Hymenoptera (Cano-Santana, 1994a). Algunos ejemplos de estas especies son *Nodonota curtula* Jacoby, *Oedionychus conspurcata* Jacoby (Coleoptera: Chrysomelidae), *Acronyctodes mexicanaria* (Walker) (Lepidoptera: Geometridae), *Chlosyne ehrenbergii* Geyer (Lepidoptera: Nymphalidae) y *Lophocampa caryae* Harris (Lepidoptera: Arctiidae), los cuales se alimentan de *B. cordata* durante su estadio larval y/o adulto (Zaragoza, 1963; Cano-Santana, 1994a; González-Ramírez, 2012). González-Ramírez (2012) registró 96 morfoespecies de artrópodos (87 adultos y nueve inmaduros). Además, encontró que la diversidad y densidad de especies herbívoras no varía dependiendo del sexo de esta planta. Por otro lado, García-García (2004) realizó un estudio sobre la

herbivoría y rendimiento de la oruga *A. mexicanaria*; en condiciones de laboratorio observando una herbivoría y un crecimiento acelerado con una dieta de hojas de plantas femeninas. Dicha autora sugiere que la preferencia observada podría deberse a una diferencia en la calidad nutritiva entre sexos del árbol. Un aspecto más que debemos mencionar de su investigación es la frecuencia de parasitoidismo dependiendo del sexo del árbol, siendo mayor en plantas masculinas.

1.5. Justificación

El tema de dioicismo en las plantas y de cómo este fenómeno puede influir a niveles tróficos superiores ha sido un tópico a investigar que ha experimentado un incremento los últimos 20 años, siendo particular su estudio entre la relación planta dioica contra herbívoros asociados. Sin embargo, la mayor parte de los estudios se han centrado en plantas del género *Salix*. Aunado a ello, se percibe una constante publicación de investigaciones donde se observa un efecto positivo del dioicismo (Ågren et al., 1999; Avila-Sakar y Romanow, 2012).

Son escasos los estudios donde se ha evaluado el efecto del dioicismo en interacciones multitróficas, de ahí la relevancia de generar información sobre cómo el sexo de las plantas puede afectar a las comunidades de insectos asociados, no sólo de herbívoros sino también de enemigos naturales de los herbívoros, en particular los parasitoides.

Como ya se mencionó, se reconocen un total de 96 morfoespecies de artrópodos en la planta *Buddleja cordata*, los cuales van cambiando conforme la estacionalidad, en el caso de *A. mexicanaria* se ha estudiado una preferencia por organismos femeninos, aunque un parasitoidismo a favor de las plantas masculinas. Sin embargo, son datos que deben tomarse con cautela, ya que este estudio se desarrolló bajo condiciones de laboratorio y no en el campo, tal como se plantea en este trabajo. La finalidad de la presente investigación es observar cómo interactúa la comunidad de insectos fitófagos en una planta dioica.

II.- OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El presente estudio busca determinar la severidad e incidencia de parasitoides presentes en larvas fitófagas asociadas a plantas femeninas y masculinas de *Buddleja cordata*, con énfasis en *Acronyctodes mexicanaria*, en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Cd. Mx.

A partir de lo anterior, se formulan los siguientes objetivos particulares:

1. Conocer los insectos fitófagos asociados al “tepozán” (*B. cordata*) durante una temporada de lluvias.
2. Describir la fenología de los insectos asociados a *B. cordata*.
3. Evaluar los caracteres de desempeño [tiempo de desarrollo de las larvas a la pupación y duración del periodo de pupa (días) proporción de machos y peso] en *A. mexicanaria* y sus parasitoides, en ambos sexos de la planta *Buddleja cordata*.

Las hipótesis que se elaboran para este trabajo son:

1. Con base en el meta-análisis reportado por Cornelissen y Stiling (2005), se reconoce que existe una preferencia de herbivoría hacia hojas de plantas masculinas. Por lo anterior, se espera encontrar una mayor severidad (abundancia) e incidencia (frecuencia) de insectos herbívoros asociados a plantas masculinas de *B. cordata*.
2. Con base en lo propuesto por García-García (2004), las larvas *A. mexicanaria* de plantas masculinas, presentan mayor caso de parasitoidismo en comparación a las hospedadas en plantas femeninas. Ante ello, se espera

encontrar mayor incidencia de parasitoidismo en larvas de *A. mexicanaria* asociadas a plantas masculinas del tepozán.

III.-MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Sitio de estudio:

La zona de estudio corresponde a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) ubicada en Ciudad Universitaria (C.U.), *campus* principal de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Se ubica al suroeste de la zona urbana de la Ciudad de México a 19° 18' 21" -19° 20' 11" N, 99° 10' 15" -99° 12' 4" O, con una extensión total de 237.3 ha (Cano-Santana *et al.*, 2008; Corona-Tejeda, 2017). Presenta una altitud que va desde 2,270 a 2,349 m. s.n.m, un clima templado subhúmedo con régimen de lluvias en verano, las cuales ocurren de mayo a octubre (REPSA, 2017). Tiene una temperatura media anual de 15.5 °C y una precipitación anual de 835 mm (Castillo-Argüero *et al.*, 2004). Presenta terrenos predominantemente basálticos, producto de erupciones del volcán Xitle y conos adyacentes (Castillo-Argüero *et al.*, 2004; Cano-Santana *et al.*, 2008).

Su suelo es escaso y poco profundo con una vegetación de tipo matorral xerófilo denominado de palo loco [*Pittocaulon praecox* H. Rob. y Brettell (Asteraceae)], constituido predominantemente por un estrato herbáceo y escasa dominancia de elementos arbóreos (Castillo-Argüero *et al.*, 2004; Cano-Santana *et al.*, 2008; Palacio y Guilbaud, 2015). La Reserva se encuentra conformada por tres zonas núcleo (Poniente, Oriente y Sur-Oriente) y 13 áreas de amortiguamiento (Cano-Santana *et al.*, 2008; Corona-Tejeda, 2017).

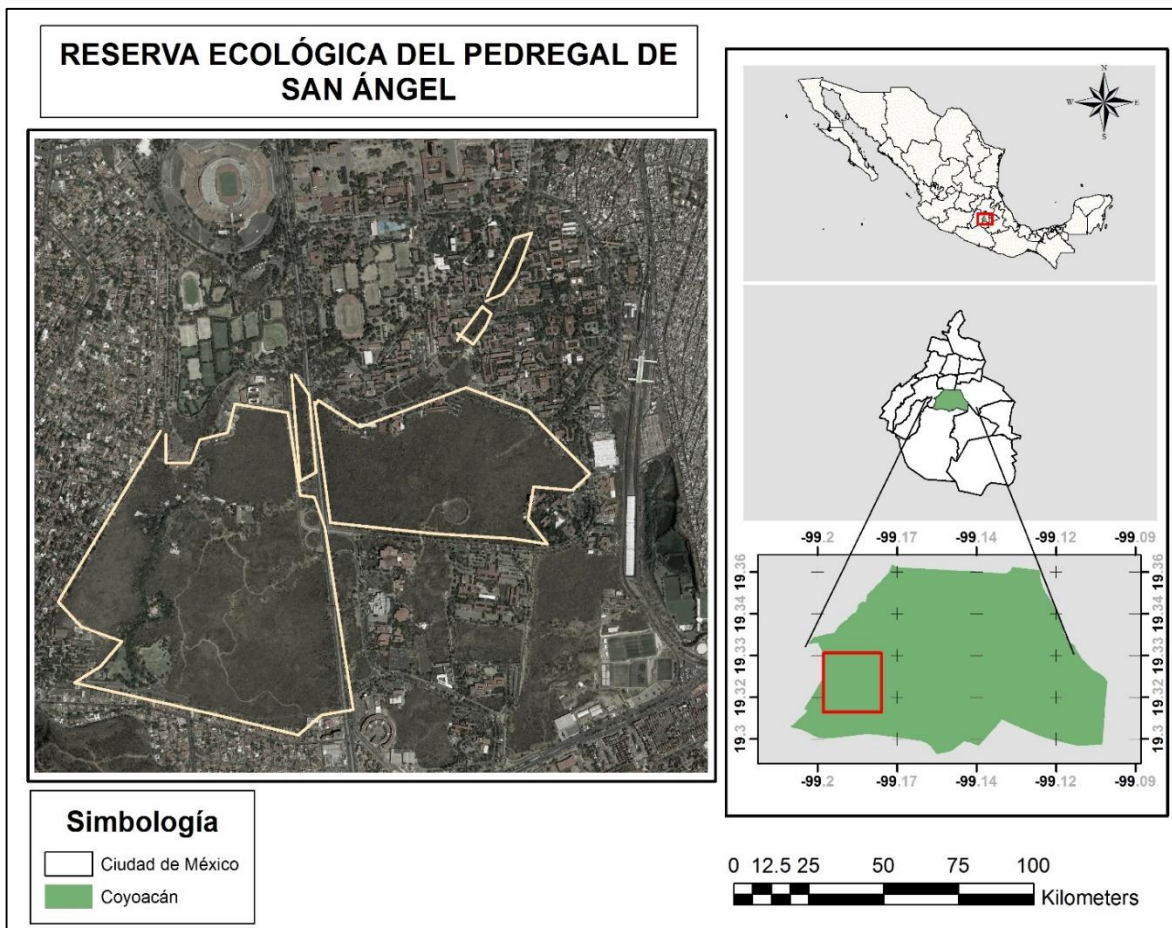


Figura 2.1. Mapa de la Reserva Ecológica del pedregal de San Ángel. Elaboró: A. Romero-Pérez.

3.2. Sistema de estudio

3.2.1. *Planta de estudio.* *Buddleja cordata* conocida comúnmente como tepozán, hierba del mosco, tepozán blanco o palo de zorro prieto (Romero-Rangel *et al.*, 2003) (Fig. 2.2), es un árbol o arbusto dioico perennifolio de rápido crecimiento alcanzando alturas que van desde los 2 a 20 m de altura y 0.10-0.45 m de diámetro a la altura del pecho (DAP); con una corteza rugosa color café (Romero *et al.*, 2003; Deneb *et al.*, 2009). Desprende un aroma alcanforado y presenta hojas de forma ovalada con margen entero o serrado, su haz es pubescente y el envés lanudo

tomentoso de color blanco brillante; sus flores son actinomorfas con cuatro pétalos, pequeñas de color blanco amarillento; son funcionalmente dioicas, en algunos individuos ha dado la impresión de ser hermafroditas; no obstante, no consiguen producir polen o presentan óvulos inmaduros (Romero *et al.*, 2003; Ocampo-Acosta, 2004). No presentan diferencias morfológicas entre sexos, ante ello su identificación depende en la presencia/ausencia del fruto (Mendoza-Hernández, 2002; Ocampo-Acosta, 2004).

La inflorescencia está formada por panículas terminales, su fruto es ovoide en forma de cápsula, durante la maduración de los frutos se observa un cambio de coloración de verde a una tonalidad café oscura, no son carnosos, con un promedio de 48 semillas aladas, las cuales germinan en un periodo de 3 a 5 días (Mendoza-Hernández, 2002; Rojo y Rodríguez, 2002; Romero *et al.*, 2003; Flores-Vázquez, 2004).

Su periodo de floración ocurre entre los meses de febrero a septiembre y su fructificación de octubre a abril (Ocampo-Acosta, 2004). En la REPSA se ha observado que la floración abarca de marzo a agosto, y su fructificación de octubre a mayo; los frutos permanecen en el árbol hasta la siguiente época de floración, en el caso de las semillas estas son dispersadas mayormente entre enero y marzo, se desconoce la presencia de polinizadores (Mendoza-Hernández, 2002; Rojo y Rodríguez, 2002; González-Ramírez, 2012).

Su distribución comprende desde el norte de México por todo el altiplano hasta Guatemala, entre 1,500 y 3,600 m.s.n.m. en bosque de coníferas, bosque mesófilo de montaña y vegetación secundaria; debido a su capacidad de soportar sequías

también se desarrolla en matorrales xerófilos y suelos erosionados (Deneb *et al.*, 2009; Romero *et al.*, 2003; Pérez-Sato *et al.*, 2011).

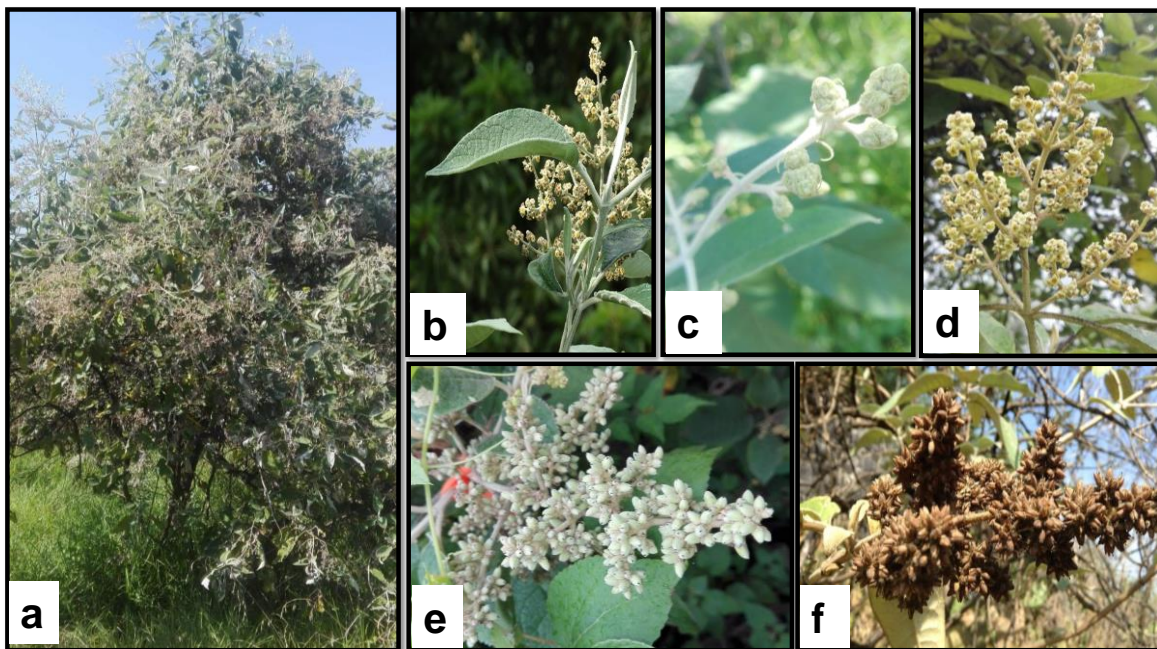


Figura 2.2. Planta *Buddleja cordata*. a) árbol femenino con frutos, b) hojas pubescentes, c) brotes inmaduros, d) flores (sexo desconocido), e) frutos, f) frutos secos y abiertos.

3.2.2. *Herbívoro.* *Acronyctodes mexicanaria* (Geometridae) es un lepidóptero nocturno, el adulto presenta una cabeza con un vértice y frente blanco, el tórax es blanco grisáceo en la parte superior, siendo ligeramente más oscuro en la zona terminar; las alas contienen una cantidad variable de escamas oscuras, además de un patrón que va de marrón a gris oscuro, las cuales varían entre individuos (Fig. 2.3c). Las larvas son de color negro con líneas laterales que van de color amarilla a blanco, presentan cinco estadios de crecimiento (Rindge, 1985; Pitkin, 2002; García-García, 2004) (Fig. 2.3a), y las pupas son de tonalidad blanca con un patrón que va desde amarillo a negro (figura 2.3b). Se alimentan de árboles del género

Buddeja (Rindge, 1985), particularmente en la REPSA se ha registrado únicamente en el árbol *B. cordata* como fuente de alimento y hábitat. (Cano-Santana, 1994a).

Es endémica de México, se distribuye principalmente en zonas de matorral tropical, zonas arbustivas y bosques de roble (Ramos-Elorduy *et al.*, 2007). Su área de distribución comprende desde las regiones montañosas del oeste y centro del país hasta el lado este, llegando a las montañas de Jalapa, Veracruz; se extiende hacia el norte por el estado de Durango y al sur del país hasta el norte del estado de Oaxaca (Rindge, 1985; García-García, 2004). Los adultos de la primera generación emergen entre marzo o abril y los de la segunda entre octubre y noviembre, el invierno lo pasan en estado de crisálida (García-García, 2004).

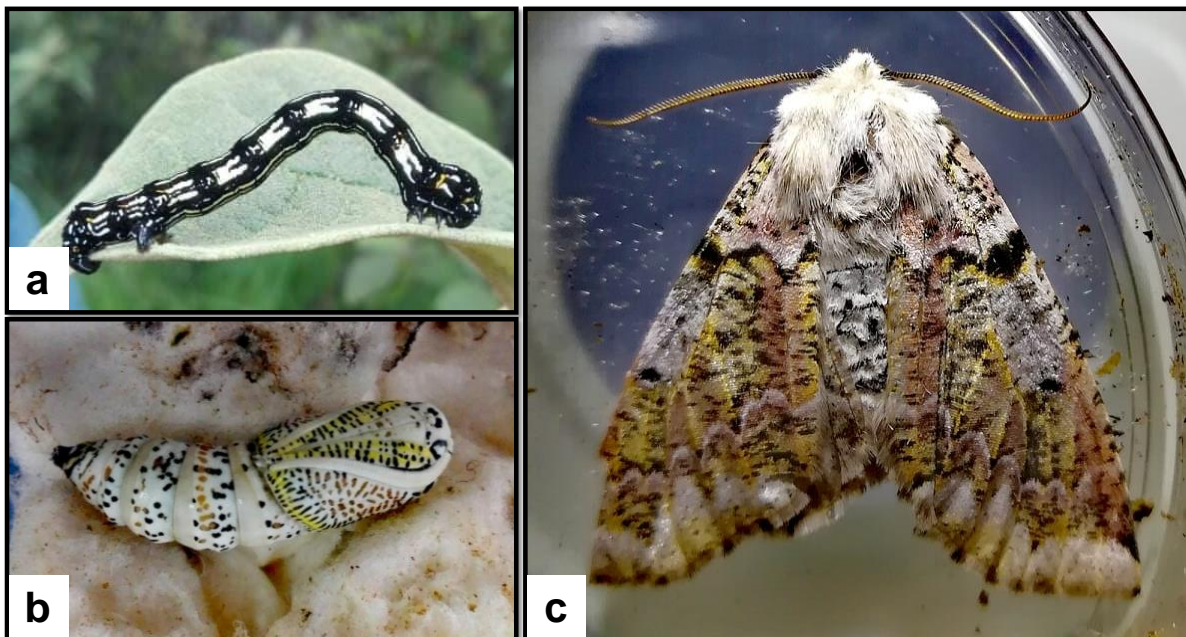


Figura. 2.3. Ciclo de vida de *Acronyctodes mexicanaria*. a) estado larval, b) estado pupa y c) adulto.

