



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS
SUPERIORES IZTACALA**

**ECOLOGÍA DE LA INTERACCIÓN
PLANTA HERBÍVORO EN *Argemone
ochroleuca* A LO LARGO DEL CENTRO
DE MÉXICO**

TESIS

Para obtener el título de:

Biólogo

Presenta:

Jaime Solis de la Rosa

Director de tesis:

Dr. Johnattan Hernández Cumplido



CD. MX. 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Datos del jurado

1. Datos del alumno

Solis
De la Rosa
Jaime
5545766304
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Estudios Superiores Iztacala
Biología
416012121

2. Datos del tutor

Dr.
Johnattan
Hernández
Cumplido

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Leticia
Ríos
Casanova

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Sandra
Luz
Gómez
Acevedo

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Salomón
Sanabria
Urbán

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Ana
Lilia
Muñoz
Viveros

7. Datos del trabajo escrito

Ecología de la interacción planta-herbívoro en *Argemone ochroleuca* a lo largo del centro de México.
73p 2023.

AGRADECIMIENTOS

A la UNAM por brindarme los medios para mi desarrollo profesional, a mi querida FES IZTACALA por ser donde he aprendido y vivido tanto, a mi natal Colegio de Bachilleres 2, que es donde inició todo con las enseñanzas del profesor Rogelio.

Quiero agradecer al Dr. Johnattan Hernández Cumplido por darme la oportunidad de ser parte en este sistema de estudio el cual me ha dado de todo tipo de emociones, también quiero agradecerle por no echarme de su laboratorio.

A Villanueva- Hernández por ser un ejemplo en las interacciones tróficas y mostrarme que una mente joven puede trabajar muy duro y ser elocuente.

Agradezco al Dr. Zenón Cano Santana por prestarme su laboratorio y al M. en C. Iván Castellanos Ramos por ayudarme con los programas; agradezco al Dr. José Antonio Meave por facilitarme su horno de secado, a la Dra. Leticia Ríos Casanova por incursionarme en el mundo de la Ecología de insectos el cual no deja de sorprenderme, al Dr. Juan Servando Núñez Farfán, a Dra. Rosalinda Tapia, Biol. Laura Lorena y Dr. Alejandro Zaldívar, a la Dra. Sandra Gómez, Dr. Raúl Cueva, Dr. Salomón Sanabria; y a la M. en C. Ana Lilia Muñoz,

A mis profesores de FES Iztacala, por esas clases tan buenas, que hacen recordar el amor a la carrera. A la M. en C. Edith, a la Dra. Alin Torres Nadyely, a la Dra. Gabriela Sánchez Fabila, Biol. Juan Marcos Delgado Alcantar, Dr. Eduardo Cid Méndez, Dr. Ricardo Mejía Zepeda, a la M. en C. Ana Lilia Muñoz, Dra. Sandra Gómez, Dr. Héctor Godínez, Dr. Guillermo Ávila, Dra. Leticia Ríos, a la M. en C. Araceli Romero Pérez y al M. en C. Wicho por espinarse conmigo en campo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Quiero agradecer a mi madre por tanto cariño, comprensión y paciencia que me ha dado y por seguir creyendo en mí.

A mi hermano Johon, por demostrarme que una persona puede cambiar para bien y superar cualquier obstáculo cuando tienes objetivos ¡Te admiro hermano!

A mi hermana Diana por apoyarme incondicionalmente, tus regaños aun retumban en mi cabeza.

A mi hermana Sonia por creer que soy un ejemplo de persona, eso trato hermana.

A mi abuelita Esther por hacerme entender tantas cosas de la vida.

A mis sobrinos, por ayudarme a salir de la oscuridad y hacerme darme cuenta que un hijo no es una decisión que se tome a la ligera.

A la Familia Santiago por sus enseñanzas, especialmente a Magrande por quererme como a un nieto y por tantas comidas ricas. Las mejores tortillas a mano de la nación.

A Juan Crescencio (Arqui) por ayudarme con gusto cuando más lo necesitaba.

A mi amigo Ambriz por entrenarme para mi examen de ingreso a la UNAM, gracias amigo!

A Carol Estefanía. Te admiro profesional y personalmente llevo una parte de ti conmigo.

A mis Compañeros de Laboratorio. Wicho, Eli, May, Brunin, Alexis, Susy, Laura, Violeta, Ara, Eloísa Clain, Fabsula, Cesarin e Irlanda Por tantos buenos momentos que pasamos y un gracias especial a Johnattan por generar un ambiente tan saludable en el Lab. y por todos esos, pastes, pizzas y anécdotas.

A las Enzimosas (Sharon, Abi y Samantha) por ser unas compañeras tan divertidas y apoyarme en mis locuras.

A Misa, Mau, Kala, Luisito, Ale Mondragón, Willy, Apu, Metz, Fernandito, a Muñoz, Dary y especialmente a Emilio por ser tan confiable y todas esas platicas filosóficas.

A Cesar (Neno) por esos largos periodos de locura

A Canek Ledezma y Karen Roa, Por enseñarme del trabajo duro y bien hecho.

A mis amigos de Puebla Tacho, Panchito, Javi. Por enseñarme algo de Náhuatl y tanto rato divertido en el trabajo.

Índice

Resumen.....	7
I. Introducción.....	8
1.1 Las plantas como alimento por excelencia.....	8
1.2 Tipos de herbívoros.....	10
1.3 Interacciones entre herbívoros en la planta hospedera.....	12
1.4 Interacción tritrófica.....	13
1.5 Mosaico geográfico.....	14
1.6 Justificación.....	14
II. Hipótesis.....	16
III. Objetivos.....	16
IV. Materiales y métodos.....	17
4.1 Sistema de estudio <i>Argemone ochroleuca</i>	17
4.2 Colecta de material y localidades.....	19
4.3 Estructuras reproductivas de <i>A. ochroleuca</i>	21
4.4 Insectos asociados a frutos y raíces.....	22
4.5 Análisis estadísticos.....	22
V. Resultados.....	25
5.2 Rendimiento de la planta en distintos climas.....	27
5.3 Desempeño de herbívoros a clima y altitud.....	31
5.4 Desempeño de herbívoros en estructuras vegetales.....	34
5.5 Interacción entre especialistas.....	38
VI. Discusión.....	41
6.1 Rendimiento de <i>A. ochroleuca</i>	41
6.2 Condiciones abióticas en los insectos especialistas.....	42
6.3 Interacciones con la planta.....	45
6.4 Interacciones entre especialistas.....	47
6.5 Enemigos naturales.....	50
VII. Conclusiones.....	52
VIII. Referencias.....	55
IX.	
Anexo.....	72

Resumen: La herbivoría secuencial tiene efectos significativos en los insectos que atacan a las plantas posteriormente en tiempo y espacio, ya que las plantas pueden reasignar nutrientes para la defensa o presentar una facilitación hacia un segundo herbívoro debido a la pérdida de recursos, volviendo más susceptible a la planta para futuros ataques. En el presente trabajo se estudiaron las interacciones interespecíficas de la planta *Argemone ochroleuca* (Papaveraceae) bajo condiciones naturales en una época del año de fructificación, a lo largo del centro de México. Se evaluó cómo el clima determina la abundancia para la planta. Para esto fueron colectados ejemplares de doce localidades de *A. ochroleuca* del centro de México y se evaluaron distintos caracteres morfológicos, así como la tasa de infestación de sus enemigos naturales. *Conotrachelus leucophaeus* (Coleoptera: Curculionidae) especialista de raíz y *Sirocalodes wickhami* (Coleoptera: Curculionidae) especialista de semillas, y que además se presenta una variación geográfica en términos de presencia/ ausencia de estos organismos. Los escarabajos presentaron una correlación positiva entre sus abundancias por población, mientras que las variables vegetales solo mostraron una correlación positiva con el especialista de raíz. El clima tuvo efectos significativos sobre caracteres vegetales, siendo el clima templado donde las plantas presentaron los valores más altos en términos de su éxito reproductivo. Los insectos especialistas de las estructuras vegetales raíz y cápsula presentaron nuevos registros de parasitoides; en Nuevo Laredo, Hidalgo, donde fueron encontrados parasitoides de la especie *Bracon hidalguensis* **sp. nov.** (Solis et Zaldívar-Riverón, 2023) (Hymenoptera: Braconidae) del barrenador de raíz, mientras que, en Huejotzingo, Puebla, fueron encontradas avispa de la familia Pteromalidae (Hymenoptera: Pteromalidae) para el especialista de semillas. Las respuestas de las plantas hacia ciertos herbívoros requieren de tiempo en desarrollarse, lo que llega a beneficiar a los herbívoros subsecuentes. El aumento de las ramificaciones se traduce como una respuesta compensatoria de tolerancia en plantas dañadas por herbívoros. El aumento en las ramificaciones junto con otras de carácter reproductivo tuvo relación significativa hacia barrenador de raíz, más no así al de semillas. La herbivoría de raíz puede llegar interferir con la producción o asignación de defensa vegetal y por lo tanto beneficiar indirectamente a herbívoros que se encuentren sobre tierra. Este trabajo difiere de múltiples estudios donde se comparan gremios similares y su principal resultado es la competencia.

Palabras clave: Centro de México, Interacciones, Curculionidae, Papaveraceae, raíz.

I. Introducción

1.1 Las plantas como alimento por excelencia

La herbivoría incluye el consumo por parte de los insectos herbívoros de la mayoría de las estructuras vegetales como: hojas, corteza, savia, raíces, semillas, frutos, flores, néctar y polen, lo cual convierte a las plantas en el alimento de mayor consumo en el planeta (Dyer et al., 1993; Lehtilâ y Strauss, 1999). Entre los principales depredadores de las plantas, se sabe que los insectos herbívoros imponen grandes fuerzas selectivas (Abrahamson y Weiz, 1997; Futuyama y Agrawal, 2009; Vidal y Murphy, 2017), pudiendo en algunos casos llegar a disminuir la diversidad vegetal, dado su grado de selectividad (Bakker et al., 2006; Gruner et al., 2008). Esto ha llevado a las plantas a generar estrategias defensivas muy diversas (Hägg et al., 2013) que incluyen: I) acciones de tolerancia que son respuestas posteriores al consumo para amortiguar el impacto negativo del ataque de los herbívoros, y II) acciones de resistencia (dos o más estrategias que confieren aptitud similar de beneficios contra la misma presión selectiva) (Simms y Triplett, 1994; Núñez Farfán et al., 2007).

Estas estrategias se tienen que balancear entre costos y beneficios, pues la defensa vegetal implica un alto costo energético que debe combinarse con las necesidades de desarrollo y reproducción (Mauricio et al., 1997; Pilson, 2000; Núñez-Farfán et al., 2007). Por lo tanto, el valor adaptativo de defensa no solo involucra los costos de resistencia, sino también la inevitable reducción de beneficios para la planta (Simms y Rausher, 1987; Jokela et al., 2000). Ejemplos de la reducción de beneficios son: la disminución en la tasa de crecimiento (Siemens et al., 2003), reducción del número de semillas (Pilson, 2000), y la reducción del tamaño de los frutos (Weinig et al., 2003).

Las defensas vegetales se han agrupado en dos categorías: directas e indirectas (Hägg et al., 2013). Las directas se expresan mediante características mecánicas de las plantas, por ejemplo: tricomas, espinas y dureza foliar (que dificulta el acceso interno a la planta). Sumado a las características mecánicas, la producción de compuestos químicos, como lo son terpenos, alcaloides, fenoles y hormonas esteroides entre otros, que afectan la calidad de la planta en términos nutricionales, limita el rendimiento de los herbívoros, disminuyendo su crecimiento, supervivencia y fecundidad (Rosenthal y Berenbaum, 1992; Bernays y Chapman, 1994; Karban y Baldwin, 1997; Stenberg y Moulia, 2017). Un ejemplo de lo antes mencionado se observa en las larvas de *Tetraopes tetraophthalmus* (Coleoptera: Cerambycidae), las cuales sufren consecuencias por el látex secretado después de dañar por herbivoría plantas de algodoncillo (*Asclepias* spp., Apocynaceae), ricas en cardenólidos (esteroides que interrumpen el flujo de sodio-potasio). Este látex pegajoso sirve como barrera física y química para los herbívoros (Rasmann et al., 2009).

Las defensas indirectas engloban a todos los caracteres que por sí solos no reflejan un impacto negativo significativo para los herbívoros pero que pueden atraer enemigos naturales de estos (como depredadores o parasitoides) y así reducir el impacto de los herbívoros. Este tipo de defensas incluyen a los volátiles inducidos por herbívoros (HIPV), tal es el caso de los compuestos volátiles demostrado que los HIPV, los cuales funcionan como señales honestas de la presencia de herbívoros (Grunseich et al., 2020), evidenciándolos ante sus enemigos naturales. Un ejemplo de esto se encuentra en los volátiles de hoja verde inducidos por el barrenador de tallos *Spodoptera frugiperda* (Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) que se alimenta de plantas de maíz (*Zea mays*, Poaceae) y atraen al depredador

nocturno generalista *Doru luteipes* (Scudder, 1876) (Dermaptera), el cual, en experimentos conductuales olfativos, mostró predilección por plantas de maíz recién atacadas por *S. frugiperda* (Naranjo-Guevara, 2017).

Es importante mencionar que ambas defensas directas e indirectas puede ser constitutivas (estar siempre presentes) o inducidas (generadas como una respuesta ante un agente de herbivoría) (Bezemer y van Dam, 2005, Mithöfer y Boland, 2012). Las plantas que son más propensas a tener daños severos con frecuencia invierten más en defensa constitutiva (espinas, dureza foliar, metabolitos secundarios) (Rosenthal y Janzen, 1979; Mithöfer y Boland, 2012).

Asimismo, las defensas inducidas también pueden afectar negativamente el crecimiento y la supervivencia de los herbívoros (Wu Baldwin, 2010). Estas defensas están mediadas por mecanismos morfológicos bioquímicos y moleculares, que contrarrestan los ataques de los herbívoros, y están conformadas por varias enzimas (p. ej., las peroxidases), algunos aminoácidos (fenilalanina) y metabolitos secundarios, (p. ej., fenoles y taninos condensados) (War, 2012).

1.2. Tipos de herbívoros

Las plantas son los sistemas donde se llevan a cabo las interacciones (Hunter y Price, 1992), están expuestas a múltiples agentes selectivos en los ambientes naturales (Atsatt y O' Dowd, 1976; Grace y Tilman, 1990; Agrawal et al., 2003). Entre estos agentes, se encuentran los insectos herbívoros especialistas y generalistas (Ali y Agrawal, 2012). Los generalistas son aquellos que se alimentan de un amplio conjunto especies relacionadas o no, mientras que en los especialistas su alimentación se restringe a escasas especies relacionadas (Coley et al., 2006), gracias a que comparten una historia evolutiva estrecha con las especies de las que se alimentan (Kessler y Baldwin, 2002; Katsir et al., 2008).

Los generalistas son más propensos a ser excluidos en plantas defendidas por metabolitos secundarios (Becerra, 1997; Agrawal, 2005). Sin embargo, estos insectos cuentan con un conjunto de mecanismos de supresión de defensas vegetales, como por ejemplo la glucosa oxidasa salival (GOX) (Kessler y Baldwin, 2002; De Vos et al., 2005; Katsir et al., 2008), que les permiten consumir plantas altamente tóxicas (Musser et al., 2002; Pelsler, 2005). Un estudio que analizó 23 familias de lepidópteros encontró que las especies generalistas, tienen niveles relativamente altos de GOX, en comparación con las especies más especializadas (Erb et al., 2012).

Los organismos especialistas suelen ser más tolerantes a las defensas, lo cual implica que no suelen recurrir a la supresión de las defensas vegetales (Ali y Agrawal, 2012; Erb et al., 2012), atacando a las plantas mediante vías poco obvias y usando incluso a su favor la fenología vegetal (Dussourd et al., 1994; Karban y Agrawal, 2002). Hasta hace poco, se consideraba que, gracias a su tolerancia a compuestos químicos especializados, los insectos especialistas evolucionaron adaptaciones que les permitieron contrarrestar las principales características defensivas de las plantas, (Hägg et al., 2013; Heidel et al., 2015). Sin embargo, hoy en día se reconoce que las defensas vegetales dirigidas a especialistas se centran más en prolongar el desarrollo lo suficiente como para que sean encontrados por sus enemigos naturales, mientras que las defensas dirigidas a los generalistas tienden a aumentar su mortalidad (Richards et al., 2010).

Los insectos herbívoros también pueden clasificarse según sus aparatos bucales, estos pueden ser masticadores (usan sus mandíbulas) o chupadores (usan estiletes succionadores) (Han et al., 2009; He et al., 2011). Dependiendo del tipo de alimentación, estos insectos pueden desencadenar respuestas diferentes en las

plantas (War et al., 2013). Los insectos que son chupadores drenan los nutrientes vegetales y suelen transmitir virus patógenos (He et al., 2011), mientras que los masticadores causan mayor cantidad de daño tisular (War et al., 2013).

1.3. Interacciones entre herbívoros en la planta hospedera

Los insectos separados espacialmente pueden llegar a interactuar a través de la resistencia sistémica inducida (capacidad para repeler ataques subsecuentes) en una misma planta (Camarena-Gutiérrez y de la Torre-Almaraz 2007), como puede ser la producción de metabolitos secundarios y la producción de volátiles (Stam et al., 2014). Entre las interacciones interespecíficas de insectos herbívoros, destacan las que se han interpretado como negativas (competencia) y las positivas (facilitación) (Damman, 1993; Denno et al., 1995).

Se ha observado que el ataque secuencial de un gremio masticador en etapas vegetales tempranas puede generar respuestas negativas en la descendencia de la planta y afectar el desempeño de los gremios siguientes, como es el caso de un masticador de semillas e incluso interferir con el éxito reproductivo de los niveles tróficos superiores (depredadores y parasitoides) (Turlings y Benrey 1998; Singer et al., 2012; Hernández-Cumplido et al., 2016). Estos ataques anticipados inducen cambios sistémicos en la misma planta en tejidos locales y distantes (Masters et al., 1993; Wurst et al., 2008).

La herbivoría aérea tiene altas repercusiones hacia los herbívoros de raíz y dependiendo del tipo de alimentación (chupador o masticador) que se lleve a cabo en la superficie será el tipo de respuesta hacia el herbívoro bajo tierra, las cuales pueden ser negativas (Huang et al., 2014) o positivas (Huang et al., 2012) (Karssemeijer et al., 2019). En el caso de masticadores como *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae), al alimentarse de hojas de la planta *Brassica oleraceae*,

fungen como un factor atenuante para el rendimiento del herbívoro de raíz *Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae). Esto se supo porque, en otro tratamiento fue aplicado un áfido *Brevicorne brassicae* (Hemiptera: Aphididae) en las mismas áreas de alimentación que *P. xylostella* en el cual no hubo repercusiones sobre *D. radicum* (Karssemeijer et al., 2019).

El estudio de la defensa vegetal se ha centrado principalmente en la herbivoría de estructuras aéreas (Erb et al., 2009). No obstante, aspectos que tienen que ver con la herbivoría y defensa de las estructuras subterráneas en conjunción con las aéreas quedan sin ser comprendidos del todo (Rasman et al., 2008; Johnson y Nielsen, 2012). Los mecanismos de resistencia y tolerancia mencionados anteriormente suponen que las raíces se encuentran en menor riesgo que los tejidos vegetales (Karban y Baldwin, 1997). No obstante, los artrópodos consumidores bajo el suelo subsisten en gran parte de las raíces de las plantas (Coleman et al., 2004).

1.4 Interacción tritrófica

Al considerar el tercer nivel trófico, las interacciones planta-insecto adquieren un mayor acercamiento a la realidad (Price et al., 1980). Cuando se altera la cantidad de enemigos naturales de los herbívoros, los niveles tróficos inferiores son regulados y por lo tanto, se expresan los mecanismo *top-down* (Wilkinson y Sherratt, 2016). Mientras que una asociación huésped-parasitoide puede complicarse aún más con una tercera especie, como en las interacciones tritróficas donde tanto los huéspedes como los parasitoides pueden verse afectados directa e indirectamente por las características químicas de la planta, siendo expresadas los mecanismos *bottom-up* (Krishnan et al., 2015; Wilkinson y Sherratt, 2016).

1.5 Mosaico geográfico

Las diferencias ambientales también son responsables de moldear los caracteres involucrados en las interacciones interespecíficas, y pueden promover variación inter-poblacional en las interacciones de las especies (Thompson, 2005). En consecuencia, a la heterogeneidad ambiental (p. ej. a lo largo de gradientes latitudinales, altitud, topografía, vegetación), las poblaciones pueden co-adaptarse, divergir, especiar o en su defecto extinguirse, debido a la influencia de presiones selectivas (Thompson, 2005; Craig et al., 2007). Como se postula en la teoría del mosaico geográfico, existen localidades en donde las interacciones son altamente recíprocas (hot-spots) y localidades donde la reciprocidad es más débil (cold-spots) (Thompson, 2005). Esto a su vez se refleja en la presencia y abundancia de las especies que conforman las interacciones (Moreira et al., 2015). Las interacciones planta-insecto y enemigos naturales no son la excepción (Craig et al., 2020).

1.6 Justificación

En el presente estudio se evaluaron los efectos de la interacción planta-herbívoro tomando como modelo a la planta anual conocida comúnmente como "chicalote" (*Argemone ochroleuca* Sweet, Papaveraceae) y a sus herbívoros especialistas *Conotrachelus leucophaeus*, un consumidor de raíz y *Sirocalodes wikhami* consumidor de semillas (Coleoptera: Curculionidae). Para ambos especialistas no existe información de su ataque simultáneo en una misma población o planta y mucho menos se tiene registro de algún enemigo natural (CABI, 2018). Sumado a lo anterior, se analizaron los efectos de estos insectos sobre caracteres vegetales (biomasa, cantidad y peso de frutos, número de flores) para cada una de las doce localidades de la planta y la interacción interespecífica entre los especialistas. De igual manera, se buscó identificar a enemigos naturales

para estos herbívoros especialistas, ya que no han sido reportados para ninguno de ellos (van der Meijen et al., 2011). Por otra parte, al ser *A. ochroleuca* una maleza de amplia distribución con centro de origen en México y una planta invasora en África y Australia (CABI, 2018), se buscó ampliar el conocimiento en torno a las interacciones que puede presentar con sus enemigos naturales, mediante muestreos en distintas localidades donde se distribuye *A. ochroleuca*. Finalmente, mediante este trabajo se podrá integrar información valiosa que pueda servir a futuro para establecer un potencial control biológico.

II. Hipótesis

Al tener la chicalote (*A. ochroleuca*) dos insectos especialistas del mismo gremio trófico (masticador), se espera que interfieran de manera negativa en la misma planta donde estos coincidan.

Se espera que las características abióticas marquen diferencias en cuanto a presencia, abundancia, y supervivencia de ambos herbívoros especialistas, debido a los requerimientos específicos de cada especialista.

Se espera encontrar miembros del tercer nivel trófico asociados a ambos especialistas, ya que se estima que cada insecto en el planeta, cuenta con al menos un parasitoide.

III. Objetivos

General

- Describir las interacciones interespecíficas entre los herbívoros especialistas en la planta *Argemone ochroleuca* en doce localidades del centro de México.

Particulares

- Identificar las condiciones geográficas (tipo de clima, altitud, precipitación y temperatura) ideales en donde la planta *A. ochroleuca* tenga un mayor rendimiento expresado en un aumento en el número de hojas, número de ramificaciones, cantidad de flores, peso y número de cápsulas, cantidad de semillas y biomasa.
- Determinar qué condiciones abióticas influyen en la presencia y abundancia de los dos insectos especialistas.

- Identificar atributos vegetales responsables de que los herbívoros especialistas tengan un mejor rendimiento, traducido en número de individuos especialistas.
- Determinar qué tipo de interacción (facilitación, competencia o no relación) se lleva a cabo entre ambos herbívoros especialistas.
- Identificar enemigos naturales relacionados a *Conotrachelus leucophaeus* y *Sirocalodes wickhami*.

IV. Materiales y métodos

4.1. Sistema de estudio

Argemone ochroleuca Sweet (Papaveraceae), es una hierba anual nativa de América Central. Habita en climas que van desde áridos a húmedos, aunque es más común encontrarla en regiones semi-templadas, subtropicales y templadas. Esta planta se presenta en altitudes que van desde los 0 hasta 2250 m.s.n.m. (Flora of North América, 2015), exceptuando Australia, en donde ha sido introducida y puede ser encontrada desde el nivel del mar hasta los 2900 m.s.n.m. (Herbiguide, 2015). *A. ochroleuca* se desarrolla bien en suelos pobres en nutrientes y generalmente, lo hace mejor en áreas donde el fósforo es limitante (Ramakrishnan y Gupta, 1972), lo cual la vuelve una maleza muy resistente a este tipo de condiciones. Esta planta es más común en áreas perturbadas como son los bordes de caminos, vertederos mineros, potreros y cultivos (CABI, 2018).

A. ochroleuca representa un gran problema en tierras agrícolas debido a que tiene el potencial de desplazar a especies nativas y disminuir la biodiversidad en lugares fuera de su distribución (CABI, 2018). La planta produce un aproximado de 400 semillas por cápsula y cada planta puede llegar a generar hasta 20, 000

semillas (Northern Territory Government, 2015). Se ha demostrado que *A. ochroleuca* reduce el rendimiento de muchos cereales (Rawson y Bath, 1980) y tiene un efecto perjudicial sobre la producción en: *Arachis hipogea* (cacahuete), *Gossypium herbaceum* (algodón), *Medicago sativa* (alfalfa), *Nicotiana tabacum* (tabaco), *Solanum tuberosum* (papa), *Sorghum bicolor* (sorgo), *Triticum aestivum* (trigo) y *Zea mays* (maíz), las espinas de *A. ochroleuca* son un problema para los trabajadores del campo, ya que dificultan el deshierbe (CABI, 2018).

En cuanto a los enemigos naturales de *A. ochroleuca*, en México se encuentran 23 especies de insectos, 15 masticadores (Coleópteros y Lepidópteros) y ocho chupadores de floema (Hemípteros), las especies son: *Conotrachelus leucophaeus*; *C. sp.*; *Sirocalodes wickhami* (Coleoptera: Curculionidae), un morfo sin identificar de la familia Erotylidae (Coleoptera: Erotylidae); *Languria convexicollis*; *L. sanguinicollis*; *L. mazardy* (Coleoptera: Languridae); *Omophoita octomaculata* (Coleoptera: Chrysomelidae); *Blapstinus sp.*; *Lobometophon sp.* (Coleoptera: Tenebrionidae); *Agrosoma bispinella*; *A. siklis*; *Scaphytopius sp.* (Hemiptera: Cicadellidae); *Atrasonatus umbrosus*; *Largus cinctus* (Hemiptera: Largidae); *Lygus mexicanus* (Hemiptera: Miridae); *Mitrapssylla sp.* (Hemiptera: Psyllidae); *Arrazonotus umbrosus* (Hemiptera: Riparochromidae); *Copitarsia sp.*; *Tortricidae sp.*; *Amorbia sp.*; *Aryrotaenia sp.* y *Clepsis sp.* (Lepidoptera: Noctuidae) (Julien et al., 2012), de las cuales se han reconocido a dos insectos especialistas *C. leucophaeus* y *S. wickhami* (van der Westhuizen y Mpedi, 2011).

Conotrachelus leucophaeus (Champion, 1908) es uno de los principales herbívoros especialistas registrados para *A. ochroleuca*, la mayoría de la alimentación en adultos se lleva a cabo en hojas senescentes y en los tallos principales cerca de la superficie de la lámina, pero también en flores y cápsulas.

Los huevos de *C. leucophaeus* son ovipositados en la nervadura central de la hoja, la axila de la hoja o cualquier lugar donde el tejido del tallo esté suave para tener un mayor éxito en la oviposición. Las larvas de *C. leucophaeus* bajan por el tallo hasta la corona de la raíz lo cual lo hace altamente destructivo (van der Westhuizen, y Mpedi, 2011). No se tienen datos biológicos de esta especie, sin embargo, existen representantes del género con el ciclo biológico documentado: por ejemplo, Delgado-Ochica y Sáenz (2012), registraron para *C. psidii* un periodo de larva de 42 a 56 días; mientras que para *C. dubiae*, Romero en 2018 registró un periodo larval de 21 a 56 días en condiciones de laboratorio.

El segundo especialista para *A. ochroleuca* es *Sirocalodes wickhami* (Colonnelli 1979). Los adultos se alimentan de flores, cápsulas y hojas, las hembras ovipositan en los botones florales y en las cápsulas jóvenes, después las larvas de *S. wickhami* se desarrollan y alimentan de las semillas, causando una disminución de la producción de las semillas de hasta el 87%; si el recurso es limitado, algunas larvas de *S. wickhami* pueden disponer de tallos y hojas jóvenes (van der Westhuizen y Mpedi, 2011). No existen estudios donde se documente el desarrollo para integrantes del género *Sirocalodes*.

4.2 Colecta de material y localidades.

Las muestras se colectaron durante el periodo de septiembre-noviembre (temporada seca) del año 2018, sincronizado con los periodos de fructificación de *A. ochroleuca* (primavera-otoño), de acuerdo con la página Flora of North América (2015) y la coincidencia en fechas de ejemplares presentes en el herbario nacional de México (MEXU).

Se realizaron colectas en doce localidades a lo largo del centro de México, comprendiendo cuatro estados los cuales son, Morelos, Puebla, Hidalgo y

EDOMEX. En cada localidad se estableció como mínimo un rango de cinco Km de distancia y se colectaron aproximadamente quince individuos de la planta de *A. ochroleuca* (Figura 1, Tabla 1).

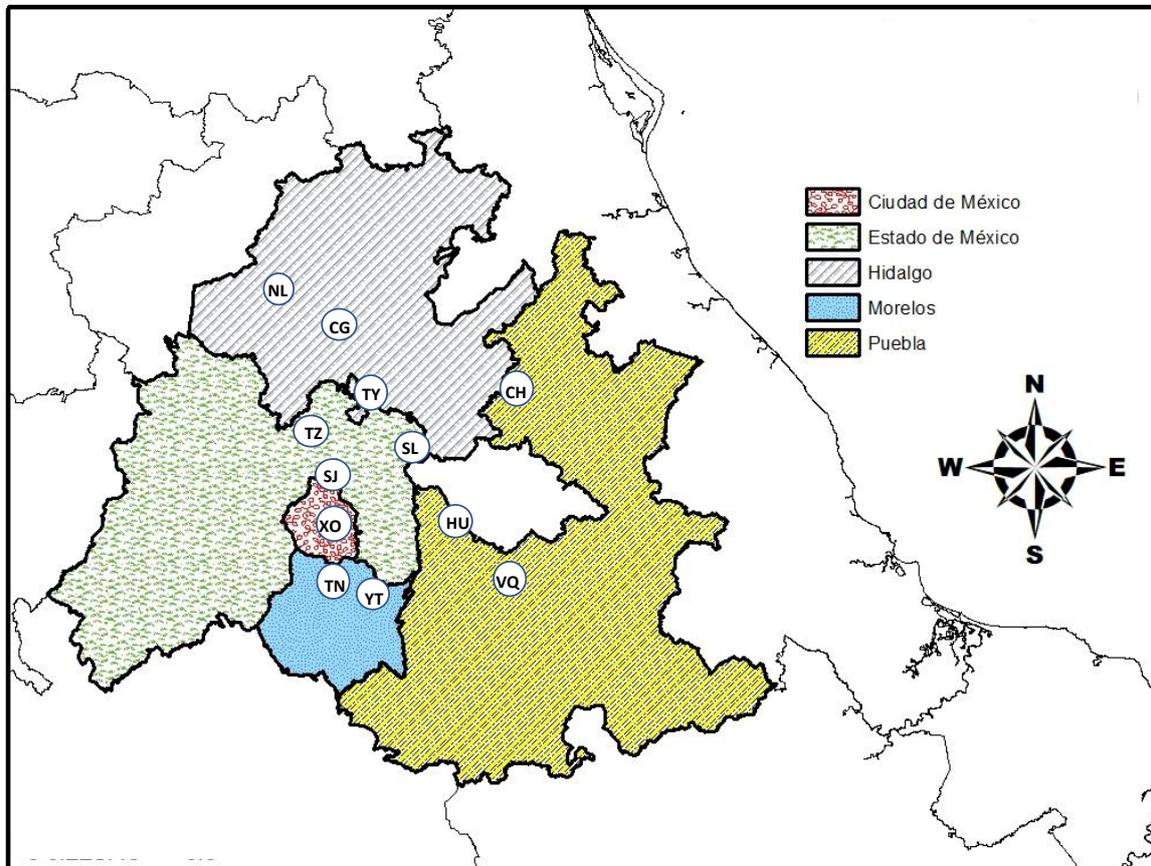


Figura 1.- Ubicación de las localidades de *A. ochroleuca*. **NL**-Nuevo Laredo (HGO), **CG**- Cañada Grande (HGO), **TY**- Tolcayuca (HGO), **SL**- Santa Lucía (EDOMEX), **TZ**-Tepetzotlán (EDOMEX), **SJ**- San Juanico (EDOMEX), **XO**- Xochimilco (CDMX), **TN**- Tepoztlán (MOR), **YT**- Yecapixtla (MOR), **CH**- Chignahuapan (PUE), **HU**- Huejotzingo (PUE), **VQ**- Valsequillo (PUE).

En cada localidad se tomaron datos de georreferenciación, altitud, conteo de individuos de *A. ochroleuca* y tipo de vegetación (Tabla 1). Usando la clasificación climática de la página web del INEGI (2022), las localidades se dividieron en dos categorías: semiseco templado (templado) y semicálido subhúmedo con lluvias en

verano (semicálido). a precipitación media anual y el promedio de temperatura anual por población se tomaron de la página web de CONAGUA (2018).

Además, con el fin de recabar datos que delataran el potencial éxito reproductivo de las poblaciones, para cada planta se registraron los siguientes caracteres: número de hojas, número de ramificaciones, número de flores y longitud de la base del tallo a la parte apical de cada individuo. Para evaluar la variación inter e intrapoblacional relacionada con la presencia de herbívoros especialistas, las cápsulas, al igual que las raíces de todas las plantas fueron guardadas en papel estraza, el resto de la estructura aérea fue colectada y prensada para su posterior medición de biomasa (peso seco) en el Laboratorio de Interacciones y Procesos Ecológicos (Facultad de Ciencias, UNAM).

4.3. Estructuras reproductivas de *A. ochroleuca*

Con la finalidad de obtener datos que expresen el rendimiento de *A. ochroleuca* se registró el número de flores por planta, todas las cápsulas por individuo fueron guardadas en bolsas de papel estraza, ya que estas estructuras el herbívoro especialista, *S. wickhami*, incuba en semillas. Posterior al desarrollo y emergencia de individuos de este especialista se procedió a la deshidratación de los frutos para minimizar el daño por microorganismos.

Basado en los tiempos de estadios larvales para el género *Conotrachelus* registrados por Delgado-Ochica y Sáenz (2012) y Romero (2018), después de tres meses se dio por terminado el tiempo de incubación total de los insectos, las cápsulas de *A. ochroleuca* fueron abiertas y se cuantificó el número de semillas por planta, muchas de ellas abrieron antes del conteo, así que se hizo una extrapolación con las que no fueron abiertas para extraer un estimado.

4.4. Insectos asociados a frutos y raíces

Todas las cápsulas (donde se desarrollaron los individuos de *S. wickhami*) y las raíces (donde crecieron los individuos de *C. leucophaeus*) de cada una de las plantas colectadas de *A. ochroleuca*, fueron colocadas en recipientes plásticos de 250 ml y cubiertos con una malla fina. Estos recipientes se expusieron a ciclos de luz 12:12. luz/oscuridad y se dejaron intactas para que los insectos de ambas estructuras concluyeran su desarrollo

Se cuantificó el número de insectos que llegaron a adultos y todos los especímenes encontrados fueron conservados en alcohol al 70% para su posterior identificación taxonómica. En el caso de curculiónidos se utilizaron las claves de O'Brien y Wimber (1982), mientras que con himenópteros se utilizaron las claves de Goulet, (1993) y Wharton (1997). Una vez que emergieron todos los insectos se midió el largo y ancho de los frutos con un vernier digital, así como el número de semillas presente en cada uno para determinar la producción de semillas por planta.