3.3. Colecta de muestras

3.3.1. *Selección de árboles.* Se marcaron con pintura acrílica 102 árboles femeninos y 99 masculinos en cinco zonas de la REPSA: (1) Zona de Amortiguamiento A1 Circuito Exterior Norte (2) Zona de Amortiguamiento A1 Circuito Exterior Sur, (3) Zona Núcleo Oriente, (4) Zona Núcleo Poniente y (5) Zona Amortiguamiento A6 “Zona Cultural”. El marcaje de árboles inicio a principios de mayo y terminó a finales de junio del 2017, antes de culminar el periodo de floración y fructificación, debido que la presencia de las flores y frutos secos permite su fácil identificación. Para evitar sesgos dados por la altura de los árboles y por cuestiones logísticas se tomaron individuos con un rango de 2 a 4.5 m de altura.

3.3.2. *Colecta de insectos adultos.* La colecta de organismos adultos se realizó del 4 de mayo al 3 de diciembre de 2017 dando un total de 83 días de colecta. Se colectó un ejemplar de cada morfoespecie presente en hojas, tallos o ramas de *B. cordata* sin importar el sexo del árbol. Los insectos obtenidos se depositaron en frascos con alcohol al 70%. Una vez capturado el primer ejemplar de cada morfoespecie, los muestreos posteriores consistieron en evaluar su presencia o ausencia en los árboles. Los insectos capturados fueron llevados al laboratorio para su identificación taxonómica con claves dicotómicas (Triplehorn y Johnson, 2005).

3.3.3. *Colecta de larvas fitófagas.* El monitoreo de larvas fitófagas inició el 4 de mayo del 2017, y se hizo de manera regular cada 2 días; sin embargo, los primeros insectos se registraron a partir del 9 de julio de 2017, fecha a partir de la cual los muestreos se modificaron. La colecta de larvas se llevó a cabo desde el 23 de agosto hasta el 6 de diciembre de 2017, con tres días de colecta a la semana, dando

un total de 30 días de muestreo. Bajo este esquema y con el fin de abarcar todas las zonas marcadas, en promedio un mismo árbol fue visitado de cuatro a seis veces. En cada visita se capturó cualquier larva fitófaga presente en los individuos de *B. cordata*.

A cada organismo se le registraron los siguientes datos: fecha, zona de colecta, número y sexo del árbol en el que se presentó y número de oruga. Cada morfoespecie colectada fue llevado al laboratorio donde se identificó con base en la clave de identificación ilustrada sobre insectos inmaduros (Chu, 1949) hasta la obtención del individuo adulto donde se rectificó su identificación.

3.4. Rendimiento de herbívoros y parasitoides

Las larvas fitófagas colectadas se llevaron al Laboratorio de Interacciones Ecológicas de la Facultad de Ciencias, UNAM, donde fueron asignadas de manera individual a recipientes de plástico transparentes de 7.5 × 9.5 × 9.5 cm. Cada recipiente tenía en su interior una torunda de algodón previamente mojada con agua; en la tapa se realizó un agujero con un diámetro de 9 cm el cual fue tapado con una malla de tela de 0.1 mm de apertura, esto para permitir la entrada de aire. Su alimentación consistió en hojas de plantas masculinas o femeninas de tepozán, dependiendo del sexo del árbol en el que cada larva fue colectada, las hojas fueron cambiadas cada dos días por hojas frescas.

La crianza de larvas se realizó hasta la obtención de los individuos adultos y/o sus parasitoides. Tan pronto emergieron los adultos de los herbívoros o los parasitoides, se midieron los caracteres de desempeño. Se evaluó el tiempo de cultivo de las larvas a la pupación y duración del periodo de pupa (días), peso (gr)

y proporción de machos (n°. de machos dividido entre el total de organismos capturados) En el caso de las larvas el tiempo de cultivo se tomó a partir de la fecha de colecta. El peso de los parasitoides se obtuvo en miligramos con ayuda de una microbalanza marca Thermo Scientific®, en el caso de las polillas se obtuvo en gramos mediante una balanza digital marca Noval.

La identificación de parasitoides se realizó en la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología con base en las guías de identificación del Manual del Nuevo Mundo de la familia Braconidae (Wharton *et al.*, 1997). Además del registro fotográfico en el Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (II) del Instituto de Biología, utilizando el equipo Leica fotografía multifocal. Leica 716APDA, con cámara Leica DFC490 y el programa LAS (Leica Application Suite versión 4.3.0.0).

3.5. Análisis estadísticos

3.5.1 Comunidad de larvas fitófagas por sexo del árbol. Para evaluar si hay una semejanza en las morfoespecies de larvas fitófagas observadas en plantas masculinas y femeninas se calculó el índice de similitud de Jaccard, con el software Past® versión 3.19 (Hammer, 2018).

3.5.2 Relación plantas dioicas y Acronyctodes mexicanaria. Con el fin de evaluar el efecto del sexo de la planta en la severidad e incidencia de larvas, se usaron únicamente de los datos provenientes de los cultivos de *Acronyctodes mexicanaria*; ya que fue la oruga con mayor número de individuos colectados a lo largo de la temporada. De esta forma se evitó un sesgo ante la posibilidad de diferencias en la

alimentación, conducta y ciclo de vida que hay en cada una de las morfoespecies registradas. Todos los análisis se realizaron con el programa JMP® versión 12 (SAS Institute Inc., 2014).

Para evaluar diferencias en la incidencia de orugas de *A. mexicanaria* en función del sexo de la planta se aplicó una prueba de G, para lo cual se calcularon los valores esperados con una tabla de contingencia de 2 (sexos de árbol) × 2 (tipos de árboles: infestados y no infestados).

Para comparar la severidad de orugas de *A. mexicanaria* en árboles de distinto sexo de *B. cordata* (no. de orugas acumuladas/árbol), se aplicó un Modelo Lineal Generalizado mixto (GLIMMmix) con distribución Poisson con la función log. En el caso de sus parasitoides, se comparó la incidencia de orugas infestadas por parasitoides en cada sexo de *B. cordata*, utilizando un GLIM con distribución Poisson con la función: log.

Finalmente, para evaluar interacciones entre los tres niveles tróficos y observar si existe un efecto del sexo de la planta sobre la abundancia de *A. mexicanaria* infestadas y la incidencia total de parasitoides se realizó un análisis de ANCOVA, para evaluar la diferencia en las pendientes se analizó mediante un Modelo Lineal Generalizado Mixto (GLMmix) con distribución Poisson con la función logit, usando como variable fija el sexo del árbol y como factor variable aleatorio el número de orugas infestadas, de acuerdo a Moreira y colaboradores (2015).

3.5.3 Caracteres de desempeño. En el caso de *A. mexicanaria* se realizó un modelo lineal generalizado con distribución Poisson, función log con el fin de observar si

existían diferencias significativas entre el peso (g) de las polillas, el tiempo de cultivo de las larvas a la pupación (días) y duración del periodo de pupa (días), dependiendo del sexo del árbol.

Los caracteres de desempeño en parasitoides se obtuvieron con los datos proporcionados por las morfoespecies dominantes. Para evaluar si existen diferencias significativas entre el peso del parasitoide (mg) el tiempo de cultivo de las larvas a la pupación (días) y duración del periodo de pupa (días) por sexo del árbol se realizó a cada morfoespecie un GLIM con distribución Poisson con función log.

Finalmente, para calcular la proporción de machos en *A. mexicanaria* y sus parasitoides se utilizó una prueba de G. En el caso de los parasitoides la proporción de machos se realizó dependiendo de las morfoespecies con mayor abundancia.

IV.- RESULTADOS

4.1. Herbívoros asociados y fenología

Se registraron un total de 308 insectos herbívoros divididos en 35 morfoespecies (incluyendo larvas, juveniles y adultos). Los insectos colectados pertenecen a cuatro órdenes: cinco especies de Hemiptera, siete especies de Coleoptera, dos especies de Orthoptera (ver anexo 1) y 23 especies de Lepidoptera (ver anexo 2). De las cuales 33 morfoespecies se registraron durante la época de lluvias, y dos registros a principios de la época de sequías. El mes de septiembre fue el periodo con mayor variedad de insectos registrados (cuadro 4.1).

Nysius sp. y *Acronyctodes mexicanaria* son las especies cuya presencia fue la más prolongada, con un total de seis meses cada uno. Cabe destacar que la *Nysius* sp. es la primera especie observada presentándose a partir del mes de mayo.

Sphenarium purpurascens Charpentier, a pesar de aparecer por un corto lapso de tiempo, durante los meses de agosto a octubre, se observó un gran número de individuos por árbol (*obs. pers.*), en comparación con otras especies; por ejemplo, *Nodonota curtula* o *Nysius* sp., los cuales rondaban entre cinco a 10 insectos por planta.

Cuadro 4.1. Fenograma de insectos asociados a *Buddleja cordata* ordenados cronológicamente según su aparición, durante el periodo de mayo a diciembre de 2017, los registros se realizaron desde el primer muestreo hasta la ausencia de larvas en las zonas de coleta, a través de datos de presencia/ausencia de individuos y sin considerar el sexo del árbol. Dónde: No. id. = no identificado, Col= Coleoptera, Hem= Hemiptera, Ort= Orthoptera y Lep= Lepidoptera

Especie	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
<i>Nysius</i> sp. (Hem)	■							
<i>Jadera haematoloma</i> (Hem)		■						
<i>Acronyctodes mexicanaria</i> (Lep)			■	■	■	■	■	■
<i>Nodonota curtula</i> (Col)				■	■	■		
Cicadellidae 1 (Hem)				■	■	■	■	
<i>Padaeus trivittatus</i> (Hem)							■	
<i>Halysidota</i> sp. (Lep)				■	■	■	■	
<i>Sphenarium purpuascens</i> (Ort)				■	■	■	■	
Lepidoptera no id. 7						■		
Lycidae 1 (Col)				■	■			
Membracidae 1 (Hem)								
Coleoptera no id. 3				■	■			
Coleoptera no id. 2				■				
Lepidoptera no id. 4								
Lepidoptera no id. 16				■				
<i>Dichopetala serrifera</i> (Ort)					■	■	■	■
<i>Bertholdia</i> sp. (Lep)								
Lepidoptera no id. 3					■	■	■	
Buprestidae 1 (Col)								
Lepidoptera no id. 2					■	■		
Lepidoptera no id. 1								■
<i>Automeris</i> sp. (Lep)								
Lampyridae 1 (Col)					■	■		
Lepidoptera no id. 5								
Lepidoptera no id. 6					■	■		
Lepidoptera no id. 8								
Lepidoptera no id. 14								
Lepidoptera no id. 16					■	■		
Lepidoptera no id. 17						■	■	
Lepidoptera no id. 10								
<i>Hypercompe</i> sp. (Lep)								
Lepidoptera no id. 11						■	■	
Lepidoptera no id. 13								
Lepidoptera no id. 15								
Lepidoptera no id. 12								■

← Iluvias → ← sequías

En el caso de las larvas fitófagas se identificaron a las especies *Acronyctodes mexicana*, *Halysidota tessellaris* Smith, *Automeris* sp., *Bertholdia* sp., e *Hypercompe* sp. y 17 morfoespecies más a nivel de orden. En total, las larvas fitófagas correspondieron al 62.9% de la comunidad de herbívoros observados en el tepozán; a pesar de tener una alta riqueza, la mayoría de estos registros corresponde a un único ejemplar observado. Las morfoespecies de Lepidoptera no id. 3 y 7, así como *Bertholdia* sp. y *Halysidota tessellaris* son las únicas cuyos registros se presentaron por un tiempo prolongado de tres meses. Por su parte, el lepidóptero no id. 1 es la única cuyo registro se observó en dos meses separados, septiembre y diciembre.

4.2 Comunidad de larvas fitófagas por sexo de *Buddeja cordata*

Se colectaron un total de 291 larvas fitófagas divididas en 24 morfoespecies, de las cuales dos corresponden al orden Coleoptera y 22 al orden Lepidoptera. Para evaluar la comunidad, se registró la frecuencia de larvas observadas por periodo de muestreo (fig. 4.1), observando un pico de abundancia en ambos sexos del árbol durante el periodo comprendido del 13 de septiembre al 11 de octubre. Por su parte, el periodo del 3 de noviembre al 3 de diciembre registró el muestreo con menor número de individuos colectados.

Para la frecuencia de larvas por sexo del árbol, se observó un número de individuos mayor en plantas femeninas, siendo el tercer muestreo la colecta con más altos registros, con un total de 52 individuos, en comparación con 27 larvas en plantas masculinas.

Acronyctodes mexicanaria fue la especie con mayor abundancia de organismos en ambos sexos de la planta, con un total de 111 larvas en árboles femeninos y 88 en árboles masculinos; en comparación a las larvas del género *Automeris* sp. y las morfoespecies Lepidoptera no id. 6, 8, 9, 11, 14, 16 y Coleoptera no id 2 constaron de un solo individuo en un solo sexo del árbol (ver anexo 2). Únicamente las larvas de *Acronyctodes mexicanaria*, *Halysidota tessellaris*, *Automeris* sp., *Bertholdia* sp., *Hypercompe* sp., Lepidoptera no id. 14, completaron su ciclo biológico.

Mediante la curva-rango abundancia, se encontró que existe una diferencia en el número de larvas asociadas en *B. cordata*, con un total de 17 morfoespecies en las plantas masculinas y 16 en plantas femeninas (fig. 4.2). Con base en el índice

de Jaccard se observa una similitud de 37.5% entre las comunidades. Entre los insectos que comparten ambos árboles se encuentran *Acronyctodes mexicanaria*, *Halysidota tessellaris*, *Bertholdia* sp., *Hypercompe* sp. y las morfoespecies de Lepidoptera no id 2, 3, 7 y Coleoptera no id. 2.

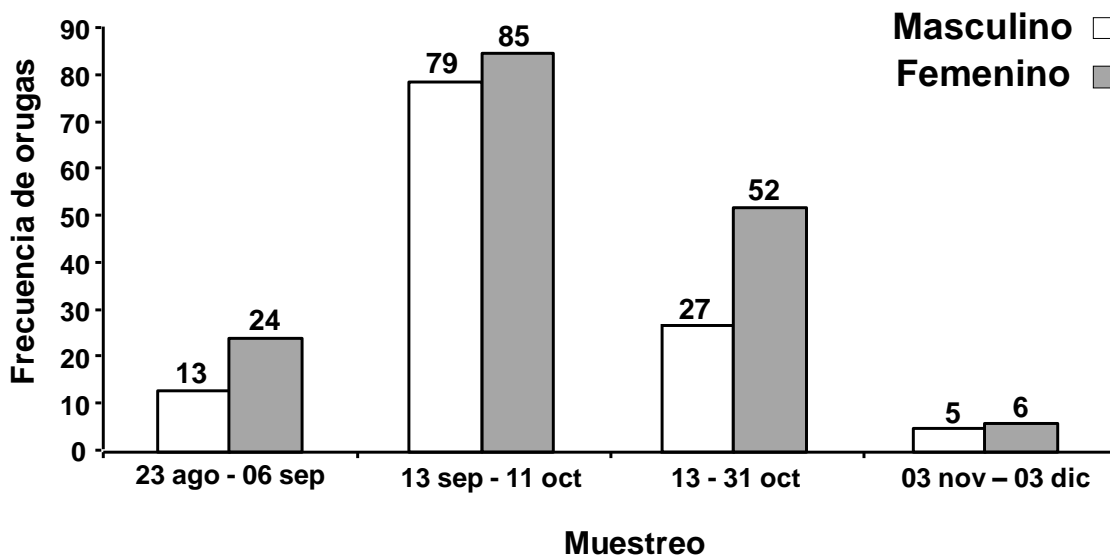


Figura 4.1. Frecuencia de larvas fitófagas divididas de acuerdo al número de muestreos durante el periodo de agosto a diciembre de 2017. Cada muestreo indica la frecuencia de orugas que se obtuvo al evaluar árboles femeninos y masculinos marcados. En todos los muestreos el número de larvas fitófagas colectadas es mayor en árboles femeninos.

Se reconocen cuatro morfoespecies de lepidópteros dominantes: *A. mexicanaria*, *H. tessellaris*, Lepidoptera no id. 5 y 8; y una morfoespecie del orden Coleoptera (Coleoptera no id. 1 de la fig. 4.2). Asimismo, en ambos sexos de la planta *A. mexicanaria* es la especie dominante al presentar el doble de la abundancia absoluta respecto a la siguiente especie más abundante.

Finalmente, se observó una curva con mayor equidad en plantas femeninas, al presentar un mayor número de individuos por morfoespecie, comparado con las

plantas masculinas, dónde la mayoría de datos registrados provenía de un solo ejemplar.

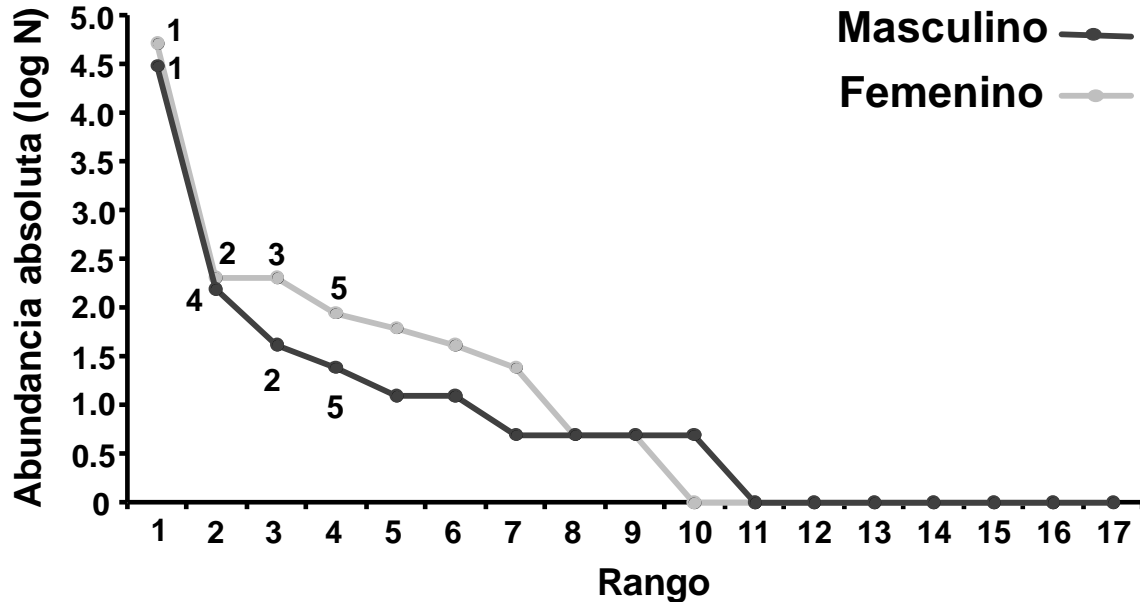


Figura 4.2. Curva rango-abundancia de larvas fitófagas asociadas a plantas masculinas y femeninas de *Buddleja cordata*. Los valores del 1 a 5 corresponden a las morfoespecies dominantes en cada sexo de árbol. 1: *Acronyctodes mexicanaria*, 2: Lepidoptera no id. 8, 3: Coleoptera no id. 2, 4: *Bertholdia* sp. y 5: *Halysidota tessellaris*.