4.5. Análisis estadísticos

Se utilizó una prueba de distribución de datos Shapiro-Wilk en JMP® Versión 11(SAS), para determinar la normalidad, en cada uno de los datos, tanto vegetales (biomasa de: raíz, cápsulas, total de la planta; número de: cápsulas, semillas, ramificaciones, hojas, flores, longitud de las plantas), como de los insectos especialistas (número de insectos por planta). Las pruebas detectaron valores anormales en cada uno de los datos, excepto en longitud de las plantas.

Se utilizó una prueba de Kruskal-Wallis para examinar en cuál de los tipos de climas (templado, o semicálido) tiene mejor desempeño *A. ochroleuca*, la misma prueba estadística fue requerida para comparar los tipos de vegetación y hábitat artificial/natural. Utilizando los datos vegetales de biomasa total, biomasa de raíces,

las estructuras reproductivas (semillas, flores, cápsulas) además de número de hojas y ramificaciones.

Esta misma prueba (Kruskall-Wallis) fue utilizada entre los tipos de climas y las abundancias de los insectos especialistas de *A. ochroleuca* para conocer si el clima les afecta de igual manera a ambos especialistas.

Fue utilizado Kruskall-Wallis entre el tipo de hábitat artificial y/o natural contra la biomasa y el número de estructuras vegetales, raíz, cápsulas y tallos y hojas, con el objetivo evaluar el desempeño de *A. ochroleuca* en estos hábitats. Para determinar si existieron diferencias significativas, se utilizó la prueba *post-hoc* de Wilcoxon.

Para determinar si el tipo de hábitat (artificial y/o natural) es importante para la presencia de los especialistas se utilizó la prueba de Kruskall-Wallis entre el hábitat natural y/o artificial y cada insecto especialista. Se realizó una prueba de Wilcoxon para determinar si existieron diferencias significativas.

Con la finalidad de saber qué factores ambientales son preferidos para los especialistas se utilizaron correlaciones de Spearman para determinar los efectos de las variables abióticas, como lo son temperatura, precipitación y altitud con respecto a las abundancias de los herbívoros especialistas.

Fueron empleadas nuevamente correlaciones de Spearman entre números de estructuras vegetales (hojas, flores, ramificaciones, cápsulas) y los promedios de herbívoros por planta, para analizar si las abundancias de los especialistas son debido a algún carácter vegetal.

Para analizar la interacción entre ambos insectos especialistas, fue utilizado un ajuste lineal no paramétrico.

Para incluir a los parasitoides con la población donde fueron encontrados se utilizó nuevamente un ajuste lineal. Para determinar si existía denso-dependencia por parte de las avispas hacia los curculiónidos.

Tabla 1. Sitios de estudio con sus componentes ambientales o tipo de vegetación, altitud y número de individuos por población.

Localidad	Tipo de hábitat	Altitud	N (total)	W	O
Tepoztlán (Mor.)	Pastizal	2273	30	-99.16	19.50
Nuevo Laredo (Hgo.)	Matorral xerófilo	1809	37	-99.19	20.28
Cañada Grande (Hgo.)	Vertedero (Matorral)	1945	12	-98.59	20.18
Sta. Lucía (EDOMEX)	Matorral xerófilo	2274	17	-98.56	19.44
Tolcayuca (Hgo.)	Matorral xerófilo	2347	48	-98.53	19.57
Chignahuapan (Pue.)	Vegetación sec.	2264	35	-98.06	19.03
Huejotzingo (Pue.)	Vegetación sec.	2080	30	-98.11	19.57
Valsequillo (Pue.)	Rural	2237	88	-98.21	19.07
San Juanico (EDOMEX)	Vías férreas (Urbano)	2249	1,335	-99.06	19.31
Yecapixtla (Mor.)	Cultivo de pepino (Agricultura de riego)	1620	50	-98.52	18.54
Tepotzotlán (EDOMEX)	Vertedero (Vegetación secundaria)	1722	25	-99.09	18.58
Xochimilco (CDMX)	Urbano	2228	19	-99.04	19.15

V. Resultados

Se encontraron 263 individuos del especialista de raíz *C. leucophaeus*. Este se distribuyó en cinco de las doce localidades: Tolcayuca (N=13), Nuevo Laredo (N=177), Santa Lucía (N=5), Huejotzingo (N=20) y Cañada Grande (N=48) y se registró la mayoría de las veces en el tejido radicular (Figura 2, Anexo 3).

Se encontraron 243 organismos del especialista de cápsula *S. wickhami*, el cual tuvo presencia en nueve de las doce localidades: Tolcayuca (N=47), Nuevo Laredo (N=36), Santa Lucía (N=18), Huejotzingo (N=55) y Cañada Grande (N=48), Valsequillo (N=22), San Juanico (N=3), Xochimilco (N=4) y Chignahuapan (N=10) (Figura 2, Tabla 1).

En todas las localidades en las que se presentó *C. leucophaeus* en las raíces se registró también la presencia de *S. wickhami* en las cápsulas (Figura 2). Como dato adicional, se reporta la presencia de *Spodoptera* sp. (Lepidoptera, Noctuidae) alimentándose de hojas de *A. ochroleuca* en la localidad de Yecapixtla (Morelos), lo cual es inusual para esta especie. Además, fueron integradas al sistema *A. ochroleuca* dos morfoespecies parasitoides de sus herbívoros especialistas, los cuales son: *Bracon hidalguenzis*. **sp. nov.** (Hymenoptera: Braconidae), presente en el especialista de raíz y un pteromárido (Hymenoptera: Pteromalidae), presente en el especialista de cápsula.

Las avispas de raíz *B. dorctorvenganzoi*., emergieron dos semanas después de la colecta, pero no para curculiónidos de raíz de 4 a 6 semanas. Mientras que los curculiónidos de semillas comenzaron a emerger de 5 a 8 semanas después de la colecta, al igual que sus parasitoides de *S. wickhami*.

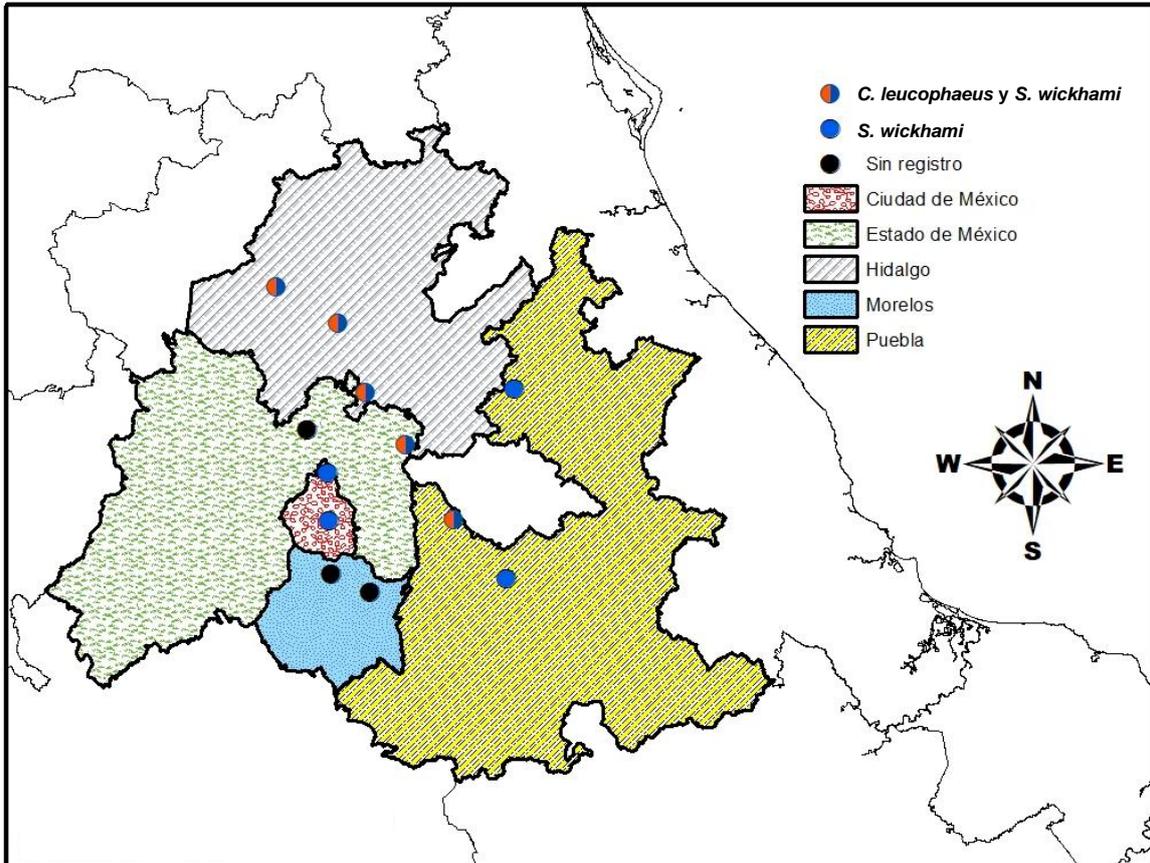


Figura 2. Mapa de presencia ausencia de insectos especialistas. Color negro, sin registro de herbívoros; especialista de semillas, color azul, especialista de raíz, se encontró junto con el de cápsula, medio círculo rojo y azul.

Tabla 2. Promedio de curculiónidos especialistas (más error estándar), para cada planta por población. Especialista de semillas (*S. wickhami*), especialista de raíz (*C. leucophaeus*)

Localidad	<i>S. wickhami</i> ±EE	<i>C. leucophaeus</i> ±EE
Cañada Grande (Hgo.)	4 ± 2.37	4 ± 2.33
Huejotzingo (Pue.)	4.6 ± 0.92	1.3 ± 0.47
Valsequillo (Pue.)	1.4 ± 0.85	0
San Juanico (EDOMEX)	0.2 ± 0.14	0
Santa Lucía. (EDOMEX)	1.2 ± 0.56	0.3 ± 0.23
Yecapixtla (Mor.)	0	0
Tepoztlán (Mor.)	0	0
Xochimilco (CDMX)	0.2 ± 0.26	0
Tepotzotlán (EDOMEX)	0	0
Nuevo Laredo (Hgo.)	2.4 ± 1.16	11.8 ± 2.87
Tolcayuca (Hgo.)	3.5 ± 3.65	0.9 ± 0.92
Chignahuapan (Pue.)	0.6 ± 0.66	0

5.2. Rendimiento de la planta

Ocho de las localidades de *A. ochroleuca* se encontraron en clima templado, mientras que las cuatro restantes, en el semicálido (templado=52.47±93.97; semicálido=28.32±71.2) ($X^2=53.43$; gl=11; $P<0.01$)

En cuanto a los caracteres de la planta, se encontraron diferencias significativas entre los climas para el número de ramificaciones (templado=16.79±1.83; semicálido=5.64±0.56) ($X^2=62.41$; gl=11; $P<0.01$), número

de hojas (templado= 68.40 ± 59.80 ; semicálido= 34.03 ± 23.60) ($X^2=62.41$; $gl=11$; $P<0.01$), y número de cápsulas (templado: 17.25 ± 1.86 ; semicálido: 4.50 ± 0.40) ($X^2=82.62$; $gl=11$; $P<0.01$) (Figura 3).

Los atributos vegetales de *A. ochroleuca* (biomasa, cantidad de estructuras) mostraron diferencias significativas para los diferentes hábitats ya sean naturales y/o artificiales en biomasa: tallos y hojas juntos ($X^2=16.94$; $gl=4$; $P=0.02$), cápsulas ($X^2=15.98$; $gl=4$; $P=0.03$) y raíz ($X^2=11.7$; $gl=4$; $P=0.0195$), número de hojas ($X^2=22.4$; $gl=4$; $P=0.02$), número de ramificaciones ($X^2=37.9$; $gl=4$; $P<0.01$) número de cápsulas ($X^2=22.83$; $gl=4$; $P=0.02$) (Figura 4). La cantidad de flores por hábitat no tuvo diferencias significativas ($X^2=4$; $gl=4$; $P=0.3$) (Figura 5).

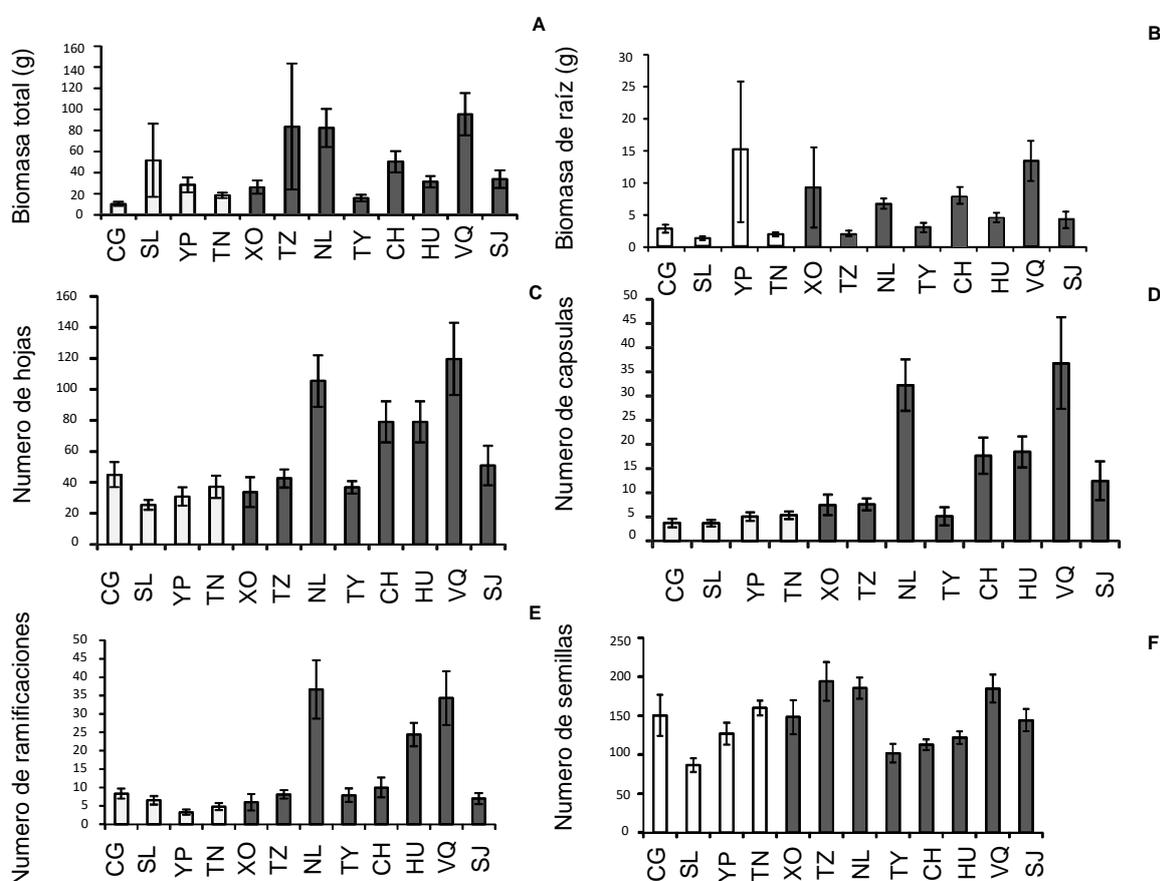


Figura 3.- Desempeño vegetal de *A. ochroleuca* por población. Se presentan los parámetros: A) biomasa total; B) biomasa de raíz; C) número de hojas; D) número de cápsulas E) número de ramificaciones y F) número de semillas. Las barras

claras, representan el clima semicálido mientras que las barras oscuras representan el clima templado. Las leyendas representan: NL-Nuevo Laredo (HGO), CG-Cañada Grande (HGO), TY- Tolcayuca (HGO), SL- Santa Lucía (EDOMEX), TZ-Tepetzotlán (EDOMEX), SJ- San Juanico (EDOMEX), XO- Xochimilco (CDMX), TN-Tepoztlán (MOR), YT- Yecapixtla (MOR), CH- Chignahuapan (PUE), HU-Huejotzingo (PUE), VQ- Valsequillo (PUE).

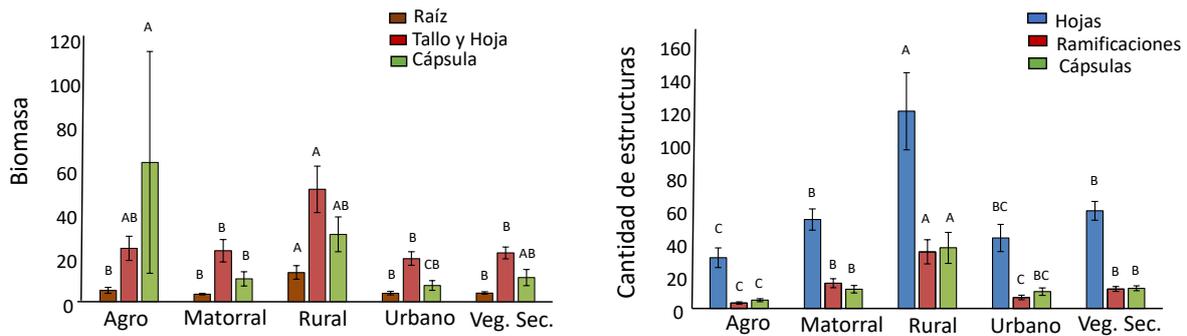


Figura 4.- Desempeño vegetativo de *A. ochroleuca* en hábitat natural y/o artificial y número A) biomasa de tallo y hojas, cápsulas y raíz de *A. ochroleuca* B) cantidad de estructuras (número de hojas, número de ramificaciones y número cápsulas). Pruebas *post hoc* de Wilcoxon.