4.3. Larvas fitófagas parasitadas

Se obtuvo un total de seis morfoespecies de herbívoros con al menos un parasitoide, entre las especies reportadas se incluye *A. mexicanaria* (cuadro 4.2). Los parasitoides encontrados en todas las morfoespecies corresponden a insectos de los órdenes Hymenoptera y Diptera. Los himenópteros identificados corresponden a la familia Braconidae (*Parapanteles* sp. y Macrocentrinae) y Trichogrammatidae, en el caso de los dípteros se identificaron organismos de la familia Tachinidae y tres morfoespecies sin identificar (ver anexo 3).

La incidencia acumulada de parasitoidismo fue de 66 larvas infestadas, es decir que, el 22.7% de la comunidad ($N = 291$) presentó parasitoidismo. La especie con mayor número de larvas infestadas fue *A. mexicanaria*, con una incidencia de 27.0% en plantas femeninas y 32.0% en plantas masculinas (cuadro 4.2) ($N = 111$). Como se observa en el cuadro 4.3, los insectos Lepidoptera no id. 1 y 2 y Coleoptera no id. 1 presentan un porcentaje de incidencia alto, al ser morfoespecies con pocos individuos colectados, los cuales, a su vez se encontraban infectados. En el caso del Lepidoptera no id. 3 y *Halysidota tessellaris* el porcentaje de incidencia es bajo, dado que, la población presentó un escaso número de orugas infectadas.

La severidad (abundancia) de parasitoides presentó porcentajes bajos, únicamente dos morfoespecies registraron más de un parasitoide por individuo: (1) *A. mexicanaria*, cuyo número de parasitoides fue desde un individuo, hasta un máximo de 29 en plantas masculinas y 33 en plantas femeninas; y (2) Coleoptera no id. 1 con un solo individuo parasitado con 19 moscas. La severidad acumulada de *A. mexicanaria* por sexo del árbol indica un aproximado de 2.32 ± 1.53 ($X \pm ES$) parasitoides por oruga de planta femenina y 1.20 ± 1.80 parasitoides por oruga de planta masculina (cuadro 4.3). Al evaluar la severidad acumulada se observó que en promedio hay 1.82 ± 1.17 parasitoides por árbol. Con respecto a la morfoespecie 2, no se puede calcular el valor de severidad acumulado al ser un único registro (Cuadro 3).

Cuadro 4.2. Incidencia (% de larvas infestadas) en seis morfoespecies de larvas que infestan árboles femeninos y masculinos de *Buddleja cordata*. N = número larvas colectadas.

Especie	Número de individuos infestados		Incidencia por sexo del árbol (%)		Incidencia acumulada (%)
	♀	♂	♀	♂	
<i>Acronyctodes mexicanaria</i>	30	29	27.02 N = 111	32.95 N = 88	29.65 N = 199
<i>Halysidota tessellaris</i>	1	1	14.28 N = 7	25.00 N = 4	18.18 N = 11
Lepidoptera no id. 1	1	0	100 N = 1	0 N = 1	50 N = 2
Coleoptera no id. 1 2	1	N.C	100 N = 1	N.C	100 N = 1
Lepidoptera no id. 2 3	2	0	50 N = 4	0 N = 2	33.33 N = 6
Lepidoptera no id. 3	1	0	16.67 N = 6	0 N = 1	14.28 N = 7

N.C.: No Colectada

Cuadro 4.3. Severidad (No. promedio de parasitoides /hospedero \pm e.e.) y número mínimo y máximo de parasitoides obtenidos por individuo, en seis morfoespecies de larvas que infestan árboles femeninos y masculinos de *Buddleja cordata*. *Acronyctodes mexicanaria* es la única especie con error estándar debido al número de larvas que presentaron parasitoides. *N* = número de larvas colectadas.

Especie	No. parasitoides/ hospedero		Severidad promedio por sexo del árbol		Severidad promedio acumulada
	Mín..	Máx.	♀	♂	
<i>Acronyctodes mexicanaria</i>	1	33	2.32 \pm 1.53 <i>N</i> = 111	1.20 \pm 1.80 <i>N</i> = 88	1.82 \pm 1.17 <i>N</i> = 199
<i>Halysidota tessellaris</i>	1	1	0.14 \pm 0.14 <i>N</i> = 7	0.25 \pm 0.25 <i>N</i> = 4	0.18 \pm 0.13 <i>N</i> = 11
Lepidoptera no id. 1	1	1	1 <i>N</i> = 1	0 <i>N</i> = 1	1 <i>N</i> = 1
Coleoptera no id. 1 2	19	19	19 <i>N</i> = 1	N.C	19 <i>N</i> = 1
Lepidoptera no id. 2 3	1	1	0.50 \pm 0.29 <i>N</i> = 4	0 <i>N</i> = 2	0.33 \pm 0.21 <i>N</i> = 6
Lepidoptera no id. 3	1	1	0.16 \pm 0.16 <i>N</i> = 6	0 <i>N</i> = 1	0.14 \pm 0.14 <i>N</i> = 7

N.C. No colectada

4.4 *Acronyctodes mexicanaria* y sus parasitoides por sexo de *Buddeja cordata*

La incidencia de orugas de *A. mexicanaria* por sexo del árbol fue significativa ($G = 3.995$, $g.l. = 1$, $P = 0.04$; fig. 4.3). El 45.4% en árboles femeninos ($N = 102$) y 28.3% en individuos masculinos ($N = 99$) registraron al menos una oruga.

Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas del sexo de la planta sobre la severidad de infestación de *A. mexicanaria* ($H = 2.02$, $g.l.=1$, $P = 0.155$; fig. 4.4a). Se obtuvo 1.08 ± 0.20 larvas/árbol en plantas femeninas y 0.89 ± 0.29 larvas/árbol en plantas masculinas.

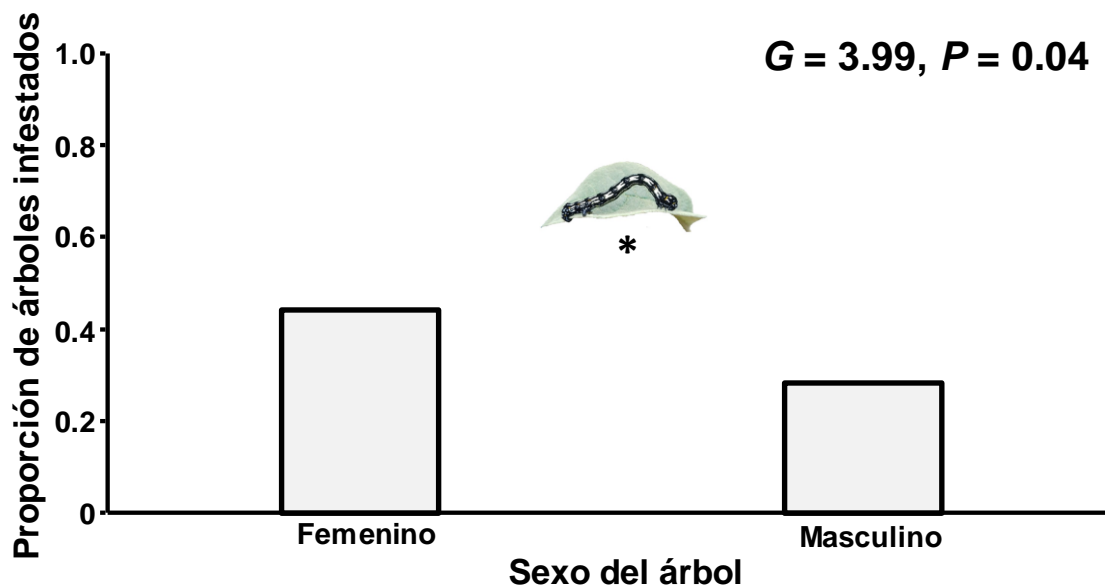


Figura 4.3. Incidencia de orugas (% de árboles infestados) de *Acronyctodes mexicanaria* en 101 árboles femeninos y 99 masculinos de *B. cordata*. El asterisco indica una diferencia significativa en la incidencia de acuerdo a la prueba de G.

De un total de 199 orugas pertenecientes a la especie *A. mexicana* 59 individuos fueron atacadas por parasitoides, lo que corresponde a un 29.65% de las larvas muestreadas. Se registraron seis morfoespecies de parasitoides (ver anexo 3) correspondientes a las familias Braconidae (Hymenoptera), Tachinidae (Diptera) y Trichogrammatidae (Hymenoptera). Se registró parasitoidismo solitario por parte del de las avispas Macrocentrinae (Braconidae; morfoespecie 1), el Trichogrammatidae (morfoespecie 2), además de las moscas de la familia Tachinidae (morfoespecies 4 y 5), y parasitoidismo gregario en *Parapanteles* sp. (Braconidae; Microgastrinidae).

Se obtuvieron 30 orugas parasitadas en plantas femeninas y 29 orugas parasitadas en plantas masculinas. No se encontraron diferencias entre sexo del árbol y el número de orugas con parasitoides ($\bar{X} = 0.096 \pm 0.03$, $\bar{X} = 0.069 \pm 0.02$; $H = 0.87$, g.l. = 1, $P = 0.351$; fig. 4.4b).

Se encontró un efecto significativo del sexo y del número de orugas por árbol sobre el número de parasitoides (cuadro 4.4), en el cual las plantas femeninas presentan un mayor número de parasitoides conforme aumenta el número de orugas. Al hacer la comparación entre ambas pendientes se observa que el número de parasitoides es 6.6 veces mayor en plantas femeninas comparado con las masculinas ($F = 52.97$, g.l. = 1, $P < 0.001$; fig. 4.5).

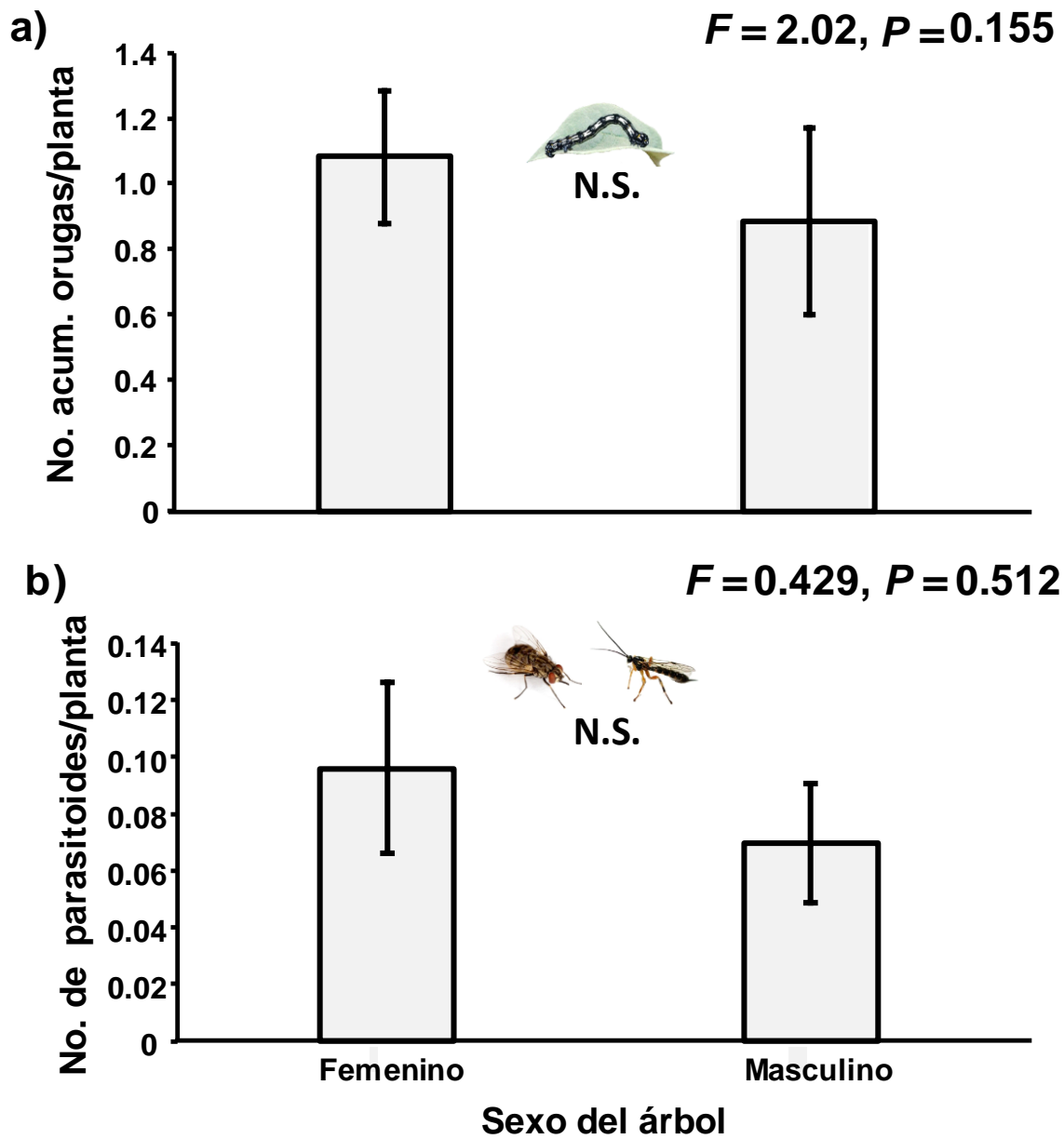


Figura 4.4. (a) Severidad de ataque de orugas de *Acronyctodes mexicanaria* (No. acumulado de larvas/ árbol \pm e.e.) y (b) severidad de orugas de *Acronyctodes mexicanaria* con parasitoides (Proporción de orugas parasitadas/árbol \pm e.e.) en plantas femeninas y masculinas de *B. cordata*, $N = 99$ árboles masculinos y 102 femeninos. No se encontraron diferencias significativas (NS) en ambos tratamientos.

Cuadro 4.4. Efecto del sexo del árbol y No. total de orugas sobre el total de parasitoides presentes.

Factor	g.l.	F	P
Sexo	1	81.50	<.0001
No. total de orugas	1	361.07	<0.001
Sexo * No. total de orugas	1	28.19	<.0001

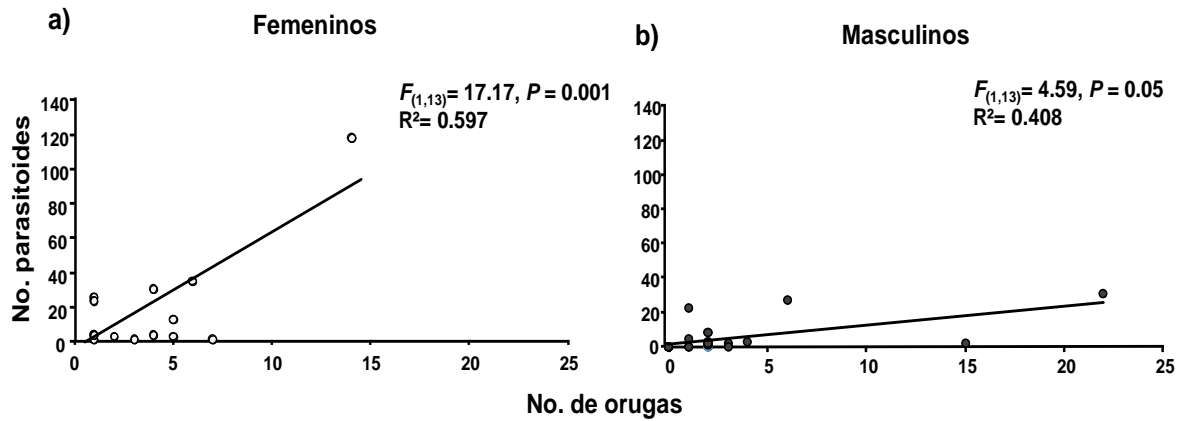


Figura 4.5. Relación entre el número de parasitoides y número de orugas de *Acronyctodes mexicanaria* por planta asociada a) hembras y b) machos. Existe una correlación positiva entre el número de parasitoides y número de orugas, al grado que conforme aumenta el número de larvas en los árboles, también aumentara el número de parasitoides. Al evaluar las pendientes estas difirieron entre sexo de la planta hospedera, siendo significativa en plantas femeninas ($P < 0.001$).

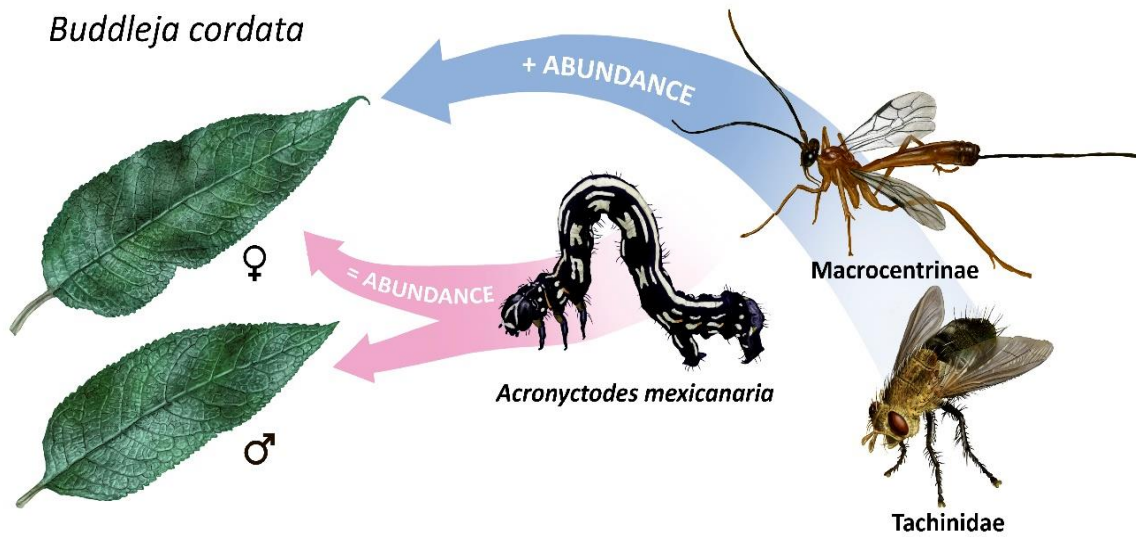


Figura 4.6. Interacción *B. cordata*, *A. mexicanaria* y sus parasitoides. La abundancia de orugas fue similar en ambos sexos del árbol; sin embargo, los parasitoides (Macrocentrinae, *Parapanteles* sp. y Tachinidae) registraron una mayor abundancia en plantas del sexo femenino. Ilustración: Aldo Domínguez de la Torre

4.5 Caracteres de desempeño de *Acronyctodes. mexicanaria* y sus parasitoides

De un total de 99 larvas en ambos sexos del árbol, sólo 83 individuos desarrollaron crisálida y 67 de ellos emergieron como adultos. Se obtuvieron 40 individuos adultos provenientes de plantas femeninas y 27 de plantas masculinas.

Se observaron diferencias significativas en tiempo de larva a pupa ($\text{♀} = 20.37 \pm 1.87$ días, $N = 40$, $\text{♂} = 18.04 \pm 1.19$ días, $N = 27$; $F = 4.57$, $g.l. = 1$, $P = 0.0325$; fig. 4.6a), así como el periodo de pupación, ($\text{♀} = 221.25 \pm 6.28$ días, $N = 40$, $\text{♂} = 232.41 \pm 5.42$ días, $N = 27$; $F = 8.86$, $g.l. = 1$, $P = 0.0029$; fig. 4.6b). El tiempo de larva a pupa en *A. mexicanaria* registró un mínimo de 5 días y un máximo de 53 días en plantas femeninas, en comparación de las plantas masculinas con un mínimo de 8 días y máximo de 29. Por su parte el periodo de pupación fue de mínimo 100 días y máximo 293 en plantas femeninas; y desde 178 hasta 293 días en plantas masculinas. No se encontraron diferencias en el peso de las polillas adultas obtenidas de árboles de distinto sexo ($F = 0.074$, $g.l. = 1$, $P = 0.785$). Se registró un peso promedio de 0.053 ± 0.003 g ($N = 38$) en polillas de plantas masculinas y 0.070 ± 0.015 g ($N = 27$) en plantas femeninas. No se observaron diferencias significativas en la razón sexual de las polillas adultas en función del sexo de la planta ($G = 0.138$, $P = 0.8043$; fig. 4.7c). La proporción de machos en plantas femeninas fue de 52.31% ($N = 38$) y de 47.69% en plantas masculinas ($N = 27$).

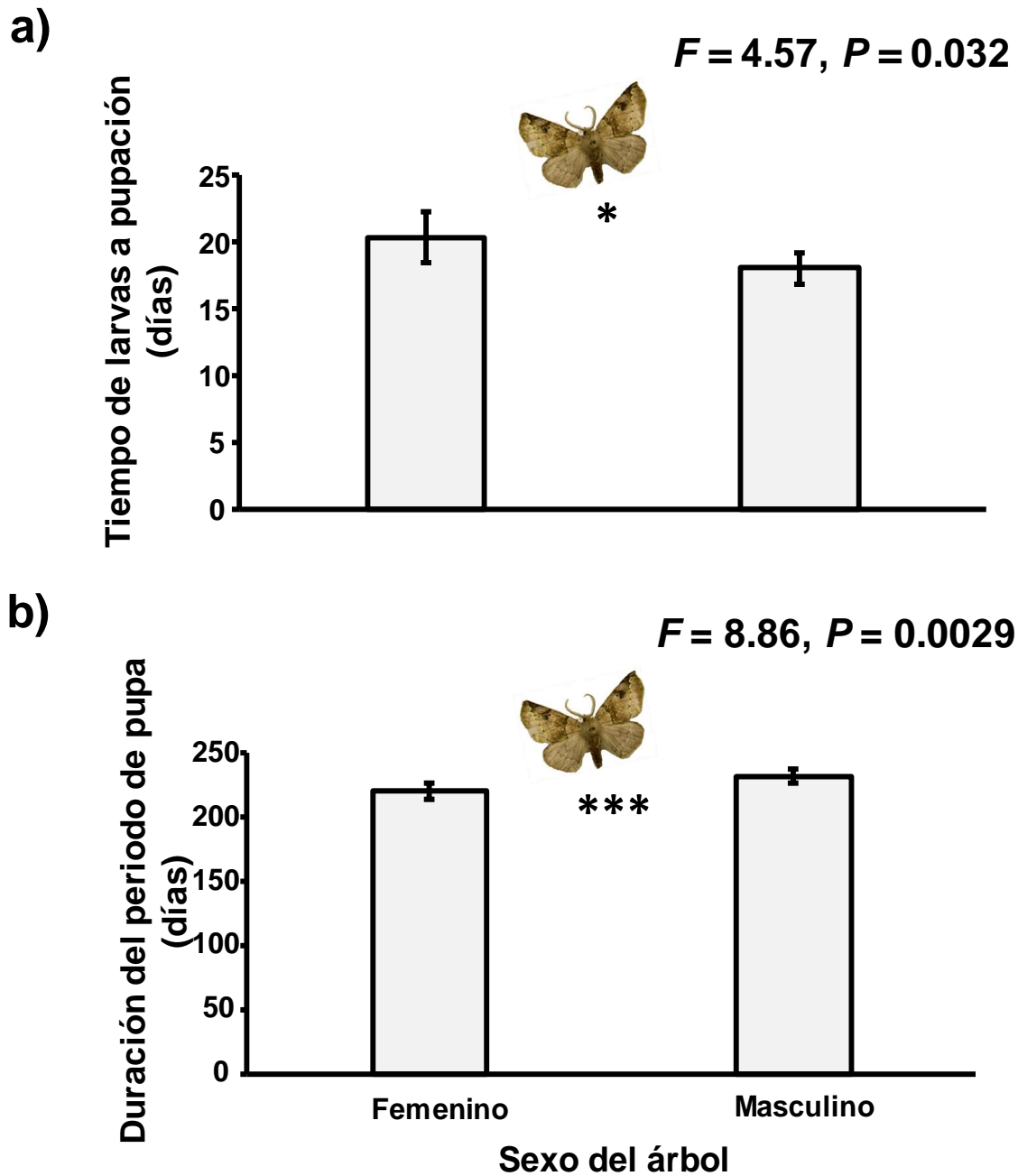


Figura 4.7. Caracteres de desempeño obtenidos en *Acronyctodes mexicanaria*. Se encontraron diferencias significativas (*) en el a) tiempo de larvas a pupas (días) y b) duración del periodo de pupa (días) entre sexo del árbol *Buddleja cordata*.

Se registró un total de 363 parasitoides de *A. mexicana* divididos en seis morfoespecies (ver anexo 3), de las cuales se obtuvo el desempeño de las morfoespecies con mayor abundancia: Macrocentrinae, *Parapanteles* sp., (Braconidae) y Tachinidae (Diptera). Las avispas presentaron diferencias significativas en el tiempo de larva a pupa, (morfoespecie 1 (Braconidae: Macrocentrinae): ♀ = 6.7 ± 1.04 días, $N = 10$, ♂ = 11.25 ± 1.85 días, $N = 16$; $F = 14.08$, g.l.= 1, $P < 0.001$, fig. 4.8a; *Parapanteles* sp. (Braconidae: Microgastrinidae): ♀ = 6.94 ± 0.245 días, $N = 161$, ♂ = 5.13 ± 0.175 días, $N = 116$; $F = 36.62$, g.l.= 1, $P < 0.001$, fig. 4.9a). Hubo diferencias significativas en el periodo de pupa de las tres morfoespecies (morfoespecie 1 (Braconidae: Macrocentrinae): ♀ = 13.7 ± 1.79 días, $N = 10$, ♂ = 23.56 ± 4.35 días, $N = 16$; $F = 31.86$, g.l.= 1, $P < 0.001$, fig. 4.8b; *Parapanteles* sp. (Braconidae: Microgastrinidae): ♀ = 11.45 ± 0.2 días, $N = 161$, ♂ = 24.37 ± 2.61 días, $N = 116$; $F = 655.59$, g.l.= 1, $P < 0.001$, fig. 4.9b; morfoespecie 3 (Diptera: Tachinidae), ♀ = 73.69 ± 14.39 días, $N = 13$, ♂ = 11 ± 0.12 días, $N = 5$; $F = 336.98$, g.l.= 1, $P < 0.001$, fig. 4.10).

No hubo diferencias significativas en el peso de todos los parasitoides, morfoespecie 1 (Braconidae: Macrocentrinae) (♀ = 0.812 ± 0.22 mg, $N = 10$, ♂ = 0.756 ± 0.135 mg, $N = 16$; $F = 0.025$, g.l.= 1, $P = 0.875$); *Parapanteles* sp. (Braconidae, Microgastrinidae) (♀ = 0.18 ± 0.003 mg, $N = 161$, ♂ = 0.14 ± 0.006 mg, $N = 116$; $F = 0.645$, g.l.= 1, $P = 0.422$), (Diptera: Tachinidae) (♀ = 0.35 ± 0.006 mg, $N = 13$, ♂ = 0.075 ± 0.018 mg, $N = 5$; $F = 1.29$, g.l.= 1, $P = 0.254$).

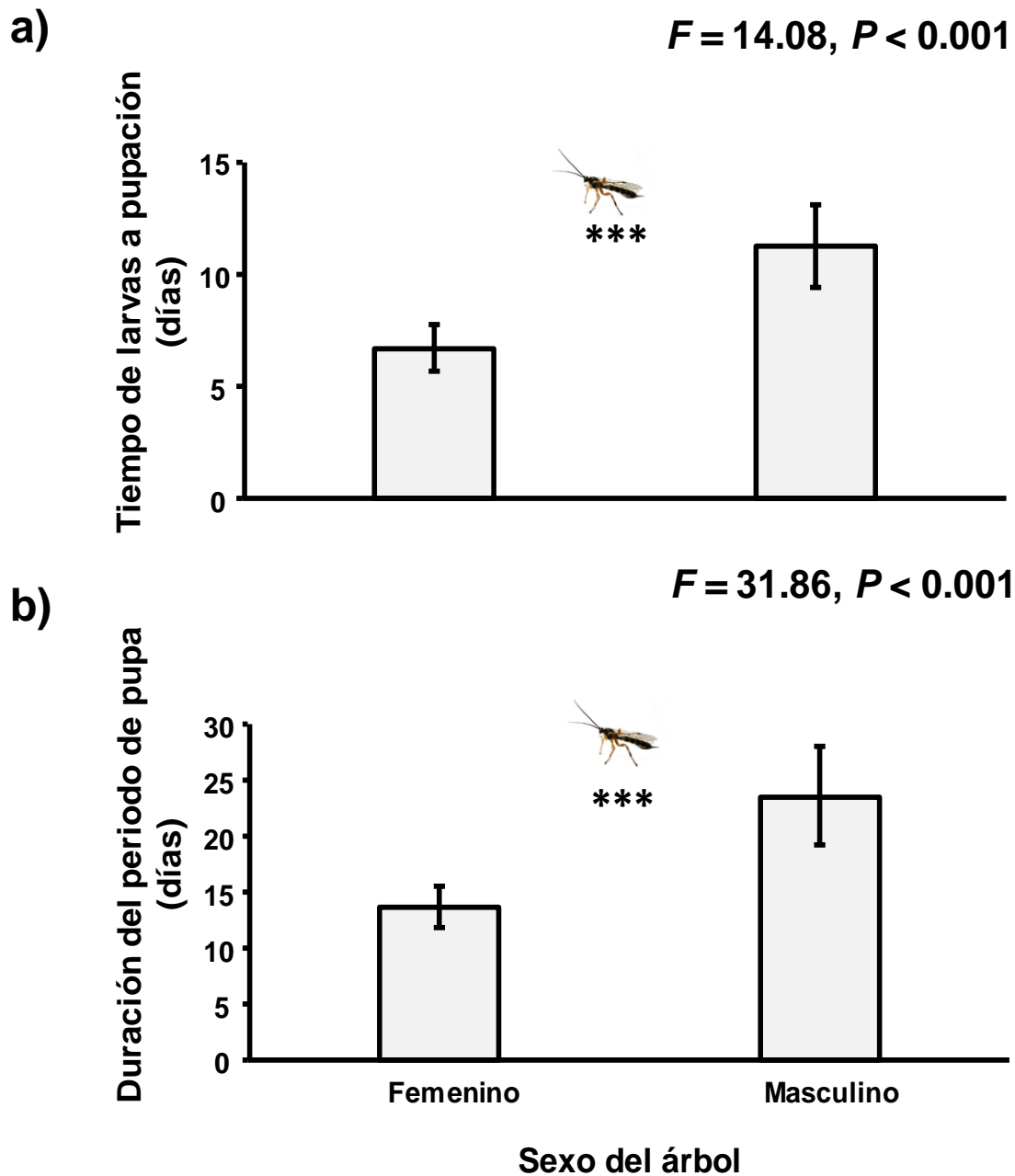


Figura 4.8. Caracteres de desempeño obtenidos del parasitoide morfoespecie 1 (Hymenoptera: Braconidae: Macrocentrinae) en *Acronyctodes mexicanaria*. Se encontraron diferencias significativas (*) en el a) tiempo de larvas a pupas (días) y b) duración del periodo de pupa (días) entre sexo del árbol *Buddleja cordata*.

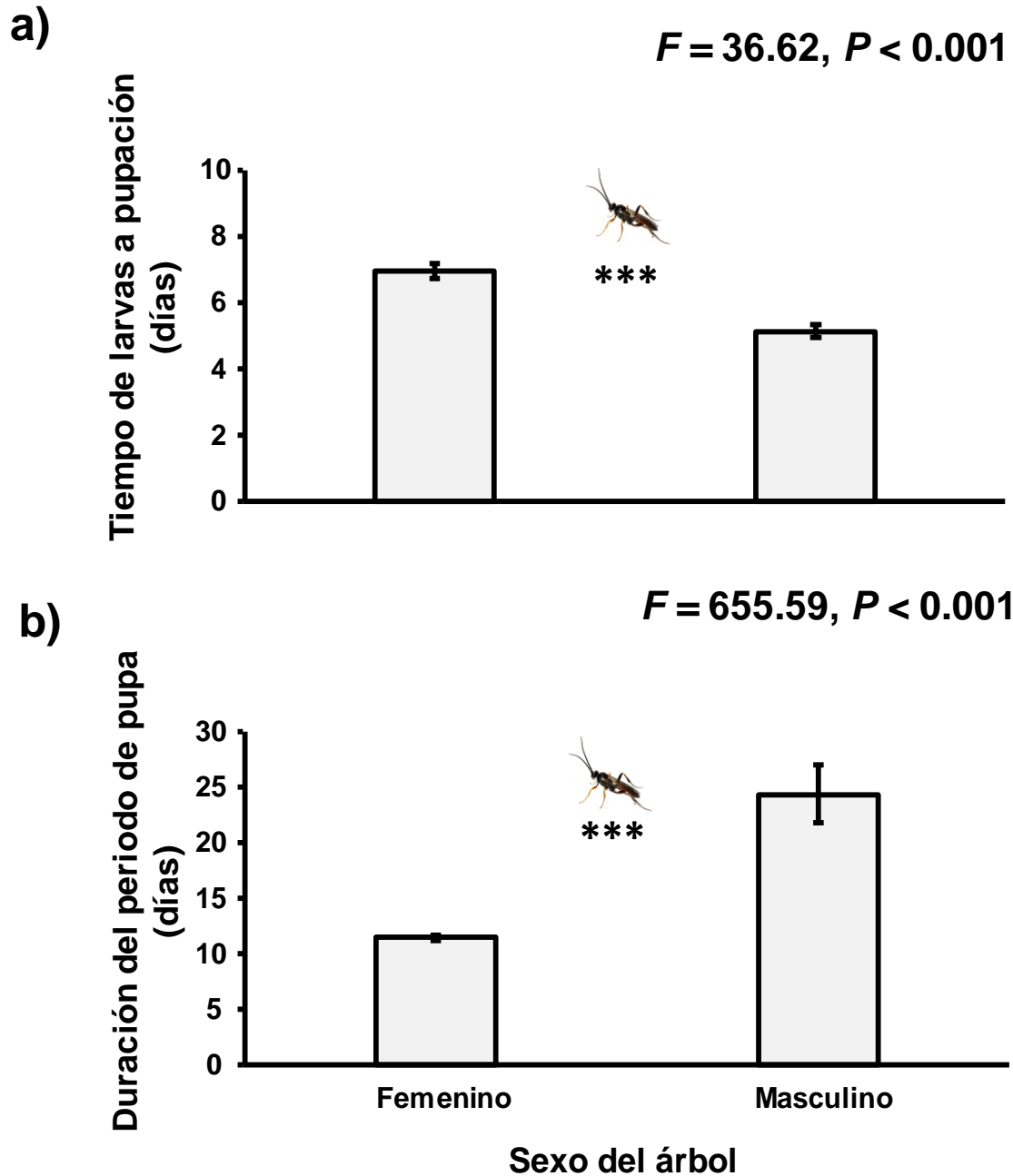


Figura 4.9. Caracteres de desempeño obtenidos en *Parapanteles* sp. (Hymenoptera: Braconidae: Microgastrinidae) del hospedero *Acronyctodes mexicanaria*. Se encontraron diferencias significativas (*) en el a) tiempo de larvas a pupas (días) y b) Duración del periodo de pupa (días) entre sexo del árbol *Buddleja cordata*.