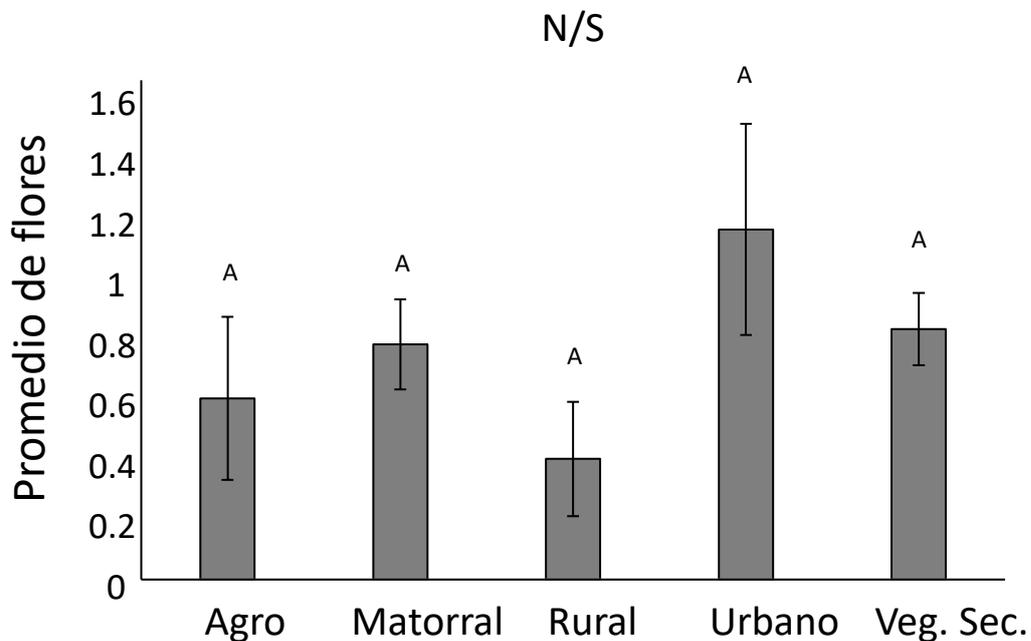


Figura 5.- Cantidad de flores por tipo de hábitat, natural y/o artificial ($\chi^2=4$; $gl=4$ $P=0.3$). Las barras significan el promedio de flores por planta, para cada hábitat natural y/o artificial. De acuerdo con las pruebas *post-hoc* de Wilcoxon no mostraron diferencias significativas.

5.3. Desempeño de herbívoros a climas y altitud

Los resultados del efecto de las variables climáticas sobre ambos herbívoros no fueron significativos para ambos insectos. El promedio de herbívoros de raíz *C. leucophaeus* en el clima templado fue de 1.75 ± 0.50 , mientras que en el clima semicálido fue de 0.94 ± 0.53 . Por otra parte, el promedio de los herbívoros de cápsula *S. wickhami* en el clima templado fue de 1.51 ± 0.50 , mientras que para el clima semicálido 1.19 ± 0.55 (Figura 6). Los hábitats naturales y/o artificiales marcaron diferencia significativa solo para *C. leucophaeus* ($\chi^2=33$; $gl=3$ $P<0.01$), *S. wickhami* ($\chi^2=13$; $gl=3$ $P=0.09$), teniendo en el matorral xerófilo la mayor cantidad de ambos herbívoros especialistas (Figura 7).

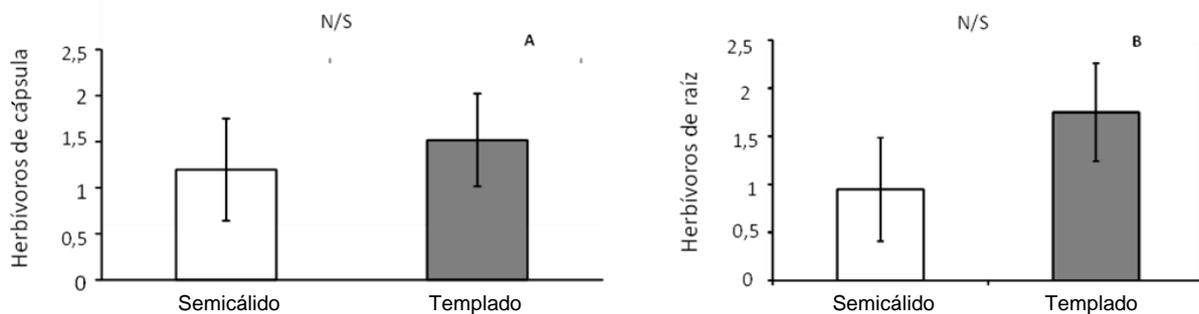


Figura 6.- Número de herbívoros (promedios) en cada clima. A) Herbívoro de raíz *C. leucophaeus* (templado= 1.75 ± 0.50 ; semicálido= 0.94 ± 0.53) B); promedio de herbívoros de cápsula *S. wickhami* (templado= 1.51 ± 0.50 ; semicálido= 1.19 ± 0.55), por clima.

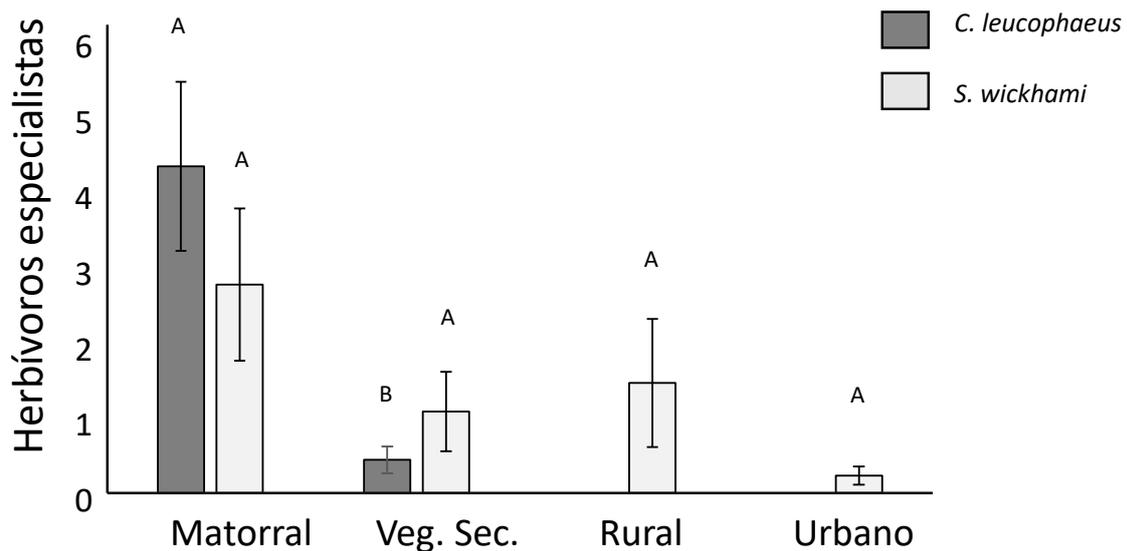


Figura 7.- Herbívoros especialistas en distintos hábitats naturales y no naturales. Para ambos herbívoros. Las pruebas *post-hoc* de Wilcoxon no mostraron diferencias significativas para *S. wickhami*

El gradiente altitudinal marcó una correlación negativa con la presencia de *C. leucophaeus*. A menor altitud mayor cantidad de este especialista de raíz ($r^2=0.12$; $P<0.01$) (Figura 8). La precipitación solo fue significativa para *C. leucophaeus* mostrando una correlación negativa; *S. wickhami* ($r^2=0.01$; $P=0.06$); *C. leucophaeus* ($r^2= 0.17$; $P<0.01$) (Figura 9). La temperatura no tuvo una correlación significativa con las abundancias de ambos insectos especialistas (cápsula *S. wickhami* ($r^2=0.03$; $P=0.9$) herbívoros de raíz *C. leucophaeus* ($r^2=0.05$; $P=0.2$) (Figura 10).

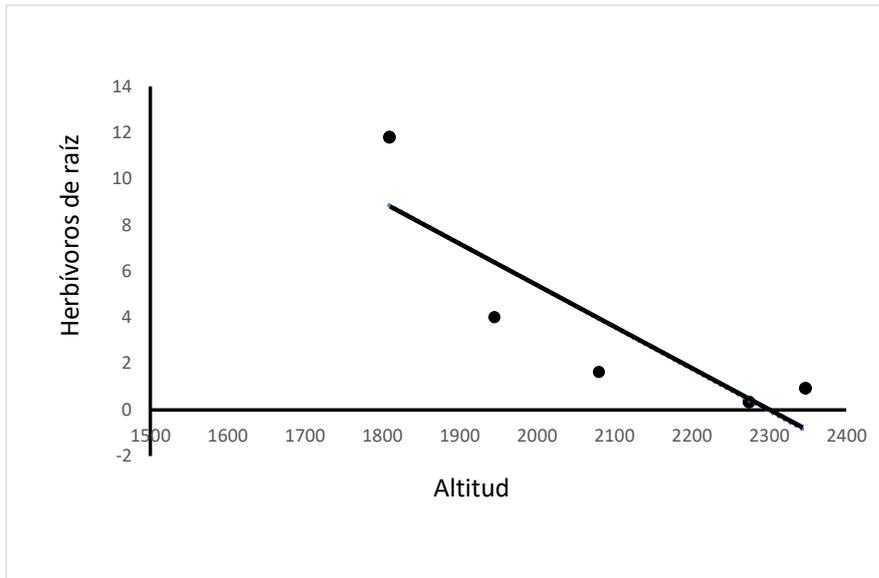


Figura 8.- Herbívoros de raíz y sus abundancias por planta en un gradiente altitudinal.

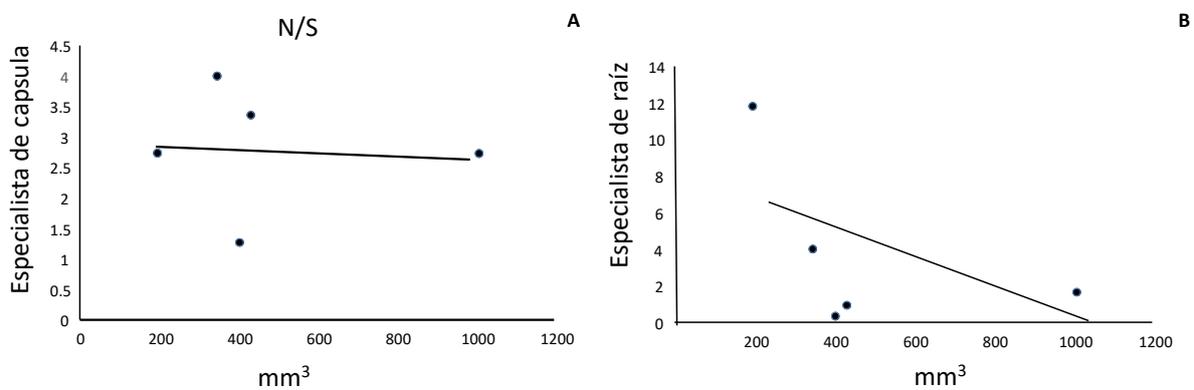


Figura 9. Respuesta de herbívoros ante el promedio de precipitación media anual. A) herbívoros de cápsula *S. wickhami*; B) herbívoros de raíz *C. leucophaeus*.

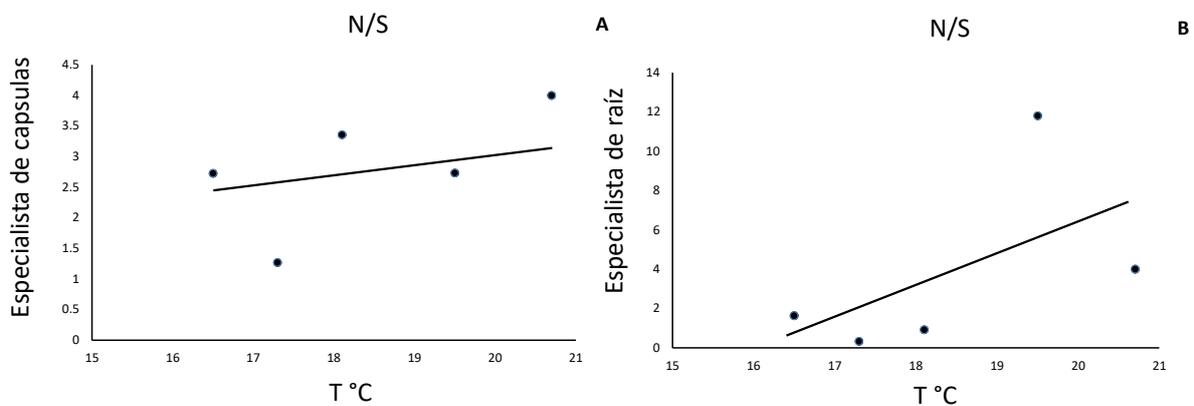


Figura 10. Respuesta de ambos herbívoros ante la temperatura media anual. A) herbívoros de cápsula *S. wickhami*; B) herbívoros de raíz *C. leucophaeus*.

5.4. Desempeño de herbívoros en estructuras vegetales

Los caracteres vegetales (número de hojas, número de ramificaciones, número de flores y número de cápsulas) tuvieron una correlación significativa con la abundancia del herbívoro de raíz *C. leucophaeus* teniendo mayor correlación el número de cápsulas y de ramificaciones: ramificaciones ($r^2=0.42$; $P<0.01$); cápsulas ($r^2=0.42$; $P<0.01$); hojas ($r^2=0.31$; $P<0.01$); flores ($r^2=0.23$; $P<0.01$) (Figura 11).

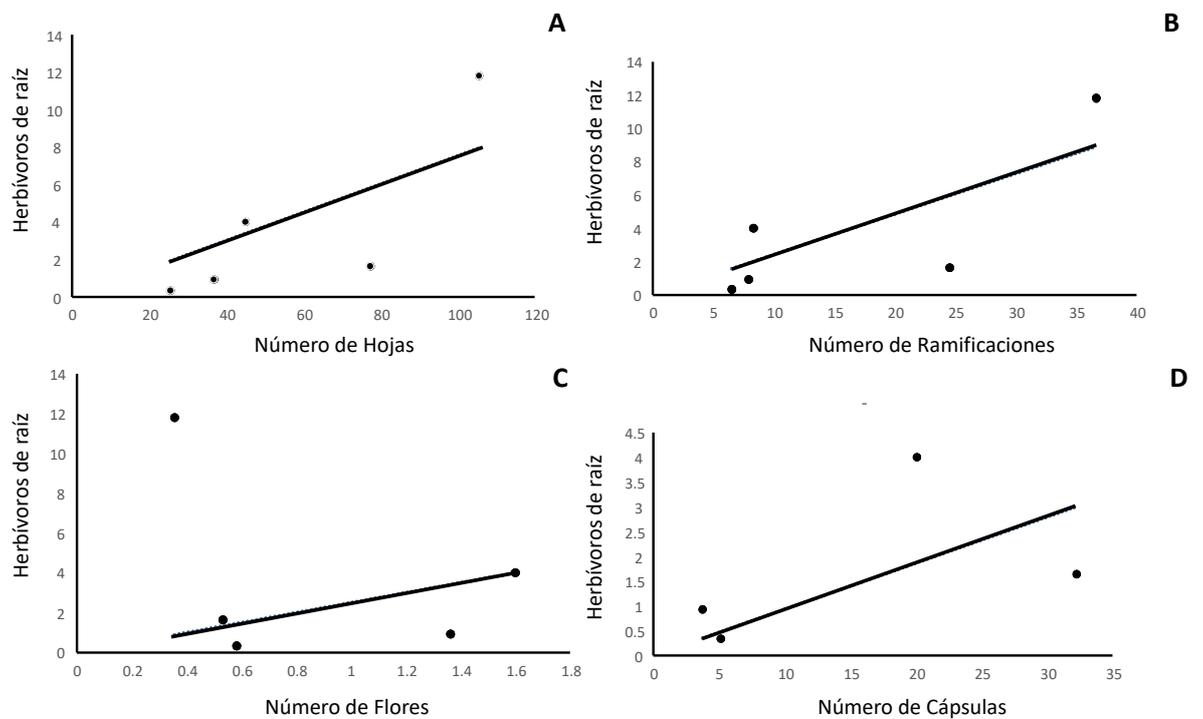


Figura 11. Desempeño de herbívoros de raíz ante distintos caracteres vegetales A) herbívoros de raíz y número de hojas; B) herbívoros de raíz y ramificaciones; C) herbívoros de raíz y flores por planta; D) herbívoros de raíz y número de cápsulas.

Se encontró una correlación significativa entre el especialista de raíz *C. leucophaeus* y la cantidad de biomasa de las raíces y las cápsulas. Teniendo mayor afinidad a la biomasa de las cápsulas ($r^2=0.51$; $P<0.01$), que por la de biomasa de las raíces ($r^2= 0.13$; $P=0.02$) (Figura 12).

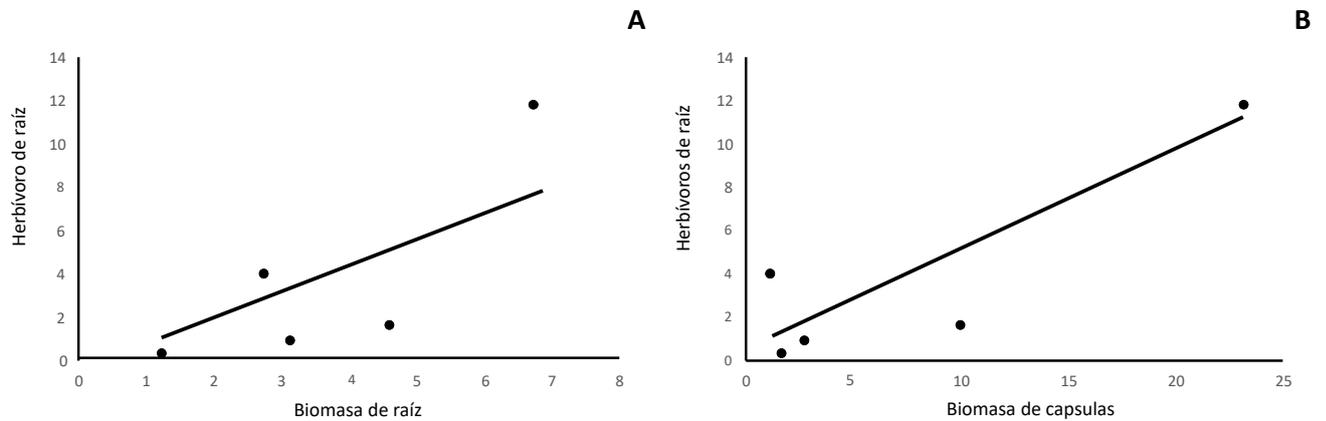


Figura 12.- Biomasa de raíz y cápsulas ante abundancias de herbívoros de raíz. Biomasa de raíz (A) y de cápsulas (B).

Los porcentajes de ambos herbívoros muestran a las localidades en las que se encontró mayor y menor cantidad para ambos insectos especialistas. *C. leucophaeus* (NL-67.3%; SL 1.9%) y *S. wickhami* (HZ-22.6%; SJ-1.23%) (Figura 13).

Para *S. wickhami* hubo seis localidades donde emergieron adultos, mientras que para *C. leucophaeus* solo hubo una (Tabla 3). Los enemigos naturales (parasitoides) de los herbívoros se encontraron en tres localidades: Chignahuapan y Huejotzingo, con parasitoides de herbívoros de cápsulas (Figura 14 A) y Nuevo Laredo con parasitoides de herbívoros de raíz (Figura 14 B).

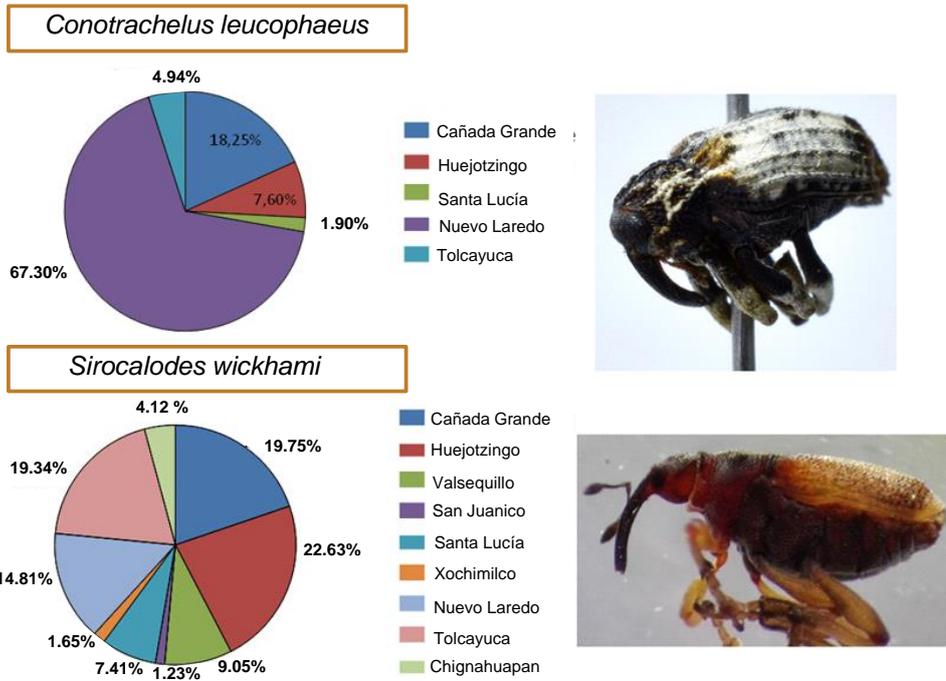


Figura 13. Porcentajes para cada herbívoro especialista por localidad. *C. leucophaeus* especialista de raíz y *S. wickhami* especialista de cápsula.

Tabla 3. Componentes ambientales para cada localidad, cantidad de herbívoros especialistas total, adultos y avispas asociadas, fueron colocadas en las columnas de los insectos especialistas la cantidad de adultos entre paréntesis, media de precipitación anual.

Localidad	N Plantas	Altitud	Precipitación mm ³	<i>S. wickhami</i> (Adultos)	<i>C. leucophaeus</i> (Adultos)	Avispas
Tepozotlán	15 (30)	2237	817	0	0	0
Cañada Grande	12 (12)	1945	347	48 (20)	48	0
Chignahuapan	15 (35)	2264	712	10	0	3 (Pteromalidae)
Huejotzingo	15 (30)	2080	1010	55 (3)	20	80 (Pteromalidae)
Nuevo Laredo	15 (37)	1809	196	36 (8)	177 (8)	9 (<i>Bracon.</i>)
San Juanico	15 (1335)	2249	759	3	0	0
Santa Lucía	15 (17)	2274	405	18 (3)	5	0
Tepoztlán	15 (30)	1722	772	0	0	0
Tolcayuca	14 (48)	2347	432	47 (11)	13	0
Valsequillo	15 (88)	2237	711	22 (4)	0	0
Xochimilco	15 (19)	2228	1029	4	0	0
Yecapixtla	15 (50)	1620	844	0	0	0

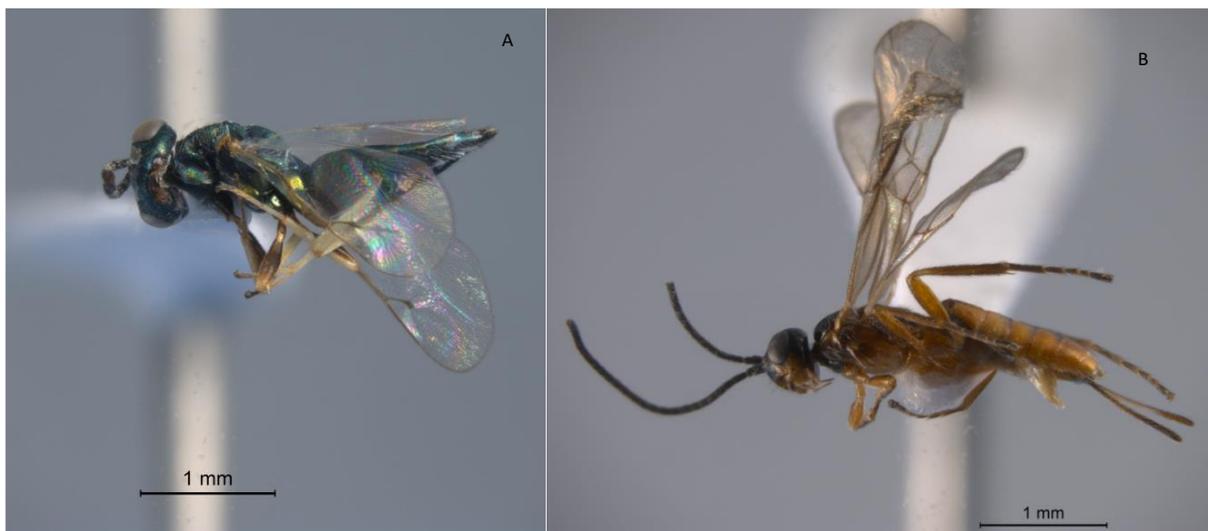


Figura 14.- Avispas parasitoides asociadas a herbívoros que consumen distintas estructuras de la planta *Argemone ochroleuca*. A) Chalcidoidea encontrada en herbívoros de cápsulas de *A. ochroleuca*. (Chalcidoidea: Pteromalidae). B), *B. hidalguenzis*. avispa encontrada en herbívoros de raíces de *A. ochroleuca*.

5.5. Interacción entre especialistas

Se encontró una correlación positiva significativa entre ambos herbívoros presentes en las localidades donde hubo especialistas ($r^2=0.17$; $P<0.01$) (Figura 15). En la localidad donde se encontró el parasitoide de raíz hubo una denso-dependencia para la cantidad de herbívoros de cápsulas y sus parasitoides ($r^2=0.05$; $P<0.01$) (Figura 16). Se presentó un 5% de parasitismo en la localidad Nuevo Laredo (Figura 17).

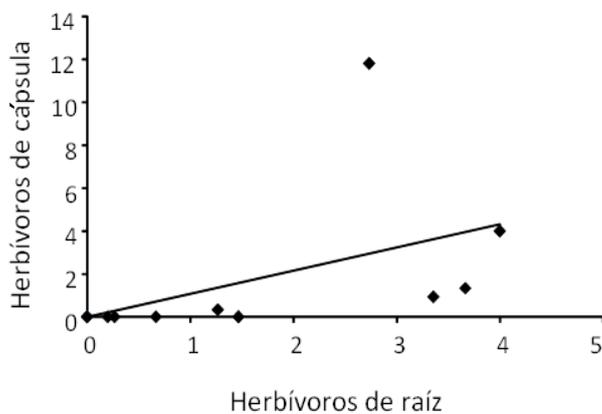


Figura 15. - Relación positiva entre herbívoros de raíz y de cápsula, presentes en todas las localidades.

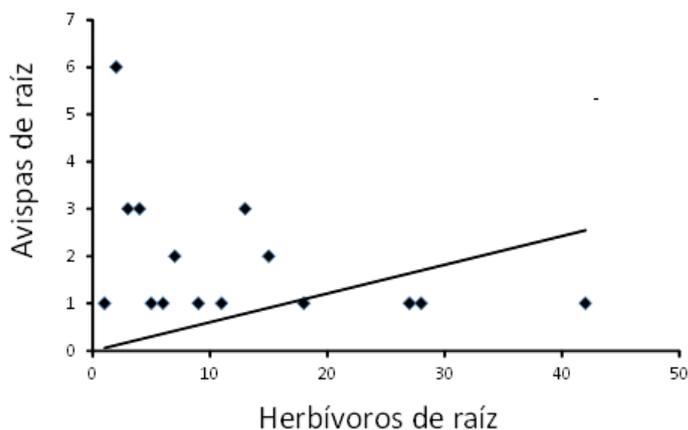


Figura 16.- Relación entre herbívoros de raíz y sus parasitoides (*B. hidalguenzis*.)

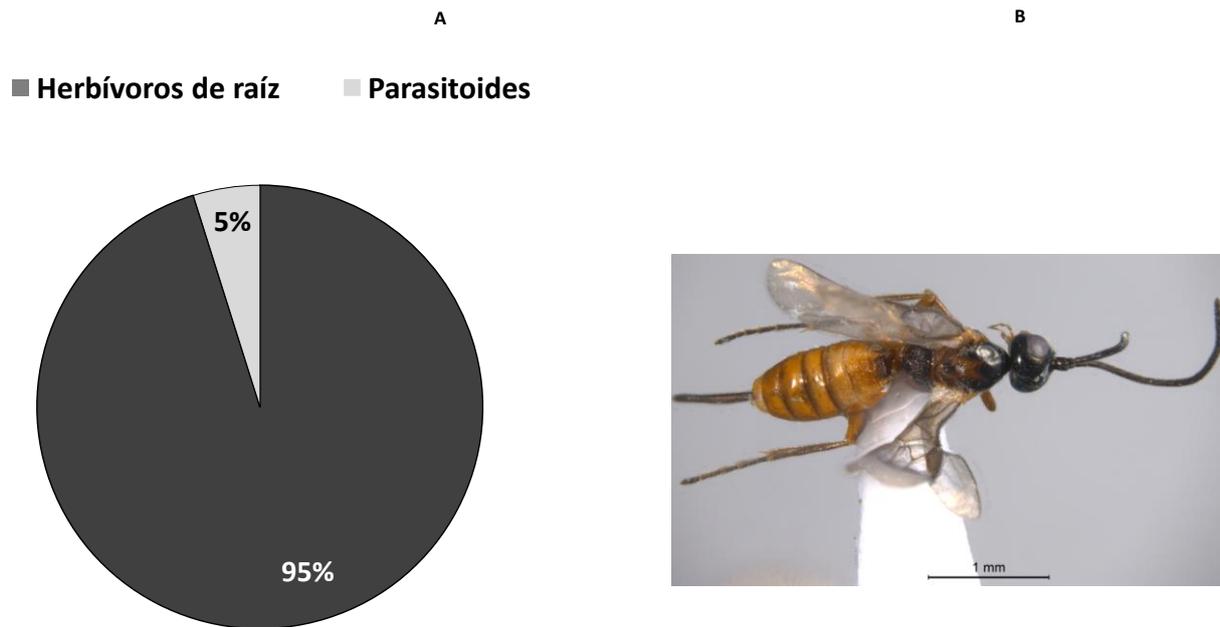


Figura 17.- A) porcentaje de parasitismo de curculiónidos de raíz (*C. leucophaeus*) en la población Nuevo Laredo, Hgo. **B)** parasitoide de herbívoro de raíz *B. hidalguenzis*.

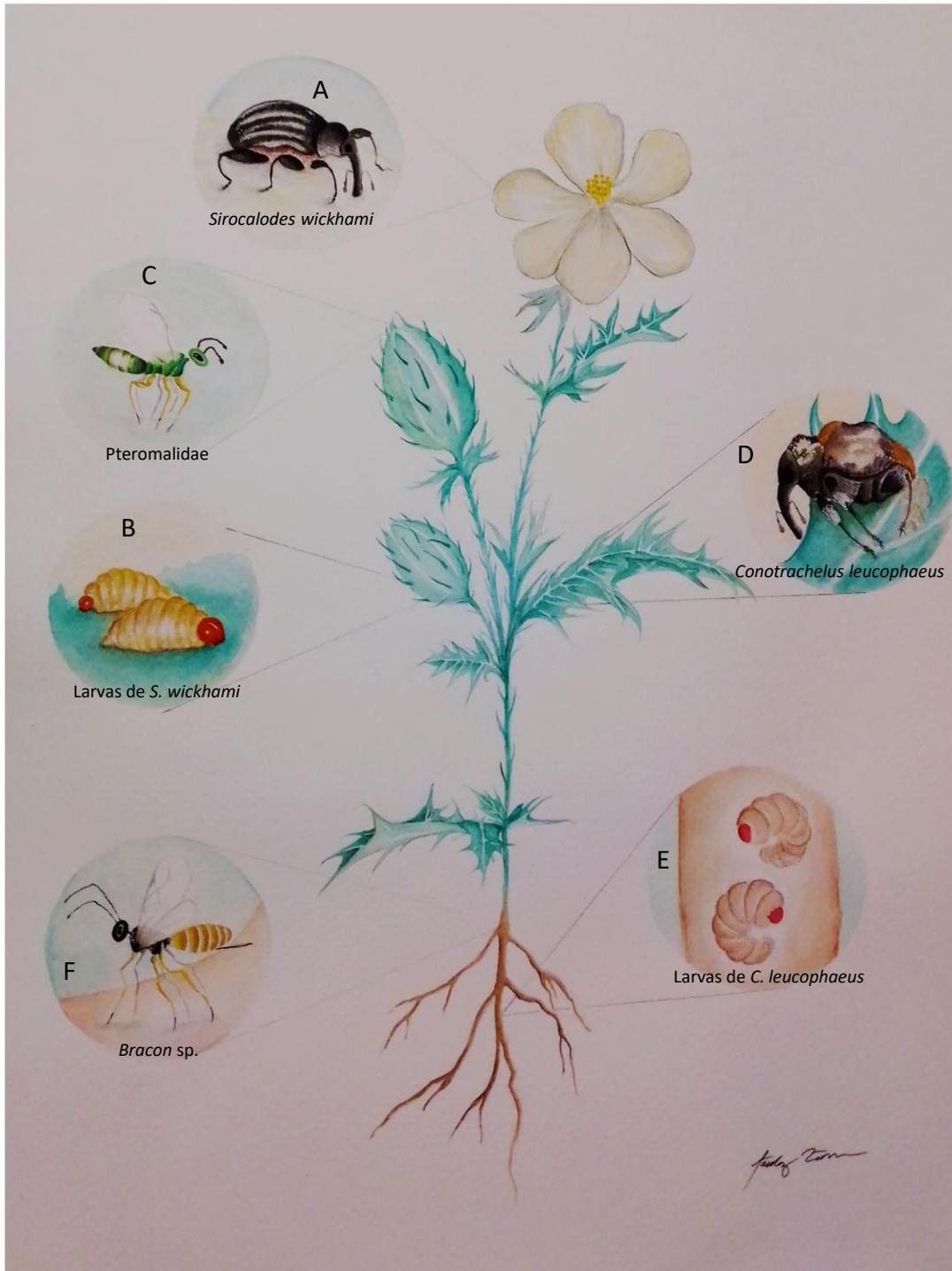


Figura 18.- Interacciones en *A. ochroleuca* a lo largo del centro de México, incluyendo parasitoides de los herbívoros especialistas. A); *S. wickhami* adulto B); Larvas de *S. wickhami* C); parasitoide de larvas de *S. wickhami* D); Adulto de *C. leucophaeus* E); Larvas de *C. leucophaeus* F); parasitoide de larvas de *C. leucophaeus*. Ilustración hecha por Elisa Marín.

VI. Discusión

Este estudio demostró que las presiones ambientales (altitud y precipitación) a las que están sometidos los insectos herbívoros que se encuentran bajo el suelo les afectan de manera diferencial. Además, se observó una densidad-dependencia positiva entre el número y biomasa de la planta hospedera con respecto a las abundancias de herbívoros especialistas. También se observó que más de un insecto especialista puede estar explotando simultáneamente al mismo parche de plantas, sin aparentemente intervenir negativamente. Finalmente, fueron encontrados parasitoides de los herbívoros especialistas de cápsulas y de raíz, y particularmente este último representa una especie no descrita anteriormente.