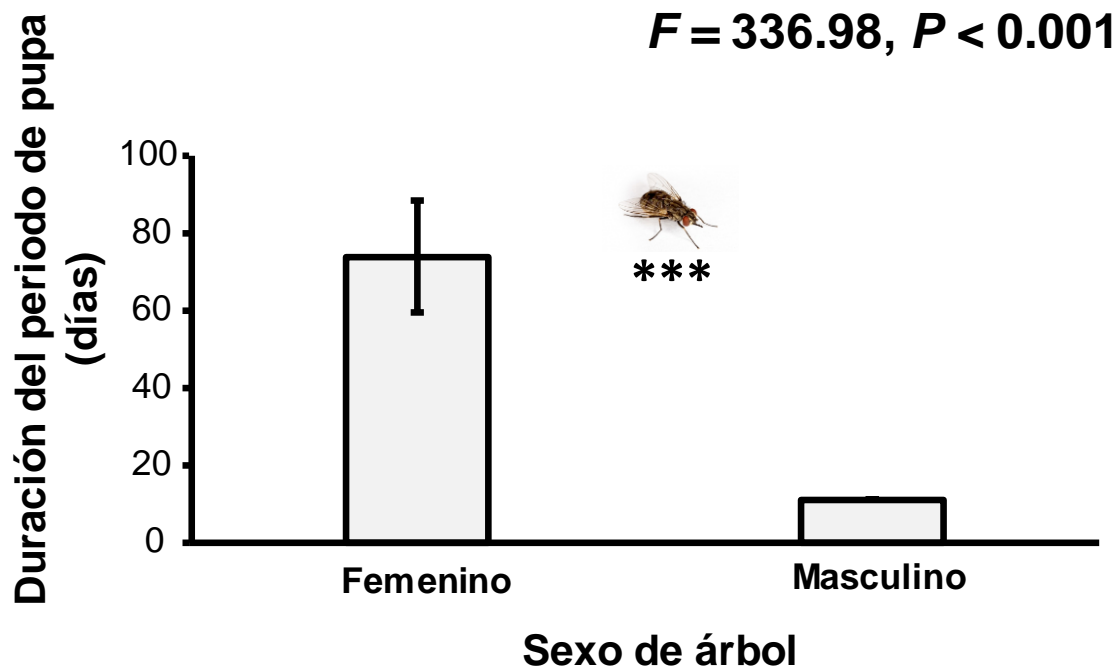


Figura 4.10. Caracteres de desempeño obtenidos en morfoespecie 3 (Diptera: Tachinidae) del hospedero *Acronyctodes mexicanaria*. Se encontraron diferencias significativas (*) en la duración del periodo de pupa (días) entre sexo del árbol *Buddleja cordata*

No se detectaron diferencias significativas en la proporción de machos entre hospederos provenientes de árboles de distinto sexo, tanto en la morfoespecie 1 (53.84% en plantas femeninas, 46.15% en plantas masculinas; $G = 0.1539, P = 0.697$), como en *Parapanteles* sp. (52.70% en plantas femeninas, 47.29% en masculinas; $G = 0.812, P = 0.367$). No fue posible identificar el sexo en la morfoespecie 3 (Diptera: Tachinidae).

V.- DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran los efectos del dioicismo en el árbol dioico *Buddleja cordata*, sobre la comunidad de insectos asociados a esta (González-Ramírez, 2012). Durante esta investigación se demostró que la separación de sexos en las plantas si bien no tiene un efecto significativo en los herbívoros asociados, influyen indirectamente en la abundancia del tercer nivel trófico (parasitoides de herbívoros), siendo mayor en plantas femeninas, lo cual indicaría una influencia de los rasgos de la planta sobre los enemigos naturales.

5.1. Composición y especies de insectos dominantes en *Buddleja cordata*

La mayoría de las morfoespecies de insectos adultos que habitan las partes aéreas del tepozán pertenecen a los órdenes Hemiptera (cinco morfoespecies) y Coleoptera (cuatro morfoespecies); González-Ramírez (2012) estudió los artrópodos asociados en *B. cordata* durante junio de 2010 hasta abril del 2011, registrando un total de siete especies de hemípteros y 14 especies de coleópteros. Esta discrepancia podría deberse a la diferencia de años y esfuerzo de muestreo realizado entre ambos estudios, dado que los registros obtenidos por González-Ramírez (2012) se realizaron tomando en cuenta cuatro horas de colecta cada dos meses durante la temporada de sequías y lluvias en la REPSA; en comparación al muestreo realizado en este estudio, siendo de cuatro a cinco horas de colecta tres veces por semana durante toda la época de lluvias y primeros dos meses de secas.

Una particularidad observada en la comunidad de insectos es el alto número de larvas fitófagas con un solo registro (*singletons*, en inglés). Particularmente en comunidades de insectos herbívoros, la presencia de registros únicos se ha

asociado a cuatro potenciales situaciones: 1) especies transitorias, 2) especies especialistas y con bajas abundancias; 3) generalistas con retrasos en su ciclo de vida, y 4) muestreo inadecuado, (Novotný y Basset, 2000; Coddington *et al.*, 2009). Más en específico en larvas de Lepidoptera de la familia Elachistidae, Gelechiidae, Geometridae y Pyralidae, en zonas tropicales, se ha observado una rotación espacial en la composición de especies entre plantas cercanas, es decir, algunas orugas migran de manera temporal para alimentarse de plantas congéneres (Morais *et al.*, 2011), no obstante, a la fecha no se ha tenido claro los factores que influyen en este comportamiento (Novotný y Basset, 2000; Coddington *et al.*, 2009; Morais *et al.*, 2011). Ambos planteamientos nos dan dos posibles explicaciones: 1) larvas pertenecientes a plantas cercanas a la especie de estudio o, 2) son especies del tepozán, cuyas abundancias son bajas y/o presentan un retraso en su ciclo de vida. Claro está, que no es posible llegar a una conclusión más acertada, pues bien, no tenemos conocimiento sobre las orugas que habitan los árboles circundantes a *B. cordata*.

Entre todos los insectos observados, *Nysius* sp. registró una dominancia espacial durante los meses de mayo a octubre, y *A. mexicanaria*, durante el periodo de julio a diciembre (cuadro 5.1). En términos de abundancia, este lepidóptero representa la larva más abundante en ambos sexos del árbol (fig. 4.2). Si bien, se tienen pocos registros sobre el tipo de vegetación en el cual habita *A. mexicanaria*, particularmente el género ha registrado a tres especies (*Acronyctodes eximia* (C. C. Hoffmann y Vázquez), *Acronyctodes leonilaria* (C. C. Hoffmann) y *A. mexicanaria*) de las cinco pertenecientes, las cuales utilizan como única fuente de alimento,

reproducción y hábitat árboles del género *Buddleja*, lo que sugiere que se trata de una especie especialista (Rindge, 1985).

Por otro lado, las especies dominantes mencionadas en esta investigación no concuerdan con las mencionadas por González-Ramírez (2012), quien reconoció al coleóptero *Nodonota curtula* como la especie con alta dominancia en términos de abundancia, a pesar de habitar el tepozán en un tiempo muy corto (julio a octubre 2010). Estos cambios detectados sugieren la posibilidad de un recambio faunístico, algo común en artrópodos (Ramírez *et al.*, 2002; Jiménez-Valverde y Hortal, 2003).

Un último aspecto a considerar dentro de las especies asociadas a *B. cordata* es *Sphenarium purpurascens*, si bien no se evaluó su abundancia, el número de individuos observados era mayor al comparado con las 33 especies restantes, para ejemplificar usaremos una observación anotada. En un árbol masculino de *B. cordata* se colectaron 5 larvas de *A. mexicanaria* y se contaron cerca de 18 individuos de *S. purpurascens* (*obs. pers.*). Particularmente en la REPSA, *S. purpurascens* es considerado como el herbívoro más importante, debido al tamaño de sus poblaciones, al ser el insecto responsable de altos daños foliares y florales en más de 50 especies de plantas, entre las que se encuentran *Dahlia coccinea* Cav. (Asteraceae), *Montanoa tomentosa* Cerv. (Asteraceae), *Salvia mexicana* L. (Lamiaceae) y *B. cordata*, además por representar una de las principales especies que influye en el flujo de energía en todo el hábitat al desempeñar un papel tanto de forrajeador como presa en la red alimentaria de la REPSA (Cano-Santana, 1994b; Camacho-Castillo, 2005; Castellanos-Vargas y Cano-Santana, 2009; Villeda-Hernández, 2010). Sería necesario un estudio sobre la densidad poblacional de *S. purpurascens* durante la temporada de lluvias (mayo a octubre) esto con la finalidad

de observar si dicho ortóptero es una especie dominante y de qué manera afecta a *B. cordata*.

5.2. Fenología y variación estacional

Un aspecto importante que se ha ido observando en el tepozán es la alternancia en la comunidad de artrópodos asociados, se reconoce que la fenología y riqueza de insectos están restringidos por los cambios estacionales, temperatura, duración del día, fotoperiodo, recursos, humedad, nubosidad, supervivencia y número de insectos, siendo mayor en las épocas de lluvias (mayo a octubre) con respecto al resto del año (Pozo *et al.*, 2008; Hodgson *et al.*, 2011; González-Ramírez, 2012).

Los resultados concuerdan con esta aseveración. Durante la época de lluvias (mayo a octubre), se tuvo un mayor número de registros tanto en insectos adultos como juveniles (cuadro 1), siendo septiembre donde el 71% (N =35) de las especies se encuentra presente. Asimismo, la abundancia más alta de larvas colectadas ocurrió durante el periodo correspondientes a septiembre y octubre (fig. 1 y 2). Ambos resultados nos permiten considerar que, dicho mes, a comparación de los demás meses de muestreo, es el periodo de tiempo donde existe una mayor cantidad de recursos utilizados como alimento y refugio (Pozo *et al.*, 2008; González-Ramírez, 2012). Esta aseveración puede ser corroborada por los resultados de Luna-Chaparro (en prep.), al evaluar el contenido de Nitrógeno (N), fósforo (P) y agua de *B. cordata* por fase fenológica, observando una reducción de nutrientes en ambos sexos del árbol durante la fase de fructificación, lo que correspondería el periodo de octubre a mayo. De tal forma que los insectos que habitan meses previos a la reproducción presentan mayor disponibilidad de alimento que aquellos que emergen durante o después de la época de fructificación.

En el caso de nuestra especie de estudio *A. mexicana*, se observó durante un periodo de julio a diciembre, un tiempo de vida menor al observado por García-García y Cano-Santana (2015), cuyo rango abarco desde finales de junio hasta finales de enero o principios de febrero. La discrepancia en su fenología podría estar vinculada con las condiciones del lugar (temperatura, humedad y alimento) o relacionada de manera indirecta por los herbívoros anteriores y posteriores a la especie, a través de los cambios que inducen en los rasgos de la planta. Por ejemplo, se conoce que una herbivoría temprana por parte de una especie de herbívoro puede afectar el desempeño de las plantas y con ello afectar el rendimiento de un segundo herbívoro cuyo gremio de alimentación sea el mismo, ante ello diversas especies de insectos puede ampliar o reducir su distribución en función de cambios que lo precedan, ocasionando retrasos en su ciclo de vida o que la especie no emerja (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003; Utsumi *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2018). Sin embargo, con la información que se dispone es difícil reconocer los efectos causantes, para ello es necesario datos más precisos y contar con los valores de humedad y precipitación de los meses de muestreo.

5.3 Efecto del sexo de *Buddleja cordata* en la comunidad y abundancia de larvas fitófagas

De las 24 morfoespecies de larvas identificadas, se encontraron 17 en plantas masculinas y 16 en plantas femeninas. Al comparar las morfoespecies se observó que siete (31.2%) especies de larvas únicamente se registraron en plantas femeninas, ocho (47%) especies se colectaron en plantas masculinas y 9 especies compartían ambos sexos del árbol (anexo 2), con la prueba de Jaccard se observó

que hay una similitud de las comunidades menor al 50%. Los resultados muestran una diferenciación en las comunidades de larvas por sexo de árbol, en comparación a los resultados previos de González-Ramírez (2012), quien observó que la diversidad de artrópodos no difiere por sexo; esta discrepancia entre ambas investigaciones impide concluir si el sexo de *B. cordata*, afecta en la composición de la comunidad de artrópodos y más en específico, en insectos herbívoros. Se necesitaría aplicar la información recolectada en el fenograma y la colecta de individuos por sexo del árbol.

Pocos estudios han evaluado explícitamente el efecto del dioicismo sobre la estructura comunitaria de insectos y otros artrópodos. Nell y colaboradores (2018) evaluaron el genotipo de 19 plantas masculinas y 20 plantas femeninas de *Baccharis salicifolia* con el fin de analizar si el genoma de la planta influye en los caracteres de las plantas (e.g. la producción de flores, el tamaño, el crecimiento y el vigor de las hojas), y sobre la comunidad de insectos asociada. Sus resultados demostraron una diferencia en los caracteres de las plantas, así como, una variación de las comunidades de artrópodos, principalmente de los órdenes Coleoptera, Hemiptera y Psocoptera, debido a la calidad de la planta y no al sexo de ésta.

Por otra parte, se ha corroborado que la abundancia de herbívoros en plantas dioicas difiere entre los sexos (Boecklen y Hoffman, 1993; Ågren *et al.*, 1999; Ribeiro-Mendes, *et al.*, 2002; Cornelissen y Stiling, 2005). En este caso, tanto la colecta de larvas fitófagas a lo largo de los muestreos (fig. 2) y la frecuencia de orugas de *A. mexicanaria* por sexo de *B. cordata* registró una preferencia hacia plantas femeninas (fig. 4); sin embargo, la abundancia de orugas obtenidas en cada sexo del árbol no presento diferencias significativas (fig. 5a).

Los resultados obtenidos por García-García (2004) y Luna-Chaparro (en prep) indican una mayor herbivoría hacia tejidos de plantas femeninas, aunado a ello se registró un mayor número de árboles femeninos en los cuales se registraron larvas, esta información nos permite inferir una preferencia hacia hojas de plantas femeninas. Esta aseveración puede ser sustentada con la teoría de preferencia-rendimiento o también reconocida como el principio de “la madre sabe mejor” (en inglés *mother knows best*), propuesta por Jaenike (1978), quien relacionó los insectos fitófagos juveniles y la poca o nula capacidad de reubicarse de un lugar a otro después de ser ovipositado. Ante tales circunstancias, los adultos de *A. mexicanaria* depositan sus huevos en plantas con alta calidad nutricional de modo que se maximice su descendencia (Johnson *et al.*, 2006; Forister *et al.*, 2009; García-Robledo *et al.*, 2012). Con base en ello, se puede afirmar que las polillas presentan una preferencia por ovipositar en tejidos de plantas femeninas de forma que las larvas no necesitarán migrar en busca de alimento (Johnson *et al.*, 2006).

De acuerdo al meta-análisis reportado por Cornelissen y Stilling, (2005), se tiene un mayor número de reportes de herbivoría a favor de las plantas masculinas, ya sea en insectos folívoros, minadores y formadores de agallas; sin embargo, no se excluye la posibilidad de una preferencia hacia plantas femeninas, como son el caso del coleóptero *Phratora vulgatissima* L. en la planta *Salix cinerea* L. (Salicaceae) (Kabir *et al.*, 2014) o la abundancia de áfidos en *Valeriana edulis* (Petry *et al.*, 2013). Entonces si existe la posibilidad de una preferencia hacia ambos sexos ¿qué rasgos se encuentran involucrados en la respuesta diferencial de los herbívoros hacia un sexo del árbol?

Se pueden adjudicar a tres posibilidades: 1) una diferencia en la cantidad de nutrientes presentes (e.g. el contenido de agua, fósforo, carbono y nitrógeno); 2) una diferencia en la producción de compuestos químicos y metabolitos secundarios; y 3) un constante recambio en la cantidad de nutrientes de acuerdo a las condiciones ambientales, estrés y fenología (Delph y Meagher, 1995; Ågren *et al.*, 1999; Obeso, 2002; Avila-Sakar y Romanow, 2012; Barrett y Hough, 2012; Hultine *et al.*, 2016; Wilson, 2016). Dichas causas son percibidas por los herbívoros generando una preferencia en su alimentación, puesta de huevos y hábitat, por un sexo en particular (Bañuelos *et al.*, 2004; Cornelissen y Stiling, 2005, Kabir *et al.*, 2014; Moritz, 2017).

Se han reportado investigaciones donde adjudican a los tres factores de manera separada. Como fue el caso de Maldonado y colaboradores (2014), quienes estudiaron la calidad nutricional y preferencia de herbívoros en la planta dioica *Salix purpurea* L. (Salicaceae), lo que les permitió encontrar una preferencia por parte de los herbívoros hacia tejidos de plantas femeninas y una mayor calidad en nutrientes (agua, clorofila y carbohidratos) en dicho sexo. Otro ejemplo es el trabajo de Cuda y colaboradores (2018), quienes estudiaron la diferencia en los volátiles orgánicos liberados por el árbol dioico *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) y su efecto en el rendimiento del gorgojo *Apocnemidophorus piptzi* (Faust) (Coleoptera: Curculionidae). Sus resultados expusieron que el tiempo de supervivencia y herbivoría era mayor en los gorgojos de plantas masculinas, que es el sexo que libera un aroma menos penetrante.

En *B. cordata* Luna-Chaparro (en prep.) evaluó la diferencia en la calidad nutritiva y en los compuestos químicos entre sexos. Si bien la investigación no

encontró diferencias significativas en la calidad nutritiva del tepozán (agua, nitrógeno y fósforo) entre plantas masculinas y femeninas, observó que las plantas femeninas liberan compuestos fenólicos en menor concentración al ser dañadas.

Si juntamos los dos descubrimientos hechos por Luna-Chaparro (*en prep.*) con el principio de preferencia-rendimiento previamente mencionado indicaría que las plantas femeninas asignan una mayor cantidad de nutrientes en aspectos relacionados a su reproducción conllevando a una reducción en la liberación de metabolitos secundarios (Cepeda-Cornejo y Dirzo, 2010), ante una menor liberación de compuestos de defensa y mejor calidad nutritiva, las larvas tendrían un mejor rendimiento y sobrevivencia en plantas femeninas que aquellas instaladas en plantas masculinas. Más adelante se discutirá este aspecto con los valores obtenidos en el rendimiento de *A. mexicana* y sus parasitoides.

5.4 Larvas fitófagas y sus parasitoides asociados

De las 24 morfoespecies de larvas observadas únicamente el 25% de la comunidad presentó parasitoides, siendo *A. mexicana* quien registró los valores más altos de incidencia y severidad (cuadros 2 y 3). De las seis morfoespecies infestadas todas presentaron especies diferentes de parasitoides, *A. mexicana* fue la única que registró seis especies de parasitoides pertenecientes a dos órdenes. Si bien es el primer registro general sobre parasitoides de larvas fitófagas en *B. cordata*, podríamos considerar un grado de especificidad, pues no se observó un mismo parasitoide en herbívoros diferentes.

Se sabe que las avispas koibiontes (parasitoide que viven en hospederos que siguen en desarrollo a pesar de ser parasitados) de la familia Braconidae presentan un espectro de hospederos restringido (Delfín-González y Burgos-Ruíz, 2000); sin

embargo, los Tachinidae exhiben un amplio espectro de especificidad, por lo que una misma especie podría parasitar diferentes larvas fitófagas (Stireman III y Singer, 2003). Sería necesario identificar a nivel de especie todos los individuos taquinidos colectados, ya que el conocer la diversidad taxonómica de las especies hospederas se define la especificidad del parasitoide (Desneux *et al.*, 2009). Sin embargo, para saber si las especies de parasitoides registradas en este estudio son especialistas es necesario realizar de otro tipo de estudios más dirigidos y específicos al tema.

Por otro parte, la incidencia y severidad de parasitoidismo se encuentran relacionada con el principio del forrajeo óptimo y el principio de la madre sabe mejor, esto implica que las hembras seleccionan árboles o zonas donde hay una mayor eficiencia y reducción en los tiempos de búsqueda y en hospederos cuyas probabilidades de dejar descendencia tienen mayor éxito de emerger (De Moraes *et al.*, 2000; Castelo y Capurro, 2000; Desneux *et al.*, 2009; Stoepler *et al.*, 2011; Henri *et al.*, 2012; Rijk *et al.*, 2013). Para ello, Godfray (1994) reconoció tres tipos de señales químicas que los parasitoides identifican: 1) los estímulos del hospedero, 2) los estímulos provenientes de su alimentación y secreciones salivales y 3) los estímulos provenientes de la planta, los cuales después fueron denominados como *compuestos volátiles vegetales inducidos por herbívoros* (HIPV, por sus siglas en inglés).

Los HIPV son un método de defensa indirecta en plantas, que actúan como un medio de comunicación y atracción de parasitoides, con lo que se regula la población de herbívoros presentes (De Moraes *et al.*, 2000; Wei *et al.*, 2013; Aartsma *et al.*, 2017; Turlings y Erb, 2018). En el caso de larvas de herbívoros, se ha observado que su modo de alimentación produce mayores tasas de emisión de

compuestos volátiles los cuales son detectados por los parasitoides. En parasitoides especialistas existe una alta afinidad, por lo que pueden detectar de manera innata la planta y el hospedero; en contraste con los parasitoides generalistas cuya búsqueda es aleatoria y sin un forrajeo dirigido (Ali y Agrawal, 2012; Gols *et al.*, 2012).

El alcance de esta investigación no es suficiente para determinar si las morfoespecies de braconidos y dípteros obtenidos en *A. mexicanaria*, presentan un sistema nervioso especializado, sin embargo, nos permite considerar que son especies que reconocen las señales volátiles que emite tanto *B. cordata* como su hospedero herbívoro.

5.5 Efecto del dioicismo de *Buddleja cordata* sobre los parasitoides

No se encontraron diferencias significativas en la incidencia de parasitoides de *A. mexicanaria* por sexo del árbol, aunque el número de parasitoides es mayor en plantas femeninas (fig. 5). García-García (2004) realizó una investigación previa observando un parasitoidismo mayor en plantas masculinas, un resultado contrario al obtenido, una discrepancia entre estos resultados puede estar vinculados al número de larvas parasitadas, siendo tres veces mayor en este estudio; la diferencia de tiempo entre las investigaciones, y zonas de colecta diferentes, son entre los factores que más pueden repercutir.

En otros sistemas de estudio donde evalúan el comportamiento de los depredadores de herbívoros y el dioicismo de las plantas han observado una abundancia de depredadores a favor del sexo femenino, como son los casos de la abundancia de depredadores de herbívoros presentes en la planta perenne

Valeriana edulis (Mooney *et al.*, 2012; Petry *et al.*, 2013). Kabir y colaboradores (2014) observaron una diferencia en la abundancia del insecto depredador *Anthocoris nemorum* L. (Hemiptera; Anthocoridae) en una especie de sauce (*Salix cinerea*). Además de Abdala-Roberts y colaboradores (2016) quienes observaron un aumento en el número de parasitoides y hormigas ganaderas en plantas del sexo femenino en la especie dioica *Baccharis salicifolia*. En general, la información hasta el momento es escasa; sin embargo, se ha formado un patrón cuya tendencia indica una mayor abundancia de enemigos naturales (parasitoides y/o depredadores) de herbívoros a favor del sexo femenino, tal fue el caso de esta investigación.

Actualmente se desconocen los factores de las plantas dioicas que influyen en la atracción de parasitoides. Entre los aspectos más considerados se ubican los efectos directos de las flores como disponibilidad de néctar floral y la liberación de compuestos orgánicos volátiles (VOC) o volátiles de plantas liberados por herbívoros (HIPV).

Los HIPV, como previamente se mencionaron, son compuestos químicos de las plantas que van desde terpenos hasta fenolpropanoides, y la variación al momento de ser liberados depende del gremio de alimentación del insecto, las diferentes etapas de desarrollo del mismo, el mosaico volátil y la heterogeneidad del espacio (Aartsma *et al.*, 2017). Luna-Chaparro (*en prep.*), observó que la concentración de compuestos fenoles en *B. cordata* cambia ante un daño mecánico en las hojas, siendo las plantas masculinas las que liberan mayores concentraciones. Asimismo, observó una variación en la concentración de genisteína y daidzeína en hojas de plantas femeninas.

El mecanismo de liberación de estos compuestos puede ser a través de dos vías: de forma directa afectando el rendimiento del herbívoro, como se mencionará un poco más adelante, o de manera indirecta siendo un HIPV, atrayente de depredadores de herbívoros. El factor que determina qué presión de selección es más fuerte se encuentra determinado si el herbívoro es un insecto especialista o generalista. Dado que los insectos especialistas presentan una mayor tolerancia en los rasgos de defensa de su planta hospedera, por lo que el método indirecto sería más fiable para la planta (Ali y Agrawal, 2012; Rowen y Kaplan, 2016) y, como se ha mencionado anteriormente, *A. mexicanaria* es una especie especialista al género *Buddleja*. Siguiendo esta línea de pensamiento, la planta podría defenderse mejor si utiliza depredadores de herbívoros (Rindge, 1985).

Por otra parte, se espera que entre mayor sea el daño ocasionado por los herbívoros el desempeño de la planta se vería comprometido y, a su vez, la concentración de HIPV aumentaría, lo que afectaría a los herbívoros posteriores y aumentaría la atracción de parasitoides. Un aumento en la incidencia del parasitoidismo reduciría la abundancia de herbívoros, lo que sería benéfico para la planta. Todo ello resultaría en lo que es denominado como efecto ascendente mediado por las plantas.

La presencia de un efecto ascendente se ha visto particularmente en la interacción planta-herbívoro-parasitoide, pero son escasas las investigaciones donde exponen una interacción con una planta dioica. Kabir y colaboradores (2014) mencionaron un fenómeno similar entre la planta dioica *Salix cinerea*, el herbívoro *Phratora vulgatissima* y su depredador *Anthocoris nemorum* quienes reportaron una mayor abundancia de depredadores en las plantas femeninas donde, además, se

presentó un mayor número de herbívoros, resultado similar al observado en nuestro sistema de estudio.

5.6 Efecto del dioicismo en el rendimiento de *Acronyctodes mexicanaria* y sus parasitoides

Las larvas de *Acronyctodes mexicanaria* puparon más rápido en plantas femeninas, sin embargo, su periodo de pupa fue más prolongado con respecto a las plantas masculinas. Por otro lado, la proporción de machos y peso no presentó diferencias significativas.

Previamente, García-García y Cano-Santana (2015) realizaron un estudio en condiciones de laboratorio con el fin de observar si existe un crecimiento más rápido en orugas de *A. mexicanaria* dependiendo del sexo del árbol. Sus resultados indicaron que las larvas alimentadas por plantas femeninas, presentan un crecimiento acelerado pero una similitud en los pesos finales. Datos similares a los obtenidos en este trabajo.

No se tiene un patrón que nos indique en que sexo de planta se desarrolla más rápido, demostrando que la diferencia en los tiempos parece depender de la larva y no tanto del sexo de la planta. Estudios en el tiempo de desarrollo en insectos infieren que plantas con mayor cantidad de nutrientes da lugar a individuos más vigorosos. Sin embargo, y con base en los datos de Luna-Chaparro (en prep.), los árboles de *B. cordata* producen la misma cantidad de nutrientes en ambos sexos, y por ende las orugas obtendrían los mismos recursos sin importar el sexo del árbol.

Con respecto a las plantas dioicas Cornelissen y Stiling (2005), reportaron que los estudios donde se evalúa el rendimiento de herbívoros no presentan

diferencias significativas, es decir los herbívoros se desarrollan a tiempos similares. Más recientemente Mooney y colaboradores (2012), al evaluar el rendimiento de las orugas *Eana* sp. (Lepidoptera: Tortricidae) en la planta dioica *Valeriana edulis*, observaron que no hay diferencias en el tiempo de desarrollo y supervivencia de la pupa afectadas por el sexo del árbol.

Además de la calidad nutricional, los compuestos de defensa son considerados como un factor que retrasa el crecimiento y supervivencia de los herbívoros. Como se mencionó anteriormente, Luna-Chaparro (en prep.) encontró una diferencia en la concentración de los compuestos fenoles genisteína y daidzeína liberados ante el daño en hojas.

La genisteína y daidzeína pertenecen al grupo de las isoflavonas, compuestos fenoles heterocíclicos a los cuales se les ha atribuido una relación como antioxidantes, un aspecto interesante en estos compuestos son la vía de producción, ambos provenientes de la ruta metabólica shikimico-corísmico fenilalanina, siendo la mayor productora de metabolitos secundarios utilizados para la defensa química, en la inhibición de digestión de los insectos fitófagos y como compuestos de actividad antifúngica (Lima-Aguilar, 2002; Ludueña *et al.*, 2007; Díaz-Solano y Rodríguez-Quito, 2009; Kawore y Radi, 2011; Martín-Gordo, 2018). A pesar de su daño, Kawore y Radi (2011) no encontraron diferencias en el rendimiento de *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebidae) al ser alimentada con dietas contenedoras de genisteína y daidzeína. Por lo tanto, se desconoce si estos compuestos afectan a lepidópteros o tienen una función diferente dependiendo del gremio de alimentación del herbívoro, ya que el áfido del guisante, *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae) alimentado con una dieta artificial con compuestos de

genisteína demostró que genera un efecto negativo reduciendo su crecimiento y aumentando su mortalidad (Golawska y Lukasik, 2012).

Sin embargo, es necesario realizar experimentos donde se correlacione el efecto de los compuestos de defensa en el rendimiento y la dieta de *A. mexicanaria* esto con el fin de evaluar que la planta ingiere dichos fenoles.

En el caso de los parasitoides, se observó que tanto las avispas (morfoespecie 1 *Parapanteles* sp), así como las moscas (morfoespecie 3) presentan diferencias en su tiempo de desarrollo. Dicha diferencia no muestra un patrón general hacia un sexo en particular; por ejemplo, mientras la morfoespecie 1 (Braconidae: Macrocentrinae) presenta un periodo de pupación rápido en plantas femeninas, *Parapanteles* sp. lo presenta en larvas de plantas masculinas.

Si bien, aún no es claro el efecto del dioicismo de las plantas en el desarrollo de los parasitoides o en otras especies de enemigos naturales de herbívoros, se tienen acercamientos en algunas especies; Mooney y colaboradores (2012) observaron que no hay diferencias en el rendimiento de los enemigos naturales de las orugas *Eana* sp. (Lepidoptera: Tortricidae) en la planta dioica *Valeriana edulis*. Por otra parte, Kabir y colaboradores (2014) quienes estudiaron el tiempo de desarrollo del depredador *Anthocoris nemorum* encontrando un menor tiempo de desarrollo en plantas femeninas.

El principal factor al que se le ha atribuido estas diferencias en tiempos son los metabolitos de defensa que secretan las plantas. Se ha observado que las concentraciones de compuestos químicos funcionan como un arma de doble filo para los depredadores de herbívoros, por un lado, las toxinas debilitan el sistema inmunológico de los herbívoros beneficiando al parasitoide, pero asimismo

repercuten en la calidad de sus hospederos herbívoros lo cual indirectamente afectaría el desarrollo del parasitoide (De Moraes *et al.*, 2000; Uesugi, 2015; Kaplan, 2016). Al presentar una baja en la calidad del hospedero daría como resultado un desarrollo lento en los parasitoides lo que ocasiona un mayor tiempo en el desarrollo del adulto y con ello aumenta la probabilidad de ser atacados por hiperparasitoides. Esta idea se basa en la hipótesis de crecimiento lento/alta mortalidad (SGHM, por sus siglas en inglés) (Benrey y Denno, 1997; Williams, 2001; Farkas y Singer, 2013; Uesugi, 2015).

Si se relaciona el desempeño tanto de herbívoros como de parasitoides podemos observar que, a pesar de no ser muy claras las diferencias en el rendimiento del herbívoro, las larvas de plantas femeninas proveen mayor cantidad de nutrientes a sus parasitoides; sin embargo, los compuestos químicos que consumieron los herbívoros (como la genisteína y daidzeína) podrían ser un factor que repercute en el desarrollo de los parasitoides (Gols *et al.*, 2008; Farkas y Singer, 2013). Esto podría explicar un rendimiento diferencial entre el huésped y un parasitoide (Gols *et al.*, 2008) un fenómeno que se ha observado en otras especies de parasitoides, tal es el caso de *Cotesia glomerata* L. (Hymenoptera: Braconidae), dicha avispa se desarrolla de igual forma en las plantas *Sinapis arvensis* L. (Brassicaceae) y *Brassica nigra* (L.) W.D.J. Koch (Brassicaceae), pero su hospedero *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera: Pieridae), presentaba un tiempo de desarrollo más largo en *S. arvensis*.

Sin embargo, y como pasa en el rendimiento de *A. mexicana*, para poder afirmar que compuestos y sexo del árbol afecta el rendimiento de los parasitoides se debe realizar experimentos más directos. Un aspecto clave que remarca la

investigación es que el tiempo de desarrollo tanto del herbívoro como sus parasitoides varían dependiendo de la especie, y en menor medida por influencia del sexo de la planta.

VI.- CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS DE ESTUDIO

De acuerdo con los resultados obtenidos y la discusión de los mismos, se formulan las siguientes conclusiones.

- 1) *Buddleja cordata* alberga cerca de 35 morfoespecies de herbívoros juveniles y adultos durante el periodo correspondiente a mayo y diciembre.
- 2) Hay un *recambio* en la comunidad de herbívoros durante la temporada de lluvias y principios de secas, siendo septiembre el mes con mayor riqueza de especies.
- 3) La presencia del dioicismo afecta la incidencia y severidad de *A. mexicanaria*, observando una preferencia hacia tejidos de plantas femeninas.
- 4) No hay diferencias en la incidencia (frecuencia) de parasitoides asociados (Braconidae y Tachinidae) a *Acronyctodes mexicanaria* por sexo del árbol. Sin embargo, la severidad (abundancia) es mayor en plantas femeninas.
- 5) Existe una interacción entre el sexo de la planta, el número de orugas de *Acronyctodes mexicanaria* y la severidad de parasitoides (Braconidae y Tachinidae), siendo un posible resultado de un efecto ascendente (*bottom up*).
- 6) El tiempo de cultivo de larvas a pupas y el periodo de pupación tanto en *A. mexicanaria* como en sus parasitoides difiere entre especies y sexo del árbol.

Como podemos ver, las plantas dioicas presentan una asimetría en la asignación de sus recursos dando como resultado diferentes estrategias de defensa, las cuales repercuten en la comunidad de insectos asociadas. Este trabajo de investigación contribuye en dar una nueva visión sobre el efecto del dioicismo de un árbol en un herbívoro especialista y sus parasitoides asociados. Además, abre paso a nuevas

interrogantes que relacionen el alcance del dioicismo en las comunidades de artrópodos y la biología de *B. cordata*.

LITERATURA CITADA

- Aartsma, Y., Bianchi, J. A., Wer, W., Poelman, E. H. y Dicke, M. 2017. Herbivore-induced plant volatiles and tritrophic interactions across spatial scales. *New Phytologist* **216**: 1054–1063.
- Abdala-Roberts, L., Pratt, J. D., Pratt, R., Schreck, T., Hanna, V. y Mooney, K. 2016. Multi-trophic consequences of plant genetic variation in sex and growth. *Ecology* **97**(3): 743-753.
- Afzal, M., Khalil, M. S., Raza, A. M., Aqueel, M. A., Khalil, H. y Mansoor, M. M. 2018. Biotrophic effects of artificial diets of American bollworm (*Helicoverpa armigera* H.) on different biological aspects of *Bracon hebetor* Say. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences* **17**(3): 1-5.
- Aguilar-Rodríguez, S. y Terrazas, T. 2001. Anatomía de la madera de *Buddleja* L. (Buddlejaceae): análisis fenético. *Madera y Bosques* **7**(2): 63-85.
- Ågren, J., Danell, K., Elmqvist, T., Ericson L. y Hjaltén, J. 1999. Sexual dimorphism and biotic interactions. En: Gebetr, M. A., Dawson, T. E. y Delph, L. F. (eds.). *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer-Verlag, Berlín, pp. 218-246.
- Ali, J. G. y Agrawal, A. A. 2012. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in plant Science* **17**(5): 293-302.
- Ávila-Sakar, G. y Romanow, C. A. 2012. Divergence in defense against herbivores between males and females of dioecious plant species. *International Journal of Evolutionary Biology* **2012**: 1-16. DOI: 10-1155/2012/897157.
- Badíi, M. H. y Abreu, J. L. 2006. Control biológico una forma sustentable de control de plagas. *International Journal of Good Conscience* **1**(1): 83-89.