6.1. Rendimiento de *A. ochroleuca*

La planta anual *A. ochroleuca* mostró diferencias significativas en sus caracteres relacionados a rendimiento entre localidades, los sitios de clima templado tuvieron un mayor rendimiento en atributos vegetativos (número de hojas, número de ramificaciones) y de un atributo reproductivo (cápsulas) en comparación con las de climas semicálidos. En latitudes donde es considerada maleza invasiva por ejemplo Arabia Saudita, se ha reportado para *A. ochroleuca* un aumento de la cantidad de cobertura foliar como un rasgo funcional efectivo, ya que predice la estrategia de la planta, así como la tasa de captura de nutrientes (Westoby, 2002; Van Kleunen, 2010; Assaeed, 2020). *A. ochroleuca* ha tenido que regular sus estrategias de vida presentando fructificación entre junio-julio (Sanaa et al., 2012). Se ha planteado que estas estrategias de cambio de fenología en plantas invasivas son útiles para evitar la competencia por los polinizadores con la flora nativa (Celesti-Grappow et al., 2003). Sumado a lo anterior, cuando *A. ochroleuca* se encuentra en etapas sucesionales tempranas cuenta con sistemas de auto cruza y

entrecruza, es decir que una misma planta puede auto fecundarse o ser fecundada por plantas vecinas gracias al polen que es facilitado por sus polinizadores, entre ellos *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apoidea) (Ríos, 2015).

En cuanto a los hábitats naturales y/o artificiales en los que se encontró a *A. ochroleuca* en este estudio, se observó variación significativa en todos los parámetros vegetativos y reproductivos medidos. Sin embargo, en comparación con estudios en donde *A. ochroleuca* es invasora los datos muestran una menor cantidad de inversión en estructuras reproductivas, tales como las flores. Al comparar los valores mínimos obtenidos en poblaciones de la misma especie en Arabia Saudita, donde las poblaciones con valores mínimos se encontraban en las montañas, con un promedio mínimo de cinco flores por individuo (Assaeed et al., 2020), en comparación con el promedio que se encontró en México donde el máximo fue de dos flores por individuo en los valores más altos. Esto se debe a rasgos que expresan las especies fuera de su área natural de distribución donde las especies exóticas son más fértiles que las nativas (Richardson et al., 2007). Como observación personal, *A. ochroleuca* es poco competitiva con la vegetación circundante, teniendo que ocupar como sustrato los lugares en donde no tiene competidores ya sean vertederos de escombros o cúmulos de grava o arena para construcción (Anexo 1).

6.2 Condiciones abióticas en los insectos especialistas

El tipo de clima no fue significativo para ambos herbívoros, a diferencia de la precipitación, la cual mostró diferencias significativas para la presencia del especialista de raíz *C. leucophaeus*, al igual que lo reportado por Harrington y colaboradores (2001). Estos autores mencionan que en condiciones de sequía aumentan las concentraciones de metabolitos secundarios en el floema. De igual

manera las hojas tienden a engrosar y generar una capa de cera volviéndolas menos apetecibles a insectos plaga. En el caso del especialista de raíz la baja precipitación, resultó ser una condicionante para las máximas abundancias de este insecto, ya que a pesar de que esta bien documentada la correlación entre la emergencia de gorgojos adultos de sus madrigueras subterráneas y el aumento de las lluvias (Alverson et al., 1984; Schraer et al., 1998; Bonal et al., 2015; Bogdziewicz et al., 2020), la sincronización de la actividad larvaria de gorgojos y sus lluvias no sigue ese patrón (Bogdziewicz et al., 2020).

La precipitación anual solo mostró resultados significativos para el herbívoro especialista de raíz *C. leucophaeus*, evidenciando una correlación negativa entre el aumento de precipitación y las abundancias del especialista de raíz: a mayor precipitación, menor es la abundancia de este organismo. Petzoldt y Seaman (2006), encontraron que los ambientes muy húmedos son propicios para el desarrollo de hongos y bacterias que vuelven más intenso el ataque de los insectos herbívoros. Ofuya y Reichmuth, en 2002, midieron el efecto que tiene la humedad, sobre el gorgojo *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae), encontrando que las condiciones de baja humedad afectan negativamente el desarrollo y longevidad. Sin embargo, el género *Conotrachelus*, llega a enterrarse en un rango de distancia que va de los 8.5-12cm para pupar (Delgado-Ochica y Sáenz, 2012; Romero, 2018). Ha sido reportado para el barrenador de raíz en cítricos *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae) el cómo los altos contenidos de humedad resultan ser perjudiciales para sus larvas en el suelo, mientras que, en los suelos con baja humedad la cantidad de larvas que llegan a pupar disminuye (Lapointe y Shapiro 1999).

En el género *Conotrachelus* la mayoría de las especies atacan el tejido aéreo tanto las larvas como los adultos (Delgado-Ochica y Sáenz, 2012; Romero, 2018). Sin embargo, *C. leucophaeus* tiene actividad larvaria subterránea y concordando con los resultados de Lapointe y Shapiro en (1999) en la localidad con menor incidencia de lluvias Nuevo Laredo hubo mayor cantidad de *C. leucophaeus* sin embargo la cantidad de larvas que llegaron a pupar fue mínima.

El gradiente altitudinal mostró diferencias significativas en las abundancias del especialista de raíz *C. leucophaeus*, a menor altitud, mayor la cantidad de esta especie. A diferencia del trabajo de Molau (1989), donde se muestra que la depredación de semillas por parte de larvas de lepidópteros oligófagos fue menor en 900 metros de altitud que en 400 metros de altitud usando como sistema el burnet japonés blanco *Sanguisorba tenuifolia* (Rosaceae). En el presente trabajo, las localidades del centro de México donde coincidieron las ubicaciones de *A. ochroleuca* presentaron altitudes a partir de los 1,800 hasta los 2,400 m.s.n.m. Siendo la altitud de 1,800 m donde se registró mayor intensidad de interacciones en el segundo y el tercer nivel trófico. No obstante, en trabajos donde se ha evaluado la severidad de la infestación de curculiónidos en gradientes altitudinales como es el caso de *Trichobaris championi* en el tomate con cáscara *Physalis* sp. (Solanaceae) presente de 1720- 2240 m y *Heilipus lauri* Presente en *Persea americana* var. *drymifolia* (Lauraceae) observado de 570-2100 m (Coleoptera: Curculionidae), presentes en México, los resultados mostraron que, a mayor altitud, mayor porcentaje de infestación (Huerta-Paniagua et al., 2004; Ortega-Licona et al, 2019). Las planta domesticada y las especies cultivadas suelen ser más susceptibles al ataque de insectos herbívoros que sus contrapartes silvestres (Whitehead et al., 2017). Sumado a lo anterior, la falta de una identidad taxonómica precisa en el caso

del tomate, deja un amplio rango de posibles hospederos. En territorio mexicano se estiman 15 spp., comestibles de tomate con cáscara (Santiaguillo y Blas, 2009). Debido a la comparación entre un sistema de estudio silvestre (*A. ochroleuca*) y otros domesticados (*Physalis* spp; *Persea americana* var. *drymifolia*), los datos de los curculiónidos del aguacate y el tomate en contraste con el barrenador de raíz de *A. ochroleuca* pueden mostrar patrones tan opuestos en sus abundancias a lo largo del gradiente altitudinal, sin mencionar que son especies que atacan tejido aéreo.

6.3. Interacciones con la planta

A. ochroleuca no se encontró rodeada por otra especie vegetal en diez de las doce localidades muestreadas. En un estudio, donde se ha puesto a prueba la intensidad de la herbivoría y la disminución de la vegetación que rodea a *Asclepias syriaca* (Apocynaceae) por parte de su especialista *Rhyssomatus lineaticollis*, (Coleoptera: Curculionidae) en un ambiente boscoso, donde *A. syriaca* aumentó en follaje, pero también en la cantidad de ramificaciones muertas y la cantidad de daño de alimentación por parte del adulto especialista y sus oviposiciones. Sin embargo, las ramificaciones que quedaron aumentaron en grosor (Agrawal y van Zandt, 2003).

La abundancia del especialista *C. leucophaeus* mostró una relación positiva y significativa con el número de estructuras vegetales (ramificaciones, hojas, cápsulas y flores). En contraparte, la abundancia del especialista de semillas *S. wickhami* no mostró relación alguna con ninguna estructura de *A. ochroleuca*. Las plantas que crecen vigorosamente suelen representar una fuente de alimento de mayor calidad para los herbívoros (Price, 1991).

S. wickhami tuvo presencia en el resto de los hábitats naturales y/o artificiales con excepción del agrícola de riego. Este amplio rango de distribución en diferentes

hábitats y poblaciones coincide con lo observado en otros sistemas planta-herbívoro. Por ejemplo, Nakládal (2015) encontró una estrecha relación de *Sirocalodes quercicola* (Coleoptera: Curculionidae) con su planta huésped, *Fumaria officinalis* (Papaveraceae) en Moravia, República Checa. La planta huésped es una maleza de amplia distribución, siendo registrada la presencia del herbívoro especialista *S. quercicola* en todos los ambientes donde tuvo presencia la planta, abarcando condiciones de alta y baja humedad (Dickmann, 1972; Benedikt, 2010).

El estudio anterior es compatible con los resultados encontrados en este trabajo donde se aborda la infestación por parte del género *Sirocalodes* hacia Papaveraceae. *Sirocalodes wickhami* puede ser el herbívoro más especializado para consumir a *Argemone ochroleuca*, en comparación con el especialista de raíces *C. leucophaeus*. Este último actúa más como un oportunista, aprovechando las localidades ya establecidas de *S. wickhami*-*A. ochroleuca*, atacando a la planta cuando ya se encuentra vulnerable por el daño de *S. wickhami*. Sin embargo, no fue posible obtener información de los tiempos de desarrollo en los especialistas, ya que se encontraban en estadios larvales intermedios cuando las plantas fueron colectadas. Lo cual pudo haber aportado valiosa información a cerca del orden de llegada hacia la planta hospedera.

Para integrantes del género *Sirocalodes* no existen información del ciclo de vida, mientras que para especímenes del género *Conotrachelus* todos los registros del periodo de vida existentes, se centran en especies que atacan frutos y no raíces, sin embargo, todos pupan en tierra, *C. perseae*; *C. dimidiatus*; *C. aguacate*; *C. eugeniae*; *C. psidii*; *C. dubiae* (Pérez-Alanncone, 2008; Delgado-Ochica y Sáenz 2012; Becerril-Garduño, 2017; Romero, 2018). En estudios donde se ha registrado el ataque subterráneo a papaveráceas por parte de *Ethelcus denticulatus*

(Coleoptera: Curculionidae) en raíces de *Papaver somniferum* (Rhoedales; Papaveraceae) la variable más importante para la infestación fue el incremento gradual de la temperatura, atribuyendo la aparición de adultos, a un desplazamiento de sus lugares de hibernación por la desecación del suelo (Islomoglu, 2017). En el presente trabajo la temperatura no presentó un efecto significativo, pero a diferencia del estudio de Islomoglu, (2017) los especialistas de raíz estaban en desarrollo y no como adultos hibernando, sin embargo *C. leucophaeus* evitó lugares con alta precipitación.

6.4 Interacciones entre especialistas

Se encontró una correlación positiva entre las abundancias de ambos insectos especialistas presentes en las mismas plantas. Metaanálisis como el de Johnson y colaboradores (2012), sugieren que cuando se trata de herbívoros aéreos, el primero en explotar a la planta puede tener efectos negativos sobre el desempeño de herbívoros subterráneos. Por la alta ocurrencia en climas y hábitats tanto naturales como artificiales en las poblaciones es muy probable que el primero en llegar sea *S. wickhami*. Kaplan y colaboradores en (2008) encontraron que cuando las plantas albergan simultáneamente consumidores por encima y debajo del suelo puede ocurrir facilitación o competencia, como en el caso de *Nicotiana tabacum* (Solanaceae), donde demostraron que el daño causado por los nemátodos herbívoros de raíz interfiere con la dinámica de translocación hacia la superficie, lo que se expresó con un efecto positivo sobre insectos fitófagos de la superficie, *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae) masticador de hojas y tallos jóvenes.

La mayor cantidad de individuos adultos de *S. wickhami* presentes en las mismas poblaciones que *C. leucophaeus* y la alta mortalidad larval de *C. leucophaeus* podría sugerir una interacción negativa entre los dos tipos de

herbívoros, ya que la tendencia en gremios masticadores es la competencia (Karssemeijer et al., 2019). Sin embargo, en este caso la condicionante para la infestación de *C. leucophaeus* es la presencia de *S. wickhami*, el depredador de semillas. Las semillas representan un recurso que puede ser viable por hasta siete meses posterior a la muerte de *A. ochroleuca* (CABI, 2020). La herbivoría de semillas silvestres como en el caso de lo observado por Miranda-Pérez et al., 2016, indican una presión selectiva en cuanto a las concentraciones de alcaloides en toda la planta. Esto incluso antes de ser consumidas las semillas, ya que *Trichobaris soror* (Coleoptera: Curculionidae), un granívoro especialista de semillas inmaduras de *Datura stramonium* (Solanaceae) al igual que *S. wickhami*, se alimenta de los tejidos tanto florales como laminares y al momento de ovipositar suelen crear un gran daño en el fruto (Bello-Bedoy y Núñez-Farfán, 2010). En el presente trabajo la población con mayores abundancias de especialistas (Nuevo Laredo) también fue la que presentó una menor precipitación. En Reino Unido, Staley y colaboradores en (2007) evaluaron mediante experimentos en *Cinopodium vulgareae* (Lamiaceae), la interacción entre un minador de hojas *Stephensia brunnichella* (Lepidoptera: Elachistidae) y las larvas de un masticador de raíz, *Agriotes* sp. (Coleoptera: Elateridae), con diferentes niveles de desecación en el sustrato. Resultando en una nula interacción entre los herbívoros en el caso de sequía severa. Sin embargo, en este experimento las plantas no estaban en una etapa reproductiva, a diferencia de *A. ochroleuca* en campo, aun así, se sugiere que no hay interacción negativa entre el especialista de raíz y el de cápsula.

En las plantas en etapa reproductiva el gasto en la defensa (constitutiva) no es una solución viable en términos de aptitud (Heil y Baldwin, 2002), razón por la cual, la relación entre estructuras reproductoras y abundancia de *C. leucophaeus* es

positiva y significativa. Para el especialista en semillas *S. wickhami* sólo fue significativo el número de ramificaciones. Se ha detectado que el aumento en el número de ramificaciones y una floración temprana es una respuesta sobrecompensatoria de tolerancia en plantas dañadas por herbívoros (Juenger y Bergelson, 2000), mientras que las respuestas de sobrecompensación en la naturaleza han sido reportadas en frecuencias muy altas al daño por herbívoros a lo largo de extendidas generaciones (Gronemeyer, 1997). En el presente estudio, teniendo como modelo una hierba anual, y especialistas presumiblemente univoltinos (una generación por año), asegura que el daño sobre la planta sea causado únicamente por los mismos adultos, resultando en que ambos insectos especialistas adultos convergen en sus dietas flores, hojas, cápsulas (van der Westhuizen y Mpedi, 2011).

Se sugiere una facilitación por parte del granívoro para que el barrenador de raíz colonice la planta. Se ha reportado que los insectosmasticadores a menudo tienen un impacto negativo en los insectos que se alimentan de raíces (Hunt-Joshi y Blossey, 2005; Erb et al., 2012). Estos impactos han sido detectados como modificaciones en los metabolitos secundarios, como lo son taninos y glucosinolatos (Soler et al., 2013; Huang et al., 2014), Esto ha sido demostrado con estudios donde el consumo de estructuras aéreas induce respuestas de defensa en las raíces (Johnson et al., 2016), o el aumento de biomasa (Mc Nickle y Evans, 2018).

La familia Papaveraceae se caracteriza por presentar cierto grupo de metabolitos secundarios nitrogenados, los cuales son alcaloides bencilisoquinolínicos (ABI'S) (de la Cruz et al., 2012), estos además de reserva de nitrógeno desempeñan un papel como barrera contra microorganismos e insectos herbívoros. Algunos de los principales derivados son la sanguinarina y berberina, los

cuales según Facchini y De Luca, (1995), presentan una dinámica de compartimentación, esto quiere decir distintas estructuras de síntesis y almacenamiento. La sanguinarina se acumula y sintetiza en raíz, mientras que la berberina es sintetizada y almacenada en todos los órganos (Facchini y De Luca, 1995). En este trabajo solo se observaron abundancias de herbívoros y su afinidad con caracteres ambientales y vegetales, se sugiere un análisis en el que se tomen en cuenta a estos metabolitos secundarios, y el cómo las fluctuaciones de estos varían según la infestación de herbívoros. Por lo tanto, se recomienda un análisis de alcaloides en estructuras aéreas y subterráneas.

6.5 Enemigos naturales

El parasitoide del especialista de raíz *B. hidalguenzis*. tuvo presencia solo en una localidad (Nuevo Laredo: Hgo.), infestando el 5% del total de los insectos presentes en la localidad, mientras que el Pteromalidae parasitoide de *S. wickhami* fue encontrado en dos localidades Chignahuapan (80) y Huejotzingo (3). Debido a la presencia de terceros niveles tróficos relacionados con especialistas, que a su vez se relacionan con la densodependencia de los especialistas, en estas localidades Nuevo Laredo y Chignahuapan las interacciones son más fuertes, sin embargo, se sugiere que la población de NL es candidata a ser un *hot spot* ya que la prevalencia de la vegetación natural (matorral xerófilo) y la cantidad de precipitación anual, han creado las condiciones ideales para el desarrollo y pululación del herbívoro de raíz (Thompson, 2005).

Se ha observado que los parasitoides tienen un rango de distribución limitado de docenas de metros o hasta kilómetros, las diferencias poblacionales pueden ser explicadas por factores geográficos que involucran la distancia y las barreras geográficas como lo reportan algunos autores (Altoff, 2008; Seyahooei et al., 2011;

Villanueva-Hernández, 2022). En el caso de algunos parasitoides solitarios, como lo reportan Elzinga y colaboradores en (2007) descubrieron que *Eribalus tristis* (Hymenoptera: Braconidae), parasitoide de *Hadena bicruris* (Lepidoptera: Noctuidae), presenta un patrón de distribución muy limitado en comparación los otros dos braconidos gregarios con los que se les comparó.

El parasitoide asociado a *C. leucophaeus* *Bracon hidalguenzis* **sp. nov.** (Solís de la Rosa et; Zaldívar-Riverón) (Braconino) es de hábito solitario. La mayoría de las hembras de Braconinos se dispersa de su parche de plantas en cuanto nacen, para evitar problemas de endogamia. Además de que las especies en climas templados tienen un mayor rango de distribución que las especies de climas tropicales (García Robledo et al., 2016), Desafortunadamente esta fue la única localidad donde se encontró *B. hidalguenzis.*, teniendo el sitio de colecta más cercano (Cañada Grande, Hgo.) en la que se encontró registro del hospedero a 50 km de distancia, lo cual deja un amplio rango de distancia sin ser verificada y donde podrían mantenerse más poblaciones de *B. hidalguenzis.*

La morfología de *B. hidalguenzis* lo excluye del resto Braconidos que se han reportado con hábitos fásoriales, los cuales cuentan con un engrosamiento tanto de coxas como de los fémures y tienen los tarsos cortos además de que el ovipositor apenas se proyecta más allá del metasoma como en el caso de *Betillobracon* (Hymenoptera: Braconidae: Betylobraconinae), algunos *Aleiodes* y *Bulborogas* (Hymenoptera: Braconidae: Rogadinae) (Butcher et al., 2012; Quicke, 2015). Sin embargo, existen especies del genero *Bracon* que parasitan a larvas de gorgojos de *Cylas formicarius* (Coleoptera: Brentidae) asociados a raíces de cultivos de camote *Ipomoea batatas* (Convolvulaceae) en Japón. Estos parasitoides son *B. yasudai* y *B. cylasoborus* (Maeto y Uesato, 2007), los cuales al igual que *B. hidalguenzis*

asociado a *A. ochroleuca*, no cuentan con modificaciones fosoriales. Asimismo, tampoco se tiene registro del proceso de parasitación en camotes bajo tierra, sin embargo, en el caso de los dos sistemas es muy probable que la oviposición parasitoide-herbívoro se lleve a cabo en las coronas de las raíces, siguiendo tanto las galerías larvales como el espacio generado por grietas en el suelo, producto de la desecación del sustrato (Anexo 2), como fue reportado en Cuba por Cisneros. (2010), para la entrada de adultos de *C. formicarius* a los tubérculos de *I. batatas*. De esta manera, es posible que al igual que ingresan los gorgojos adultos también lo hagan sus parasitoides.

Perturbaciones antropogénicas son causantes de la reducción de parches vegetales en malezas, como lo reporta Villanueva-Hernández en 2022, donde evaluó el parasitismo de *Emersonella lemae* (Hymenoptera: Eulophidae), un parasitoide de *Lema trilineata* (Coleoptera: Chrysomelidae), especialista de *Datura stramonium* (Solanaceae), planta anual y considerada al igual que *A. ochroleuca*, como una maleza de ambientes perturbados, ya sean caminos, veredas y lotes baldíos, mismas áreas que son sujetas a campañas de deshierbe (Gobierno del Estado de Hidalgo, 2022). *A. ochroleuca* además de estar presente en los ambientes antes mencionados, llega a encontrarse en agrosistemas mexicanos, donde el deshierbe es habitual, ya sea manual o mediante medios químicos (Pérez et al., 2010; Reyes et al., 2015), reduciendo la cantidad de parches de esta hierba.

VII. Conclusiones

La planta *A. ochroleuca* muestra preferencia por lugares templados, esto expresado en el aumento de la cantidad de estructuras y biomasa.

El especialista de raíz *C. leucophaeus* mostró preferencias por atributos vegetales (número de ramificaciones, número de hojas, número de flores, número

de cápsulas), mientras que el especialista de cápsulas *S. wickhami* dominó en mayor cantidad de hábitats tanto naturales como artificiales. Por el daño causado a estructuras reproductivas y la presencia en la mayoría de los ambientes, naturales y/o artificiales. Convierte a *S. wickhami* es el especialista mas dañino para *A. ochroleuca*.

Pese a la alta mortalidad de *C. leucophaeus* y la mayor cantidad de adultos emergentes de *S. wickhami* en localidades donde coincidieron, se sugiere que existe una facilitación por parte del especialista de semillas *S. wickhami* hacia el especialista de raíz *C. leucophaeus*. Para asegurar tal interacción hacen falta más estudios donde se muestre un análisis químico de ambas estructuras en cuales se desarrollan los especialistas simultáneamente, teniendo como objetivo a los ABI'S sanguinarina y berberina (compuestos nitrogenados presentes en la familia Papaveraceae) analizando cómo fluctúan estos compuestos y la posible facilitación de estos especialistas. Así mismo un experimento controlado, donde se tenga al especialista de raíz desarrollándose en la planta viva.

El consumo por parte de los especialistas y la alta competencia con la vegetación y las campañas de deshierbe en el centro de origen de *A. ochroleuca* (México) mantienen a las poblaciones de esta planta bajo control.

Se integran al sistema *Argemone ochroleuca* dos avispas asociadas a distintas estructuras cápsulas y raíces. *B. hidalguenzis*. Especie recién descrita como parasitoide de *C. leucophaeus*, además un Pteromalidae parasitoide de *S. wickhami*.

VIII. Referencias

- Abela-Hofbauerová, I y Münzbergová, Z. (2011). Increased performance of *Cirsium arvense* from the invasive range. For a-Morphology, Distribution, *Functional Ecology of Plants*, 206 (12): 1012-1019.
- Abrahamson, W y Weis, A. (1997). *Evolutionary Ecology Across Three Trophic Levels: Goldenronds, Gallmakers, and natural enemies*. Princeton, N.J. Princeton Univ. Press, 285-291 pp.
- Agrawal, A. A. (2005). Natural selection on common milkweed (*Asclepias syriaca*) by a community of specialized insect herbivores. *Evolutionary Ecology Research*, 7: 651-667.
- Agrawal, A. A y van Zandt, P.A. (2003). Ecological play in the coevolutionary theater: genetic and environmental determinants of attack by a specialist weevil on milkweed. *Journal of Ecology*, 91:1049-59.
- Ali, G y Agrawal, A (2012). Specialist versus generalist insect's herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science*, 17(5): 203-302.
- Althoff, D.M. (2008). A test of host- associated differentiation across the "parasite continuum" in the tritrophic interactions among yuccas, bogus yucca moths, and parasitoids. *Molecular Ecology*, 17: 3917-3927.
- Alverson, D.R., Harris, M.K., Blanchard, C.E y Hanlin, W. G. (1984). Mechanical impence of adult Pecan Weevil (Coleoptera: Curculionidae) emergence related to soil moisture and penetration resistance. *Environmental Entomology*, 13, 588-592.

- Assaeed, A. M., Al-Rowaily, S.L., el-Bana, M.I., Hegazy, A. K., Dar, B. A y Adb-ElGaward, A. M. (2020). Function Traits of the Invasive Herb *Argemone ochroleuca* Sweet in Different Arid habitats. *Plants*, 9(10): 1268.
- Atsatt, P. R y O'Dowd, D. J. (1976). Plant Defense Guilds. *Science*, 193(4247): 24-29.
- Bakker, E. S., Ritchie, M. E., Olf, H., Milchunans, D. G y Knops, J. M. H. (2006). Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*, 9: 780-788.
- Becerra, J.X. (1997). Insects of plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science*, 276: 253-256.
- Becerril-Garduño, F. (2017). *Evaluación de daño causado por el barrenador pequeño del aguacate fruto del aguacate (Conotrachelus perseae Barber) en Maracuya de Morelos, Coatepec Harinas, Estado de México*. Tesis. Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad Autónoma del Estado de México. México, Estado de México. 54 pp. <http://hdl.handle.net/20.500.11799/67837>.
- Bello-Bedoy, R y Núñez-Farfán, J. (2010). The effect of inbreeding on defense against multiple enemies in *Datura stramonium*. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(3): 518-530. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02185.x>.
- Bernays, E y Chapman, R. (1994). *Host Plant Selection by Phytophagous Insects*. New York, NY: Chapman y Hall. 305 pp.
- Bezemer, T.M y van Dam, N.M. (2005). Linking aboveground and belowground interactions via induced plant defense. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 617-624.
- Bogdziewicz, M., Canelo, T y Bonal, R. (2020). Rainfall and host reproduction regulate population dynamics of a specialist seed predator. *Ecological Entomology*, 45(1), 26-35.

- Benedikt, S., Borovec, R., Fremuth, J., Kratký, J., Schön, K., Skuhrovec, J y Trýzna, M. (2010). Komentovaný seznam nosatcovitých bruků (Coleoptera: Curculionidae; Centorhynchinae) (Annotated checklist of weevils). *Klapalekiana*, 46, 1-366.
- Bonal, R., Hernández, M., Espelta, J. M., Muñoz, A y Aparicio, J. M. (2015). Unexpected consequences of a drier world: evidence that delay in late summer rains biases the population sex ratio of an insect. *Royal Society Open Science*, 2, 150198.
- Butcher, B. A., Smith, M. A., Sharkey, M. J y Quicke, D. L. J. (2012). A turbo-taxonomic study of Thai *Aleiodes* (*Aleiodes*) and *Aleiodes* (*Arcaleiodes*) (Hymenoptera: Braconidae: Rogadinae) based largely on COI barcode specimen, with rapid description of 179 new species. *Zootaxa*, 3457, 1-232.
- CABI. (2018). *Argemone ochroleuca*. (Mexican picklepoppy). Wallingford. UK CABI. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/112405>.
- CABI. (2020). *Cylas formicarius* (sweet potato weevil). CABI compendium <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/10.1079/cabicompedium.17408>.
- Camarena-Gutiérrez, G y de la Torre-Almaraz, R. (2007). Resistencia sistémica adquirida en plantas: estado actual. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 157-162.
- Celesti-Gradow, L., Pyšek, P, Jarošík, V y Blasi, C. (2006). Determinants of native and alien species richness in the urban flora of Rome. *Drivers Distribution*, 12: 490-501.
- Cisneros, H. F. (2010). *Caso 4. Programa-MIP de Camote en Cuba*. INIVIT. Cuba. 88-105 pp.
- CONAGUA. (2018). *Resúmenes mensuales de temperaturas y lluvias*. Gobierno de México. Recuperado de <https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/temperaturas-y-lluvias/resumenes-mensuales-de-temperaturas-y-lluvias>.

- Coley, P.D., Bateman, M.L y Kursar, T. A. (2006). The effects of plant quality on caterpillar growth and defense against natural enemies. *Oikos*, 115, 219-228.
- Craig, T. P., Itami, J y Horner, J. (2007). Geographic variation in the evolution and coevolution of a tritrophic interaction. *Evolution*, 61: 1137-1152.
- Craig, T. P., Livingston-Anderson, A y Itami, J. K. (2020). A small-tiled geographic mosaic of coevolution between *Eurosta solidaginis* and its natural enemies and host plant. *Ecosphere*, 11(7), 1-23.
- da Costa, C., Jones, C. (1971). Cucumber beetle resistance and mite susceptibility controlled by the Bitter gene in *Cucumis sativus* L. *Science*, 3988: 1145-146.
- Damman, H. (1993). *Patterns of herbivore interaction among herbivore species*. Ecological and Evolutionary Constrains of Foraging. Carleton Ottawa Canada, 132-169 pp.
- de la Cruz, C. I., González-Esquinca, A., Riley-Saldaña, C. (2012). Biosíntesis de alcaloides bencilisoquinolínicos. *Universitas Scientiarum*, Volumen 17 (2).
- Delgado-Ochica y., Sáenz, A. A. (2012). Virulence, in production and dispersal of entomopathogenic nematodes to larvae of the guava weevil *Conotrachelus psidii* Marshall (Coleoptera: Curculionidae) in the laboratory. *Universitas Scientiarum*, 17(3), 283-290.
- Denno, R., Mc Clure, S., Ott, R. (1995). Interspecific interactions in phytophagous insects: competition revisited and resurrected. *Annual Review of Entomology* 40: 297-331.
- Dicke, M., Sabelis, M. (1988). How plant gets predatory mites as bodyguards. *Netherlands Journal of Zoology*, 38: 148-165.
- Dieckmann, L. (1972). Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera-Curculionidae: Ceutorhynchinae. *Beiträge zur Entomologie*, 22: 3-128.
- Dussourd, D. E., Denno, R. (1994). Host range of generalist caterpillars: trenching permits feeding on plants with secretory canals. *Ecology*, 75, 69-78.

- Dyer, M., Seasted, T., Turner, C. (1993). Maximization of Aboveground Grassland Production: The role of Defoliation Frequency, Intensity, and History. *Ecological Applications*, 3: 654-665.
- Ehrlich, P., Raven, P. (1964). Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.
- Elzinga, J., van Nouhuys, S., van Leeuwen, D., Biere, A. (2007). Distribution and colonization ability of tree parasitoids and their herbivorous host in a fragmented landscape. *Basic and Applied Ecology*, 8: 75-88.
- Erb, M. (2009). *Modification of plant resistance and metabolism by aerial and subterranean herbivores*. Ph.D. Dissertation. Université of Neuchâtel, Switzerland. 131 pp.
- Erb, M., Meldau S., Howe, G. (2012). Role of phytohormones in insect-specific plant relation. *Trends Plant Science*, 17(5): 250-259.
- Facchini, P. J y De Luca, V. (1995). Phloem-Specific Expression of Tyrosine/Dopa Decarboxylase Genes and the Biosynthesis of Isoquinoline Alkaloids in *Opium Poppy*. *The Plant Cell*, 1811-1821.
- Futuyma, D., Agrawal, A. (2009). Macroevolution and biological diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 106: 8054-8061.
- García-Robledo, C., Kuprewicz, E.K., Staines, C. L., Erwin, T. L y Kress, W. J. (2016). Limited tolerance by insects to high temperatures across tropical elevational gradients and the implications of global warming for extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(3), 680-685.
- Gobierno del Estado de Hidalgo. (2022). *Caminos dignos para Hidalgo*.
<https://www.hidalgo.gob.mx/>

Goulet, H., Huber, J. (1993). *Hymenoptera of the world: an identification guide to families*.
Superfamily Ichneumonoidea.10: 358-459 pp.

Grace, J. B y Tilman, D. (1990). *Perspectives on Plant Competition*. (First Edition).
Academic Press.

Gronemeyer, P., Dilger, B. J., Bouzat, J.L y Paige, K. N. (1997). The effects of herbivory on
paternal fitness in scarlet gilia: better moms also make better pops. *The American
Naturalist*, 150(5), 592-602.

Gruner, D. S., Smith, J. E., Seabloom, E. W., Sandin, S. A., Ngai, J. T., Hillebrand, H.
(2008). Across-system synthesis of consumer and nutrient resource control on
producer biomass. *Ecology Letters*, 11,740-755.

Grunseich, J. M., Thompson, M. N., Hay, A. A., Gorman, Z., Kolomiets, M. V., Eubanks, M.
D., Helms, A. M. (2020). Risky roots and careful herbivores: Sustained herbivory by
a root-feeding herbivore attenuates indirect plant defenses. *Functional Ecology*,
34(9), 1779-1789.

Hägg, J., Zagrobelny, M., Bak, S. (2013). Plant defense against linsect herbivores.
International Journal of Molecular Sciences. 14(5): 10242-10297.

Han, Y., Wang, Y., Bi, J. L., Yang, X. Q., Huang, Y., Zhao, X., Hu, Y., Cai, Q. N. (2009).
Constitutive and induced resistance in aphid-resistant and aphid-susceptible
cultivars of wheat. *J Chemical Ecology*, 35: 176-182.

Harrington, R., Fleming, R. A y Woiwod, I. P. (2001). Climate change impacts on insect
management and conservation in temperate regions: can they be predicted?

Agricultural and Forest Entomology, 3(4), 233-240. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9555.2001.00120.x>

- He, J., Chen, F., Chen, S., Lv, G., Deng, Y., Fang, Z., Guan, Z., He, C. (2011). Chrysanthemum leaf epidermal surface morphology and antioxidant and enzyme activity in response to aphid infestation. *Journal of Plant Physiol.* 168(7), 687-693.
- Heidel-Fischer, H. M., Vogel, H. (2015). Molecular mechanisms of insect adaptation to plant secondary compounds. *Current Opinion in Insect Science*, 8: 8-14 pp.
- Heil, M y Baldwin, I. T. (2002). Fitness costs of induced resistance: emerging experimental support for a slippery concept. *Trends in Plant Science*, 7(2), 61-67.
- Herbiguide. (2015) Australia. <http://www.herbiguide.com.au/informationweeds.aspx>.
- Hernández-Cumplido, J., Glauser, G y Benrey, B. (2016). Cascading effects of early-season herbivory on late-season herbivores and their parasitoids. *Ecology*, 97(5), 1283-1297. <https://doi.org/10.1890/15-1293.1>
- Hilker, M., Fatourus, N. (2015). Plant Responses to insect egg deposition. *The annual Review to Entomology*, 60: 261-263.
- Hill, R. L., Gourlay, A. H y Martin, L. (1991). Seasonal and geographic variation in the predation of gorse seed, *Ulex europaeus* L., by the seed weevil *Apion ulicis* Forst. *New Zealand Journal of Zoology*, 18(1) 37-43. <https://doi.org/10.1080/03014223.1991.10757946>
- Huang, W., Carrillo, J., Ding, J y Siemann, E. (2012). Invader partitions ecological and evolutionary responses to above and belowground herbivory. *Ecology*, 93, 2343-2352.