- Bañuelos, M. J., Sierra, M. y Obeso J. R. 2004. Sex, secondary compounds and asymmetry. Effects on plant-herbivore interaction in a dioecious shrub. *Acta Oecologica* **25**(3): 151-157.
- Barrett, S. C. H. y Hough, J. 2012. Sexual dimorphism in flowering plants. *Journal of Experimental Botany* **64**(1): 67-82.
- Baudino, E. 2005. Ichneumonoideos (Hymenoptera) parasitoides del complejo de orugas cortadoras en pasturas de alfalfa (*Medicago sativa* L.) en la Argentina Central. *Neotropical Entomology* **34**(3): 407-414.
- Benrey, B. y Denno, R. 1997. The slow-growth-high-mortality hypothesis: A test using the cabbage butterfly. *Ecology* **78**(4): 987-999.
- Bernal, J. S. 2007. Biología, ecología y etología de parasitoides. En: Rodríguez-del-Bosque, L. A. y Arredondo-Bernal, H. C. (eds.). *Teoría y Aplicación del Control Biológico*. Sociedad Mexicana de Control Biológico, México, pp. 61-74.
- Boecklen, W. J. y Hoffman, M. T. 1993. Sex biased herbivory in *Ephedra trifurca* the importance of sex-by-environment interactions. *Oecologia*, **96**: 49-55.
- Camacho-Castillo, E. 2005. Efecto de la fecha de eclosión sobre el desempeño de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae): El papel de la calidad de la dieta. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cano-Santana, Z. 1994a. La Reserva del pedregal como ecosistema: Estructura trófica. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal de San Ángel": Ecología, Historia Natural y Manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 149-158.

- Cano-Santana, Z. 1994b. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta área en una comunidad xenofita. Tesis de doctorado. Unidad Académica de los Ciclos Profesionales y Posgrado de C.C.H./Centro de Ecología, UNAM, México.
- Cano-Santana, Z., Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y. y Juárez-Orozco, S. 2008. Análisis de la riqueza vegetal y el valor de la conservación de tres áreas incorporadas a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Distrito Federal (México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **82**: 1-14.
- Carballo, M. 2002. Manejo de insectos mediante parasitoides. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología*, **66**: 118-122.
- Carneiro, M.A., Fernandes, G. W., de Souza, O. F. y Souza, W. V. 2006. Sex mediated herbivory by galling insects on *Baccharis concinna* (Asteraceae). *Revista Brasileira de Entomologia*, **50**: 394-398.
- Castellanos-Vargas, I. y Cano-Santana, Z. 2009. Historial natural y ecología de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae). En: Lot, A y Cano-Santana, Z. (comps.) *Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 337-346.
- Castelo, M. K. y Capurro, A. F. 2000. Especificidad y denso-dependencia inversa en parasitoides con oviposición fuera del hospedador: el caso de *Mallophora ruficauda* (Diptera: Asilidae) en la Pampa Argentina. *Ecología Austral* **10**: 89-101

- Castillo-Argüero, S., Montes-Cartas, G., Romero-Romero, M. A., Martínez-Orea, Y., Guadarrama-Chávez, P., Sánchez-Gallén, I. y Núñez-Castillo, O. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **74**: 51-75.
- Cepeda-Cornejo, V. y Dirzo, R. 2010. Sex-related differences in reproductive allocation, growth, defense and herbivory in three dioecious Neotropical palms. *PLoS ONE*, **5**: 1-9.
- Chen, L., Chen, P., Xue, X., Hua, H., Li, Y., Zhang, F. y Wei, S. 2018. Extensive gene rearrangements in the mitochondrial genomes of two egg parasitoids, *Trichogramma japonicum* and *Trichogramma ostriniae* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Trichogrammatidae). *Scientific Reports*, **8**:1-11.
- Chu, H. F. 1949. *How to Know the Immature Insects?* Brown Co., Iowa, pp. 234.
- Coddington, J. A., Agnarsson, I., Miller, J. A., Kuntner, M. y Hormiga, G. 2009. Undersampling bias: the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys. *Journal of Animal Ecology*, **78**: 573-584
- Cornelissen, T. y Stiling, P. 2005. Sex-biased herbivory: a meta-analysis of the effects of gender on plant-herbivore interactions. *Oikos*, **111**: 488-500.
- Corona-Tejeda, P. 2017. Estructura de comunidades de artrópodos epífitos de sitios perturbados, conservados y sujetos a restauración ecológica de la Reserva del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

- Cuda, J. P., Gilmore, J. L. y Garcete-Barrett, B. R. 2018. Effect of plant sex (dioecism) on the performance of *Apocnemidophorus pipitzi* (Coleoptera: Curculionidae), a stem boring weevil of Brazilian peppertree, *Schinus terebinthifolia*. *Florida Entomologist*, **101**: 135-137.
- Cuevas-García, E. y Abarca-García, C. A. 2006. Origen, mantenimiento y evolución del ginodiocismo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **78**: 33-42.
- De Lange, E. S., Farnier, K., Degen, T., Gaudillat, B., Aguilar-Romero, R., Bahena-Juárez, F., Oyama, K. y Turlings, T. 2018. Parasitic wasps can reduce mortality of teosinte plants infested with fall armyworm: support for a defensive function of herbivore-induced plant volatiles. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **6**: 1-13.
- De Moraes, C. M. Lewis, W. J. Paré, P. W. Alborn, H. T. y Tumlinson, J. H. 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, **393**: 570-573.
- De Moraes, C. M, Lewis, W. J. y Tumlinson, J. H. 2000. Examining plant-parasitoid interactions in tritrophic systems. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, **29**: 189-203.
- Delfín-González, H. y Burgos-Ruíz, H. 2000. Los braconidos (Hymenoptera: Braconidae) como grupo parámetro de biodiversidad en las selvas deciduas del trópico: una discusión acerca del su posible uso. *Acta Zoológica Mexicana*, **79**: 43-56.
- Delph, L. 2007. The genetic integration of sexually dimorphic traits in the dioecious plant, *Silene latifolia*. En: Fairbairn, D., Blankenhorn, W. y Székely, T.

- (eds.). *Sex, Size y Gender Role. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 115-23.
- Delph, L. y Meagher, T. 1995. Sexual dimorphism masks life-history trade-offs in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Ecology*, **76**: 775-785.
- Deneb, M., Hernández, S. I. y Lilián, L. 2009. Tepozán (*Buddleia cordata*). Proyecto Curso de Repaso y Actualización de Patología Clínica Veterinaria. Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán, Universidad Nacional Autónoma de México, Cuautitlán, Edo. de México.
- Desneux, N., Barta, R. J., Hoelmer, K. A., Hopper, K. R. y Heimpel, G. E. 2009. Multifaceted determinants of host specificity in an aphid parasitoid. *Oecologia*, **160**: 387-398.
- Díaz-Solano, H. R. y Rodríguez-Quito, I. 2009. Extracción y cuantificación de isoflavonas totales expresados en genisteína en grano de *Glycine max* L. (soya) provenientes de la provincia de Jaén-Cajamarca. Tesis profesional. Facultad de Farmacia y Bioquímico, Universidad Nacional de Trujillo, Trujillo.
- Escolástico-León, C., Cabildo-Miranda, M. P., Claramunt - Vallespí, R. M. Y Claramunt - Vallespí, T. 2013. *Ecología II: Comunidades y Ecosistemas*. Universidad Nacional de Educación a Distancia, Madrid, España.
- Evans, G., Kondo, T., Maya-Álvarez, F., Hoyos-Carvajal, L. M., Albeiro, J. y Silva-Gómez, M. 2012. First report of *Anagyrus kamali* Moursi and *Gyranusoidea indica* Shafee, Alam and Agarwal (Hymenoptera: Encyrtidae) parasitoids of the pink hibiscus mealybug *Maconellicoccus hirsutus* (Green)

- (Hemiptera: Pseudococcidea), on San Andres Island, Colombia. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, **13**: 219-222.
- Espírito-Santo, M. M., Neves, F. S., Fernandes, W. G. y Silva, J. O. 2012. Plant phenology and absence of sex-biased gall attack on three species of *Baccharis*. *PLoS ONE*, **7**: 1-10.
- Farkas, T. E. y Singer, M. S. 2013. Can caterpillar density or host-plant quality explain host-plant-related parasitism of a generalist forest caterpillar assemblage. *Oecologia*, **173**: 971-983.
- Flores-Vázquez, J. C. 2004. Estudio demográfico del tepozán (*Buddleja cordata* Kunth) en el Ajusco Medio. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Forrest, J. 2014. Plant size, sexual selection, and the evolution of protandry in dioecious plants. *The American Naturalist*, **184**: 338-51.
- García-García, P. L. 2004. Desempeño y ecología alimentaria de *Acronyctodes mexicanaria* (Lepidoptera: Geometridae) sobre *Buddleia cordata* (Loganiaceae) de distinto sexo. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- García-García, P. L. y Cano-Santana, Z. 2015. Nutricional ecology, growth and density of *Acronyctodes mexicanaria* (Lepidoptera: Geometridae) on a dioecious plant *Buddleja cordata* (Scrophulariaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* **86**: 172-177.
- García-Robledo, C. y Horvitz, C. 2012. Parent-offspring conflicts, “optimal bad motherhood” and the “mother knows best” principles in insect herbivore colonizing novel host plants. *Ecology and Evolution*, **2**: 1446-1457

- García-Valente, F., Ortega-Arenas, L. D., González-Hernández, H., Villanueva-Jiménez, J. A., López-Collado, J., González-Hernández, A. y Arredondo-Bernal, H. C. 2009. Parasitismo natural e inducido de *Anagyrus kamali* sobre la cochinilla rosada en brotes de teca, en Bahía de Banderas, Nayarit. *Agrociencia*, **43**: 729-738.
- Garmendia-Corona, A. 2009. Distribución y abundancia de roedores en Ciudad Universitaria, D. F., con énfasis en *Peromyscus gratus* (Muridae). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Granados-Sánchez, P., Ruíz-Puga, P. y Barrera-Escorcia, H. 2008. Ecología de la herbivoría. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, **14**: 51-63.
- Godfray, H.C.J. 1994. *Parasitoids. Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, Nueva Jersey. 488 pp.
- Godfray, C. y Shimada, M. 1999. Parasitoids: a model system to answer questions in behavioral evolutionary and population ecology. *Researches on Population Ecology*, **41**: 3-10.
- Godoy-Ceja, C. A. y Cortez-Madrigal, H. 2018. Potencial de *Aclepias curassavica* L. (Apocynaceae) en el control biológico de plagas. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, **9**: 304-315.
- Golawska, S. y Lukasik, I. 2012. Antifeedant activity of luteolin and genistein against the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Journal of Pest Science*, **85**: 443-450.

- Gols, R. y Harvey, J. A. 2009. Plant-mediated effects in the Brassicaceae on the performance and behavior of parasitoids. *Phytochemistry Reviews*, **8**: 187-206
- Gols, R., Veenemans, C., Potting, R. P. J., Smid, H. M., Dicke, M. Harvey, J. A. Bukovinszky, T. 2012. Variation in the specificity of plant volatiles and their use by a specialist and generalist parasitoid. *Animal Behaviour*, **83**: 1231-1242.
- González-Maldonado, M. B., Hernández-Zetina, D. A. y Ruíz-Cancino, E. 2018. Parasitoides (Diptera: Tachinidae) del gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) en maíz en Durango, México. *Southwestern Entomologist*, **43**: 183-187.
- González-Ramírez, I. 2012. Comparación de la comunidad de artrópodos epífitos asociados a las plantas masculinas y femeninas de *Buddleia cordata* (Loganiaceae). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Gutiérrez-Ramírez, A., Robles-Bermúdez, A., Santillán-Ortega, C., Ortiz-Catón, M. y Cambero-Campos, O. 2013. Control biológico como herramienta sustentable en el manejo de plagas y su uso en el estado de Nayarit, México. *Revista Bio Ciencias*, **2**: 102-112.
- Harris, M. S. y Pannell, J. R. 2010. Canopy seed storage is associated with sexual dimorphism in the woody dioecious genus *Leucadendron*. *Journal of Ecology*, **98**: 509-515.

- Harrison, S. y Karban, R. 1986. Effects of an early-season folivorous moth on the success of a later-season species, mediated by a changes in the quality of the shared host, *Lupinus arboreus* Sims. *Oecologia* **69**(3): 354-359.
- Havill, P. N. y Raffa, F. K. 2000. Compound effects of induced plant responses on insect herbivores and parasitoids: implications for tritrophic interactions. *Ecological Entomology*, **25**: 171-179.
- Henri, D. C., Seager, D., Weller, T. y Van Veen, F. J. F. 2012. Potential for climate effects on the size-structure of host host-parasitoid indirect interaction networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, **367**: 3018-3024.
- Hernández-Cumplido, J., Glauser, G. y Benrey, B. 2016. Cascading effects of early-season herbivory on late-season herbivores and their parasitoids. *Ecology*, **97**: 1283-1297.
- Hernández, T. T. y Montoya, R. H. 1987. Epidemiología cuantitativa y su aplicación al análisis de algunas enfermedades de cultivos tropicales. Instituto Internacional de Cooperación para la Agricultura, Lima.50 pp.
- Hrček, J. y Godfray, C. 2015. What do molecular methods bring to host-parasitoid food webs? *Trends in Parasitology*, **31**: 30-35
- Hodgson, J. A., Thomas, C. D., Oliver, T. H., Anderson, B. J., Brereton, T. M. y Crones, E. E. 2011. Predicting insect phenology across space and time. *Global Change Biology*, **17**: 1289-1300
- Hultine, K. R., Grady, K. C., Wood, T. E., Shuster, S. M., Stella, J. C. y Whitham, T. G. 2016. Climate change perils for dioecious plant species. *Nature Plants*, **2**:1-8.

- Jaenike, J. 1978. On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. *Theoretical Population Biology*, **14**: 350-356.
- Jiménez-Valverde, A. y Hortal, J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, **8**: 151-161.
- Johnson, S. N., Birch, A. N. E., Gregory, P. J. y Murray, P. J. 2006. The “mother knows best” principle: should soil insect be included in the preference – performance debate? *Ecological Entomology*, **31**: 395-401.
- Jordano, P. y Herrera, M. C. 1995. Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stage in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience*, **2**: 230-237.
- Karimzadeh, J y Wright, J. D. 2008. Bottom-up cascading effects in a tritrophic system: interactions between plant quality and host-parasitoid immune responses. *Ecological Entomology* **33**: 45-52.
- Kabir, F., Moritz, K. K. y Stenberg, J. 2014. Plant-sex-biased tritrophic interactions on dioecious willow. *Ecosphere*, **5**:1-9.
- Kaplan, I., Carillo, J., Garvey, M. y Ode, P. 2016. Indirect plant-parasitoid interactions mediated by changes in herbivore physiology. *Current Opinion in Insect Science*, **14**: 112-119.
- Kawore, D. N. y Radi, J. K. 2011. Are the phytoestrogens genistein and daidzein anti-herbivore defenses? A test using the gypsy moth (*Lymantria dispar*) *Journal of Chemical Ecology*, **37**: 830-837.
- Laporte, M. M. y Delph L. F. 1996. Sex-specific physiology and source-sink relations in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Oecologia*, **106**: 63-72.

- Li, Y., Meijer, D., Dicke, M. y Gols, R. 2018. Oviposition preference of three lepidopteran species is not affected by previous aphid infestation in wild cabbage. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **116**: 402-411.
- Lima-Aguiar, C. 2002. Isoflavonas de soja e propiedades biológicas. *Curitiba*, **20**: 323 - 334.
- Ludueña, B., Mastandrea, C., Chichizola, C. y Franconi, M. C. 2007. Isoflavonas en soja, contenido de daidzeína y genisteína y su importancia biológica. *Bioquímica y Patología Clínica*, **71**: 54-66
- Madriz, R. y Ramírez, N. 1996. Biología reproductiva de *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae) una especie polígamo-dioica. *Revista de Biología Tropical*, **44**: 105-115.
- Maldonado-López, Y., Cuevas-Reyes, P., Sánchez-Montoya, G., Oyama, K. y Quesada, M. 2014. Growth, plant quality and leaf damage patterns in a dioecious tree species; is gender important? *Arthropod-Plant Interactions*, **8**: 241-251.
- Martín-Gordo, D. A. Los compuestos fenólicos, un acercamiento a su biosíntesis, síntesis y actividad biológica. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, **9**: 81-104
- Martínez-Adriano, C. A., Romero Méndez, U., Flores, J., Jurado, E. y Estrada-Castillón, E. 2015. Floral visitors of *Astrophytum myriostigma* in la Sierra el Sarnoso, Durango, México. *The Southwestern Naturalist*, **60**: 158–165.
- Mendoza-Hernández, P. E. 2002. Sobrevivencia y crecimiento de los estadios iniciales de *Buddleja cordata* (Tepozán) en ambientes contrastantes del

- Ajusco Medio, D.F., México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Montesinos, D., De Luís, M., Verdú, M., Raventos, J. y García-Fayos, P. 2006. When, how and how much: Gender-specific resource-use strategies in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *Annals of Botany*, **98**: 885-889.
- Mooney, K. A., Fremgen, A. y Petry, W. K. 2012. Plant sex and induce responses independently influence herbivore performance, natural enemies and aphid-tending ants. *Arthropod-Plant Interactions*, **6**: 553-560.
- Morais, H. C., Sujil, E. R., Almeida-Neto, M., De-Carvalho, P. S. y Hay, J. D. 2011. Host plant specialization and species turnover of caterpillars among hosts in the Brazilian Cerrado. *Biotropica*, **43**: 467-472
- Moreno-Altamirano, A., López-Moreno, S. y Corcho-Berdugo, A. 2000. Principales medidas en epidemiología. *Salud Pública de México*, **42**: 337-348.
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Hernández-Cumplido, J., Rasmann, S., Kenyon, S. G. y Benrey, B. 2015. Plant species variation in bottom-up effects across three trophic levels: a test of trait and mechanisms. *Ecological Entomology*, **40**: 676-686.
- Moritz, K. 2017. Plant sex effects on biotic interactions in dioecious willow. Plant sex-specific effects on interactions between *Salix viminalis* and its herbivores, pollinators and fungal disease. Tesis de doctorado. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Suecia.
- Nell, C. S., Meza-López, M. M., Croy, J. R., Nelson, A. S., Moreira, X., Pratt, J. D. y Mooney, K. A. 2018. Relative effects of genetic variation *sensu lato* and

- sexual dimorphism on plants traits and associated arthropod communities. *Oecologia*, 187:389-400.
- Nicholls, C. I. 2008. Enemigos naturales. En: Nicholls-Estrada, C. I. (ed.). *Control Biológico de Insectos: Un Enfoque Agroecológico*. Universidad de Antioquía, Medellín, Colombia, pp. 75-108.
- Novotný, V. y Basset, Y. 2000. Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos*, **89**: 564-572.
- Obeso, J. R. 1996. Producción de frutos y semillas en *Ilex aquifolium* L. (Aquifoliaceae). *Anales Jardines Botánica de Madrid* **54**: 533-539.
- Obeso, J. R. 2002. The cost of reproduction in plants. *New Phytologist*, **155**: 321-348.
- Ocampo-Acosta, G. 2004. Buddlejaceae. Fascículo 39. En: Dávila-Aranda, P. (ed.) *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. pp. 1-12.
- Ohgushi, T. 2005. Indirect interaction webs: Herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**: 81-105.
- Olalekan-Morawo, T. 2017. Chemical ecology of some underexplored aspects of plant-herbivore-parasitoid tritrophic interactions. Auburn University, Auburn, Alabama.
- Palacio-Prieto, J. L. y Guilbaud, M. 2015. Patrimonio natural de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y áreas cercanas: sitios de interés geológico y geomorfológico al sur de la Cuenca de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, **67**: 227-244.