- Huang, W., Siemann, E., Xiao, L. Yang, X. Ding, J. (2014). Species-specific defense responses facilitate conspecifics and inhibit heterospecific in above-belowground herbivore interactions. *Nature Communications*, 5:1-9.
- Huerta-Paniagua, R., Bautista-Martinez, N., Bravo-Mojica, H., Carrillo-Sánchez, J y Díaz-Gómez, O. (2004). Distribución Altitudinal de *Trichobaris championi* Barber (Coleoptera: Curculionidae) y observaciones de campo sobre su biología. *Agrociencia*, 38(1), 97-106.
- Hunt-Joshi, T.R y Blosey, B. (2005). Interactions of root and leaf herbivores on purple loosestrife (*Lythrum salicaria*). *Oecologia*, 142(4), 554-563.
- Hunter, D., Price, W. (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73(3): 724-732.
- INEGI. (2022). *Geografía y medio ambiente*. extraído de <https://www.inegi.org.mx/temas/climatologia/>
- Islomoglu, M. (2017). Determination of some biological characteristics of poppy root weevils (*Ethelcus denticulatus* (Schrank) (Coleoptera: Curculionidae) for struggle. *Entomology and Applied Science Letters*, 4(2): 24-28.
- Johnson, S. N y Nielsen, U. N. (2012). Foraging in the Dark-Chemically Mediated Host Plant Location by Belowground Insect Herbivores. *Journal of Chemical Ecology*, 38(6), 604-614. <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0106-x>
- Johnson, S. N., Clark, K. E., Hartley, S. E., Jones, T. H., Mc Kenzie, S. W y Koricheva, J. (2012). Aboveground–belowground herbivore interactions: a meta-analysis. *Ecology*, 93(10): 2208-2215.

- Johnson, S., Erb, M., Hartley, S. (2016). Roots under attack: contrasting plant responses to below and above ground insect herbivory. *New Phytologist*, 210: 413-418.
- Jokela, J., Schmid-Hempel, P., Rigby, M. (2000). Pangloss restrained by the Red Queen—steps towards a unified defense theory. *Oikos*, 89(2), 267-274 pp.
- Juenger, T y Bergelson, J. (2000). The evolution of compensation to herbivory *Gilia*, *Ipomopsis aggregata*: herbivore-imposed natural selection and the quantitative genetics and tolerances. *Evolution*, 54(3), 764-777. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00078.x>
- Julien, M., Mc Fadyen, R., Cullen, J. (2012). *Biological control of weeds in Australia*. Collingwood, Australia: CSIRO Publishing. 620-634 pp.
- Kaplan, I., Halitschke, R., Kessler, A., Rehill, B. J., Sardanelli, S y Denno, R. F. (2008). Physiological integration of roots and shoots in plant defense strategies links above- and belowground herbivory. *Ecology Letters*, 11(8), 841-851.
- Karban, R y Baldwin, T. (1997). *Induced responses to herbivory*. University of Chicago. Press, Chicago. 3:104-167 pp.
- Karban, R y Agrawal, A. A. (2002). Herbivore offense. *Annual Revision of Ecology and Systematic*, 33, 641-664.
- Karssemeijer, P., Reichelt, M., Gershenzon, J., van Loon, J., Dicke, M. (2019). Foliar herbivory by caterpillars and aphids differentially affects phytohormonal signaling in roots and plant defense to a root herbivore. *Plant, cell environmental*, (43)3: 775-786
- Katsir, L., Chung, H. S., Koo, A. J y Howe, G. A. (2008). Jasmonate signaling: a conserved mechanism of hormone sensing. *Current Opinion in Plant Biology*, 11(4), 428-435.

- Kessler, A y Baldwin, I. T. (2002). *Manduca quinquemaculata*'s optimization of intra-plant oviposition to predation, food quality, and thermal constraints. *Ecology*, 83(8), 2346-2354.
- Krishnan, A., Ghara, M., Kasinathan, G, K., Pramanik, S., Revadi, R. M., Borgues, R. M. (2015). Plant reproductive traits mediate tritrophic feedback effects within an obligate brood-site pollination mutualism. *Oecologia*, 179:797-809 pp.
- Lapointe, S. L y Shapiro, J. P. (1999). Effect of Soil Moisture on Development of *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: curculionidae). *The Florida Entomologist*, 82(2) 291.
- Lehtilä, K., Strauss, S. (1999). Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology*, 80(1), 116-124.
- Maeto, K y Uesato, T. (2007). A new species of *Bracon* (Hymenoptera: Braconidae) parasitic on alien sweetpotato weevils in the south-west islands of Japan. *Entomological Science*, 10(1), 55-63.
- Masters, G. J., Brown, V. K y Gange, A. C. (1993). Plant mediated interactions between aboveground and belowground insect herbivores. *Oikos*, 66(1): 148-151.
- Mauricio, R., Rausher, M y Burdick, D. (1997). Variation in defense strategies in plants: Are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology*, 78(5),1301–1311.
- Mc Art, S., Halitschke, R., Pekka, J y Thaler, J. (2013). Leaf herbivory increases plant fitness via induced resistance to seed predators. *Ecology*, 94(4), 966-975.
- Mc Nickle, G. G y Evans, W. (2018). Tolerance games: compensatory plant growth in response to enemy attack is an evolutionarily stable strategy. *AoB Plants*, 10(4), 2-12 pp.
- Miranda-Pérez, A., Castillo, G., Hernández-Cumplido, J., Valverde, P. L., Borbolla, M., Cruz, L. L., Tapia-López, R., Fornoni, J., Flores-Ortiz, C. M., Núñez-Farfán, J.

- (2016). The natural selection boosts the chemical resistance of *Datura stramonium*. *PeerJ*, 14(4):1898.
- Mithöfer, A y Boland, W. (2012). Plant Defense Against Herbivores: Chemical Aspects. *Plant Biology*, 63: 431-50.
- Molau, U., Eriksen, B y Knudsen, J. (1989). Seed depredation before dispersal on *Bartsia alpina*. *Oecologia*, 81(2), 181-185.
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Parra-Tabla, V y Mooney, K. (2015). Latitudinal variation in herbivory: influences of climatic drivers, herbivore identity and natural enemies. *Oikos*, 124: 1444-1452.
- Morin, R., Brouillet, L y Levin, A. (2015). *Flora of North America North of México*. St. Louis, Missouri and Cambridge, Massachusetts, USA: Missouri Botanical Garden and Harvard University Herbaria.
- Musser, R. O., Hum-Musser, S. M., Eichenseer, H., Peiffer, M., Ervin, G., Murphy, J. B y Felton, G. W. (2002). Caterpillar saliva beats plant defenses. *Nature*, 416 (6881), 599-600.
- Naranjo-Guevara, N., Peñaflo, M. F., Cabezas-Guerrero, M. F y Bento, M. S. (2017). Nocturnal herbivore-induced plant volatiles attract the generalists predatory earwing *Doru luteipes* Scudder. *The science of Nature*, 104(4), 9-10 pp.
- Nakládal, O. (2015). Confirmation of occurrence of the weevil *Sirocalodes quercicola* (Paykull, 1792). (Coleoptera: Curculionidae Ceutorhynchinae) in Moravia. *Západočeské entomologické listy*, 6: 1-3

- Nielsen, V., Hurtado, P., Janzen, D.H., Tamayo, G y Sittenfeld, A. (2014). Recolecta de artrópodos para prospección de la biodiversidad en el área de conservación. Guantacaste, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 52 (1)
- Núñez Farfán, J., Fornoni, J y P. L Valverde. (2007). La evolución de la resistencia y tolerancia a los herbívoros. *Revisión anual de ecología, evolución y sistemática*, 38: 541-566.
- Ode, P. J. (2006). Plant Chemistry and Natural Enemy Fitness: Effects on Herbivore and Natural Enemy Interactions. *Annual Review of Entomology*, 51(1), 163-185 pp.
- Ofuya, T. I y Reichmuth, C. (2002). Effect of relative humidity on the susceptibility of *Callosobruchus maculatus* (Fabricius) (Coleoptera: Bruchidae) to two modified atmospheres. *Journal of Stored Products Research*, 38(2)139-146.
- Ortega-Licon, A., Equihua-Martínez, A., Castañeda-Vildózola, Á., Estrada-Venegas, E.G y Sánchez Escudero, J. (2019). New contributions to the knowledge of *Heilipus lauri* Barber (Coleoptera, Curculionidae) in México. *Proceeding oh The Entomological Society of Washington*, 121(3), 484.
- Pelser, P.B. (2005). Frequent gain and loss of pyrrolizidine alkaloids in the evolution of *Senecio section Jacobea* (Asteraceae). *Phytochemistry*, 66(11): 1258-1295.
- Pérez A., Sucedo, O., Iglesias J., Wencomo, H., Reyes, F., Oquedo, G., Milián, I. (2010). Caracterización y potencial del grano de sorgo (*Sorghm bicolor* L Moench). *Pastos y Forrajes*, 33 (1).
- Pérez, D y Alannacone, J. (2008). Ciclo biológico, comportamiento y censo del picudo del camu camu, *Conotrachelus dubiae* O´ Brien 1995 (Coleoptera: Curculionidae) en Pucallpa, Perú. *Acta Amazonica*, 38(1): 145-152.

- Petzoldt, C y Seaman, A. (2006). Climate change effects on insects and pathogens. climate change and agriculture: Promoting practical and profitable responses. *CC Insects & Pests*, 3: 6-16 pp.
- Pilson D. (2000). The evolution of plant response to herbivory: simultaneously considering resistance and tolerance in *Brassica rapa*. *Evolutionary Ecology*, 14: 4-6.
- Price, P. W., Bouton, C. E., Gross, P., Mc Pheron, 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*, 11: 41-65.
- Price, P. W. (1991). The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, 62 (2): 244-251.
- Quicke, D. L. J. (2015). *The Braconid and Ichneumonid Parasitoid Wasps: Biology, Systematics, Evolution and Ecology*, Wiley, Garsington Road, Oxford. 681 pp.
- Ramakrishnan, P. S y Gupta, U. (1972). Nutrient Factors Influencing the Distribution of Two Closely Related Species of *Argemone*. *Weed Research*, 12(3): 234-240.
- Rasmann S., Anurag, A y Agrawal. (2008). In defense of the roots: A research agenda for studying plant resistance to belowground herbivory. *Plant Physiology*, 146(3):875-880).
- Rasmann, S., Agrawal, A. A., Cook, S. C., Erwin, A. C. (2009). Cardenolides, induced responses and interactions between above- and belowground herbivores of milkweed (*Asclepias* spp.). *Ecology*, 90(9): 2393-2404.
- Rawson, J. E y Bath, S. J. (1980). Control of Mexican poppy (*Argemone mexicana* from *A ochroleuca*) by manipulation of seeding rate. *Australian Institute of Agriculture and Science*, 290-299 pp.

- Reyes, M. J., Moreno, M. D., Luna, R. R y Camacho, P. M. (2015). Prevención de plagas y practicas culturales en cacahuate (*Arachis hypogea* L) bajo temporal en la comunidad de Huaquechula, Puebla, México. *Revista Iberoamericana de Ciencia*, 2(2),1-7 pp.
- Richards, L. A., Dyer, L. A., Smilanich, A. M y Dodson, C. D. (2010). Synergistic effects of amides from two *Piper* species on generalist and specialist herbivores. *Journal of Chemical Ecology*, 36: 1105-1113.
- Richardson, D. M., Holmes, P. M., Esler, K. J., Galatowitsch, S. M., Stromberg, J. C., Kirkman, S. P., Pyšek, P y Hobbs, R. J. (2007). Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions*, 13(1): 126-139. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00314.x>
- Ríos, C.S. (2015). *Biología reproductiva de Argemone ochroleuca ssp. Ochroleuca Sweet. (Papaveraceae)*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. C.U., Coyoacán, Ciudad de México. 71 pp.
- Robert, C., Erb, M., Duployer, M., Zwanhlen, C., Gwaladys, D y Turlings, T. (2012). Herbivore-induced plant volatiles mediate host selection by a root herbivore. *New Phytologist*, 194:1061-1069.
- Romero, R. C. (2018). *Control Etológico del Gorgojo del Fruto (Conotrachelus dubiae O'Brien). Del CAMU CAMU (Myrciaria dubioa H.B.K. Mc Vaugh), En moena Caño, Belén-Iquitos, Loreto*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Agronomía Escuela de Formación Profesional de Agronomía. Iquitos Peru. 67 pp.
- Rosenthal, G.A y Janzen. (1979). Herbivores: Their interactions with secondary plant metabolites. *Academic Press*, 56-134 pp.
- Rosenthal, G A y Berenbaum, M. (1992). Herbivores: Their interactions with secondary plant metabolites. *Ecological and Evolutionary Processes*, 2: 45-88.

- Sanaa, M., Bazaid, A y Muneera, S. (2012). Vegetation strategies of invasive *Argemone ochroleuca* sweet in different habitats in Taif Governorate, Saudi Arabia'. *African Journal of Agricultural Research*, 7(34): 4771-4181.
<https://doi.org/10.5897/ajar12.1496>
- Santiaguillo, H. J. F y Blas, Y. S. (2009). Aprovechamiento tradicional de las especies de *Physalis* en México. *Revista de Geografía Agrícola*. 43: 81-86 pp.
- Schmitz, J., Hamback, A y Beckerman, P. (2000). Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *The American Naturalist*, 155 (2): 141-153.
- Schraer, S. M., Harris, M., Jackman, J. A y Biggerstaff, M. (1998). Pecan Weevil (Coleoptera: Curculionidae) emergence in a range of soil types. *Environmental Entomology*, 27, 549- 554.
- Seyahooei, M. A., van Alphen, J. J., M y Kraaijeveld, K. (2011). Genetics structure of *Leptopilina boulardi* populations from different climatic zones of Iran. *BMC Ecology*, 11(4),1-9 pp.
- Siemens, D. H., Lischke, H., Maggiulli, N., Schurch, S y Roy, B. A. (2003). Cost of resistance and tolerance under competition: the defense-stress benefit hypothesis. *Evolutionary Ecology*, 17: 247-63.
- Simms, E.L y Rausher, D. (1987). Costs and benefits of plant resistance to herbivory. *The American Naturalist*, 130: 570-811.
- Simms, E.L y Triplett, J. (1994). Costs and benefits of plants responses to disease: resistance and tolerance. *Evolution*, 48(6), 1973-1985.
- Singer, M., Farkas, C., Skorik, C y Mooney, K. (2012). Tri-trophic interactions at a community level: effects of host-plant species quality on bird predation of caterpillars. *The American Naturalist*, 179: 363-374.

- Soler, R., Erb, M y Kaplan, I. (2013). Long distance root-shoot signaling in plant-insect community interactions. *Trends Plants Science*. 18, 149-156.
- Staley, J.T., Mortimer, S.R., S.R., Morecroft, M. D., Brown, V. K y Masters, G. J. (2007). Summer drought alters plant-mediated competition between foliar- and root-feeding insects. *Global Change Biology*, 13, 866-877.
- Stam, J., Kroes, A., Gols, R., van Loon, J., Poelman, E y Dicke, M. (2014). Plant interactions with multiple insect herbivores: From community to genes. *Annual Review of Plant Biology*, 65(1): 689-713.
- Stenberg, J.A y Moula, A. (2017). How should plant resistance to herbivores be measured?. *Frontiers plant Science*, 8.
- Thompson, J. (2005). Coevolution: the geographic mosaic of coevolutionary arms races. *Current Biology*, 15: 992-994.
- Turlings, T y Benrey, B. (1998). Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps. *Ecoscience*, 5: 321-333.
- van Dam, M. Vuister, M. Bergshoeff, C. Devos, H. Van der Meijden, E. (1995). The raison-d'être of pyrrolizidine alkaloids in *Cynoglossum officinale* deterrent effects against generalist herbivores. *Journal of Chemical Ecology*, 21: 507-523.
- van der Meijden, E. (1996). Plant defense, an evolutionary dilemma: contrasting effects of (specialist and generalist) herbivores and natural enemies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 90: 307-310.
- Van Kleunen, M., Weber, E., Fisher, M. (2010). A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*, 13, 235-245.
- van der Westhuizen, L y Mpedi, P. (2011). The initiation of a biological control programme against *Argemone mexicana* L. and *Argemone ochroleuca* Sweet subsp. *ochroleuca* (Papaveraceae) in South Africa. *African Entomology*, 19(2), 223-229.

- Vidal, M. C y Murphy, S. M. (2017). Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 21(1), 138-150.
- Villanueva-Hernández, C. E. (2022). *Ecología evolutiva de la interacción tritrofica Datura stramonium- Lema daturaphila-parasitoides*. Tesis de Maestría en ciencias biológicas. Instituto de Ecología Biología Evolutiva UNAM. C.U., Coyoacán, Ciudad de México. 83 pp.
- War, A.R., Paulraj, M.G., War, M.Y y Ignacimuthu, S. (2012). Herbivore induced resistance in different ground germplasm lines to Asian armyworm, *Spodoptera litura*. (Fab) (Lepidoptera, Noctuidae). *Acta Physiology Plant*, 34: 343-352.
- War, A. R., Paulraj, M. G y Ignacimuthu, S. (2013). Defensive Responses in Groundnut Against Chewing and Sap-Sucking Insects. *Journal of Plant Growth Regulation*, 32, 259-272.
- Weining, C., Stinchcombe, J.R y Schmitt, J. (2003). Evolutionary genetics of resistance and tolerance to natural herbivory in *Arabidopsis thaliana*. *Evolution*, 57:1270-1280.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. a., Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimension of variation between species. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 33, 125-159.
- Wharton, A. R. (1997). *Manual of the new world genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Allen press. 433 pp.
- Whittaker, J. B. (1970). *Cercopid spittle* as a microhabitat. *Oikos*, 21:59-64.
- Whitehead, S. R., Turcotte, M. M y Poveda, K. (2017). Domestication impacts on plant-herbivore interactions: a meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1712).

- Wilkinson, D y Sherratt, T. (2016). Why is the world green? The interactions of top down and bottom-up processes in terrestrial vegetation ecology. *Plant Ecology and Diversity*, 9: 127-140.
- Wu, J y Baldwin, I.T., (2010). New insights into plant responses to attack from insects' herbivores. *Annual Review of Genetics*, 44: 1-24.
- Wurst, S., van Dam, N. M., Monroy, F., Biere, A y van der Putten, W. H. (2008). Intraespecific variation in plant defense alters effects of root herbivores on leaf chemistry and aboveground herbivore damage. *Journal of Chemical Ecology*, 34: 1360-1367.

IX Anexo



Anexo 1. *Argemone ochroleuca* creciendo en vertedero de escombros.



Anexo 2. Grietas de suelo árido.



Anexo 3. *Conotrachelus leucophaeus* en epidermis de la raíz de *A. ochroleuca*.