- Pérez-Sato, M., Guerrero-Medina, C. E., Becerril-Herrera, M., Soní-Guillermo, E., Ruíz-Sesma, B., Mendoza-Nazar, P. y Cobos-Peralta, M. A. 2011. Effect of two levels of Tepozan bush (*Buddleia cordata*) hay on the microorganisms in the rumen and the productive behavior in goats. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, **14**: 129-135.
- Petry, W. K. Perry, K. I., Fremgen, A, Rudeen, S., López, M., Dryburgh, J. y Mooney, K. 2013. Mechanisms underlying plant sexual dimorphism in multi-trophic arthropod communities. *Ecology*, **94**: 2055-2065.
- Pitkin, L. 2002. Neotropical ennomine moths: a review of the genera (Lepidoptera: Geometridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **135**: 121-401.
- Pozo, C. Luis-Martínez, A., Llorente-Bousquets, J., Salas-Suárez, N., Maya-Martínez, A., Vargas-Fernández, I. y Warren A. D. 2008. Seasonality and phenology of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea) of Mexico's Calakmul Region. *Florida Entomologist* **91**: 407-422.
- Price, P. W., Bouton, C. E., Gross, P., McPherson, B. A., Thompson, J. N. y Weis, A. E. 1980. Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **111**: 41-65.
- Raven, P. H., Evert, R. F. y Eichhorn, S. E. 1992. *Biología de Plantas*. Reverté, Barcelona.
- Raimúndez, E. U y Ramírez, N. 1998. Estrategia reproductiva de una hierba perenne: *Hypoxis decumbens* (Hypoxidaceae). *Revista de Biología Tropical*, **46**: 555-565.

- Ramírez, D., Pérez, D. H., Sánchez, E. y Arellano, G. 2002. Esfuerzo de muestreo para la evaluación de la diversidad colectada en pitfall en la Reserva Nacional de Lachay- Perú. *Ecología Aplicada*, **1**: 37-42.
- Ramos-Elorduy, J., Costa-Neto, E., Pino, J. M., Cuevas-Correa, M. del S., García-Figueroa, J. y Zetina, D. H. 2007. Conocimiento de la entomofauna útil en el poblado La Purísima Palmar de Bravo, Estado de Puebla, México. *Biotemas*, **20**: 121-134.
- Ramos-Palacios, R., Orozco-Segovia, A., Sánchez-Coronado, M. E. y Barradas, V. L. 2012. Vegetative propagation of native species potentially useful in the restoration of Mexico City's vegetation. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **83**: 809-816.
- REPSA, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. 2017. Portal de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma de México. En <http://www.repsa.unam.mx/index.php/objetivos/caracteristicas/ficha-descriptiva>>. Última fecha de consulta: 27/mayo/2017.
- Ribeiro-Mendes, H. N., Marques, E. S. A., Silva, I. M. y Fernandes G. W. 2012. Influence of host-plant sex and habitat on survivorship of insect galls within the geographical range of the host-plant. *Tropical Zoology* **15**: 5-15.
- Ríos-Casanova, L. 2012. ¿Qué son los parasitoides? *Ciencia* **62**(2): 20-25.
- Rijk, M., Dicke, M. y Poelman, E. 2013. Foraging behavior by parasitoids in multiherbivore communities. *Animal Behavior* **85**(6): 1517-1528.

- Rindge, F. H. 1985. A revisión of the moth genus *Acronyctodes* with a review of the New World Bistonini (Lepidoptera: Geometridae). *American Museum Novitates* **2807**: 1-24.
- Rojo, A. y Rodríguez, J. 2002. La flora del Pedregal de San Ángel. Instituto Nacional de Ecología. México.
- Romero-Rangel, S., Aguilar-Rodríguez S. y Rojas-Zenteno, E. C. 2003. *Buddleja cordata* H.B.K ssp. *cordata* (Buddlejaceae): Propagación y anatomía de la madera. *Polibotánica* **16**: 63-78.
- Rowen, E. y Kaplan, I. 2016. Eco-evolutionary factors drive induced plant volatiles: a meta-analysis. *New Phytologist* **210**(1): 284-294.
- Sakai, A. K. y Weller, S. G. 1999. Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches. En: Gebetr, M. A., Dawson, T. E. y Delph L. F. (eds.). *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer-Verlag, Berlín, pp. 1-32.
- Salas-Araiza, M.D. y Salazar-Solís, E. 2006. Enemigos naturales de plaga de chapulín (Orthoptera: Acrididae) con énfasis en Guanajuato, México: Una breve revisión. *Vedalia* **13**(2): 57-64.
- Sánchez, J. 1990. Análisis de algunas variables meteorológicas y su área de influencia, en Ciudad Universitaria, D.F., durante el período 1963 a 1983. Tesis de licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Stireman III, J. O. y Singer, M. S. 2003. What determines host range in parasitoids? An analysis of tachinid parasitoid community. *Oecologia* **135**(4): 629-638.

- Stoepler, T. M., Lill, J. y Murphy, S. M. 2011. Cascading effects of host size and host plant species on parasitoid resource allocation. *Ecological Entomology* **36**: 724-735.
- Stuji, K. y Sota, T. 2010. Sexual differences in flower defense a correlated male-biased florivory in a plant-florivore system. *Oikos* **119**(11): 1848-1853.
- Teawful, P. y Hwang, S. 2018. Subtropical tritrophic interactions under elevated CO₂ and temperature conditions. *Environmental Entomology* **20**(10): 1-6.
- Triplehorn, C. y Johnson, N. 2005. *Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects*. Séptima edición. Thomson Learning. Belmont, California, EE.UU.
- Torres, D. M. 2007. *Juniperus thurifera*: una especie dioica, vecera y relíctica. *Ecosistemas* **16**(3): 172-185.
- Turlings, T. C. J. y Erb, M. 2018. Tritrophic interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: Mechanisms, ecological, relevance, and application potential. *Annual Review of Entomology* **63**: 433-452.
- Uefune, M., Kugimiya, S., Sano, K. y Takabayashi, J. 2011. Herbivore-induced plant volatiles enhance the ability of parasitic wasps to find hosts on a plant. *Journal of Applied Entomology* **136**: 133-138.
- Ueno, N., Suyama, Y. y Seiwa, K. 2007. What makes the sex ratio female-biased in the dioecious tree *Salix sachalinensis*? *Journal of Ecology* **95**: 951-959.
- Uesugi, A. 2015. The slow-growth high-mortality hypothesis: direct experimental support in a leafmining fly. *Ecological Entomology* **40**(3): 221-228.
- Uribe-González, E. y Santiago-Basilio, M. A. 2012. Contribución al conocimiento de enemigos naturales del chapulín (Orthoptera: Acridoidea) en el estado de Querétaro, México. *Acta Zoológica Mexicana* **28**(1): 133-144.

- Utsumi, S. y Kishida, O. 2009. Trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *The Society of Population Ecology and Springer* **52**: 457-459.
- Utsumi, S., Ando, Y. y Miki, T. 2010. Linkages among trait-mediated indirect effects: a new framework for the indirect interaction web. *The Society of Population Ecology and Springer* **52**: 485-497.
- Van Driesche, R. G., Hoddle M. S. y Center T. D. Control biológico clásico. En: Van Driesche R. G., Hoddle M. S. y Center T. D (eds.). *Control de Plagas y Malezas por Enemigos Naturales*. Forest Health Technology Enterprise Team, Cd. Victoria, Tamps., México, pp. 179-212.
- Van Veen, F. y Godfray, C. 2012. Consequences of trait changes in host-parasitoid interactions in insect communities. En: Ohgushi, T., Schmitz, O. y Holt, R. (eds.) *Trait-Mediated Indirect Interactions: Ecological and Evolutionary Perspectives* Cambridge University Press, Cambridge. pp. 244-257.
- Villalobos-Rodríguez, I. 2002. Aspectos genéticos y ecofisiológicos de la expresión sexual en *Simaruba glauca* L, un árbol dioico del bosque tropical seco. Tesis de licenciatura. Escuela de Biología del Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Villeda-Hernández, M. 2010. Estructura de la comunidad vegetal y la abundancia de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera) y *Peromyscus gratus* (Rodentia) en el área "Vivero Alto" de la Reserva del Pedregal de San Ángel sujeta a acciones de restauración. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Wei, J., Yan, L., Ren, Q., Li, C. Ge., F. y Kang, L. 2013. Antagonism between herbivore-induced plant volatiles and trichomes affects tritrophic interactions. *Plant, Cell & Environment* **35**: 315- 327.
- Wharton R. A. Marsh P. M. Sharky M. J. 1997. Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera). International Society of Hymenopterists, Washington, DC. 439 pp
- Williams, I. S. Slow-growth, high-mortality—a general hypothesis, or is it? *Ecological Entomology* **24**(4): 490-495
- Wilson, F. G. 2016. 14.3. Plant dioecy and its effects on herbivory. En: Wilson, F. G. (ed.). *Ecology and conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer, Stanford. pp. 322-324.
- Xiong, E., Wu, X., Yang, L. y Wang, W. 2016. Proteomics in sex determination of dioecious plants. En: Rehman, K., Tombuloglu, H. y Tombuloglu, G. (eds.). *Plant Omics: Trends and Applications*. Springer, Switzerland, pp. 363- 380.
- Zaragoza, S. 1963. Estudio de coleópteros del Pedregal de San Ángel, D.F. (Familia Chrysomelidae). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

ANEXO 1

Lista de insectos herbívoros asociados a *Buddleja cordata* durante el período del 4 de mayo al 3 de diciembre del 2017 en la Reserva Ecológica del Pedregal de San

Ángel, Cd. Mx. ND = no hay datos.

Orden	Familia	Especie	Estadio
Orthoptera	Pyrgomorphidae	<i>Sphenarium purpuascens</i>	Adulto
	Tettigonidae	<i>Dichopetala serrifera</i>	Adulto
Hemiptera	Membracidae	ND	Juvenil
	Rhopalidae	<i>Jadera haematoloma</i>	Adulto
	Cicadellidae	ND	Adulto
	Pentatomidae	<i>Padaeus trivittatus</i>	Adulto
	Lygaeidae	<i>Nysius</i> sp.	Adulto
Coleoptera	Lycidae	ND	Adulto
	Lampyridae	ND	Adulto
	Buprestidae	ND	Adulto
	Chrysomelidae	<i>Nodonota curtula</i>	Adulto

¹ ND: No hay datos.

ANEXO 2

Lista de especies y morfoespecies de larvas fitófagas colectadas en 101 árboles femeninos y 99 árboles masculino de *Buddleja cordata* durante los meses de agosto a diciembre en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Cd. Mx.

Especie	No. orugas colectadas	
	♀	♂
Coleoptera no id. 1	1	0
Coleoptera no id. 2	10	3
<i>Acronyctodes mexicanaria</i>	111	88
<i>Automeris</i> sp.	0	1
<i>Bertholdia</i> sp.	5	9
<i>Halysidota</i> sp.	7	4
<i>Hypercompe</i> sp.	2	2
Lepidoptera no id. 1	1	1
Lepidoptera no id. 2	4	2
Lepidoptera no id. 3	6	1
Lepidoptera no id. 4	0	3
Lepidoptera no id. 5	2	0
Lepidoptera no id. 6	1	0
Lepidoptera no id. 7	10	5
Lepidoptera no id. 8	1	0
Lepidoptera no id. 9	1	0
Lepidoptera no id. 10	0	2
Lepidoptera no id. 11	0	1
Lepidoptera no id. 12	0	2
Lepidoptera no id. 13	1	0
Lepidoptera no id. 14	1	0
Lepidoptera no id. 15	0	1
Lepidoptera no id. 16	0	1
Lepidoptera no id. 17	0	1

ANEXO 3

Lista de parasitoides adultos presentes en larvas fitófagas asociadas al árbol

Buddleja cordata. Dónde: Lepidoptera, Col: Coleoptera

Hospedero: <i>Acronyctodes mexicanaria</i>				
Orden	Familia	Especie	Tipo de parasitoidismo	No. de parasitoides colectados
Hymenoptera	Braconidae Macrocentrinae	Morfoespecie 1	Solitario	26
	Microgastrinidae	<i>Parapanteles</i> sp.	Gregario	277
	Trichogrammatidae	Morfoespecie 2	Solitario	1
Diptera	Tachinidae	Morfoespecie 3	Solitario	16
	Tachinidae	Morfoespecie 4	Solitario	8
		Morfoespecie 5	Solitario	2
Hospedero: <i>Halysidota tessellaris</i>				
Hymenoptera	Braconidae	Morfoespecie 6	Solitario	2
Hospedero: Lepidoptera no id 2				
Diptera		Morfoespecie 7	Solitario	1
Hospedero: Coleoptera no id. 1				
Diptera		Morfoespecie 8	Gregario	19

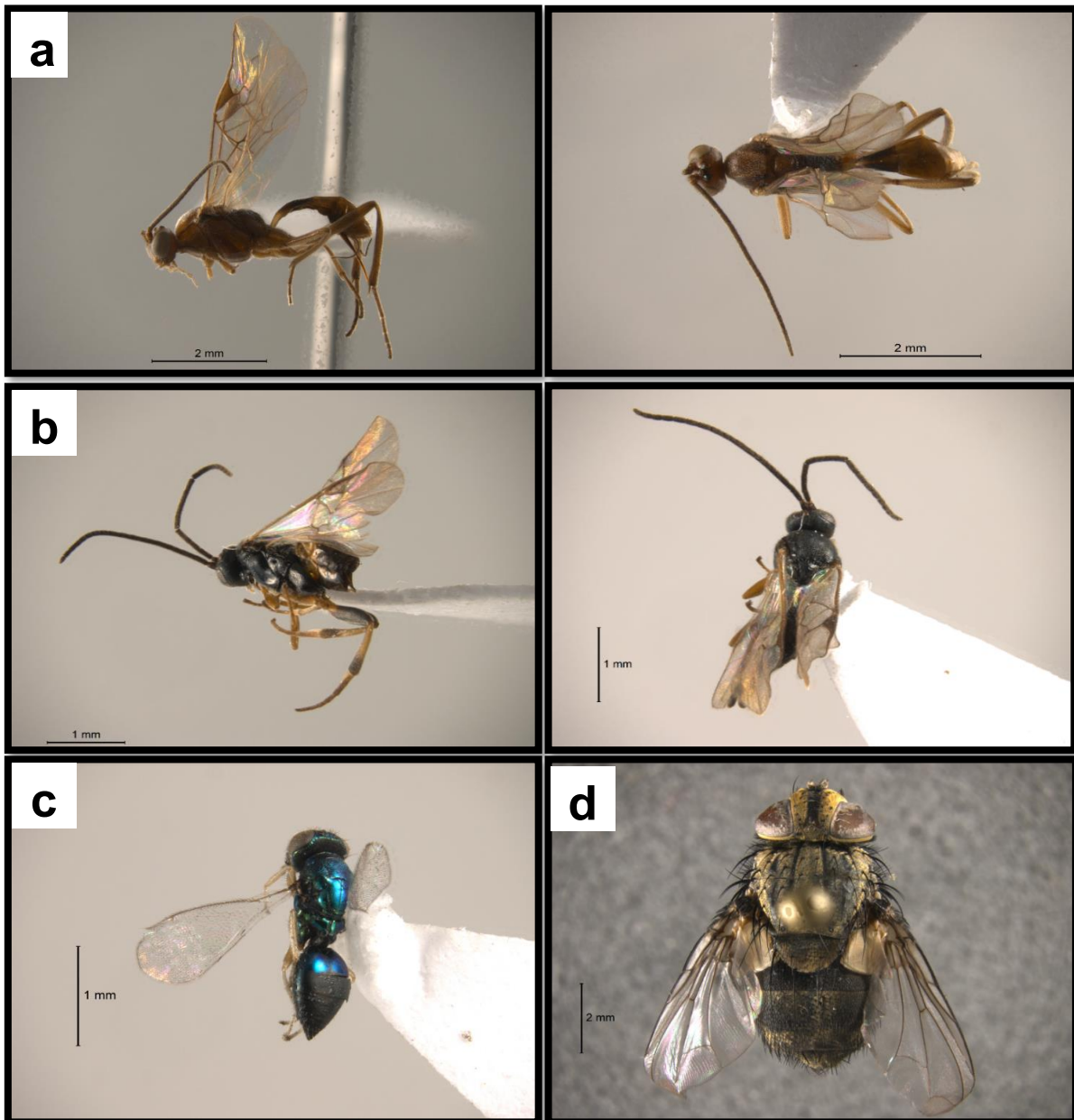
ANEXO FOTOGRÁFICO I

Morfoespecies asociadas al lepidóptero *Acronyctodes mexicanaria* a)

morfoespecie 1 (Hymenoptera: Braconidae: Macrocentrinae); b) *Parapanteles* sp.

(Hymenoptera: Braconidae: Microgastrinidae); c) morfoespecie 2 (Hymenoptera:

Trichogrammatidae) y d) morfoespecie 4 (Diptera).



ANEXO FOTOGRÁFICO 2

Morfoespecie asociada al lepidóptero *Halysidota tessellaris* a)

morfoespecie 1 (Hymenoptera: Braconidae);

