



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Preferencia de adultos de *Macroductylus mexicanus* y
Macroductylus nigripes (Coleoptera: Melolonthidae) por
volátiles de plantas hospederas de dos áreas poco
perturbadas de Puebla**

Tesis para obtener el título de

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA:
Alexis García Rico

DIRECTOR: Angel Alonso Romero López

Mayo 2023



Agradecimientos

Agradezco primeramente a quienes hicieron posible la elaboración de este documento: al Dr. Angel Alonso Romero López por la guía y atención, además de las facilidades y consideraciones que me brindó, además de mantenerse abierto al dialogo y discusión de mis ideas e intereses.

Gracias a las fuentes de información gratuita que luchan por la libre difusión de la ciencia, pues gracias a ellas es que esta y muchas tesis se han escrito.

Agradezco al personal del Jardín Botánico Universitario, BUAP y al del Jardín Etnobotánico Francisco Peláez por permitirme realizar las investigaciones en sus instalaciones y facilitarme la información requerida, que sepan que hacen un excelente trabajo y servicio a la comunidad científica.

A los compañeros, amigos y colegas de la facultad que me brindaron su apoyo en pequeños gestos o grandes favores, con la mención especial a Estefanía Maya Cruz, Verónica, Reyna, Rolando, Víctor “Jules”, Aitza, Erick, “el perrito del mal” y “el deslactosaurio”. Sin ustedes la estancia en la licenciatura no habría sido tan interesante y memorable. También agradezco a todos los profesores que me dieron clase y sobre todo avivaron mi gusto por dedicarme en esta hermosa rama de la ciencia.

También quiero agradecer a aquellos que me apoyaron por fuera de la institución, entre ellos mis amigos Marcos y Daniel por el apoyo en revisiones y Yatzibi Nichte por su apoyo en las situaciones difíciles tanto cerca como a la distancia.

Gracias a mi madre, Rosalinda, porque pese a todo me has dado todas las herramientas para defenderme en esta vida, desde la vida hasta una educación universitaria, y espero vivas muchos años para que puedas disfrutar de mis éxitos, que también son tuyos.

Gracias a mi abuela Rosario por preocuparse tanto por mí y apoyarme desde mi nacimiento hasta su partida. Aunque ya no pueda verte espero me sigas cuidando desde donde quiera que estés, este trabajo es para ti, te quiero mucho.

Índice

Resumen	6
1. Introducción	7
2. Marco teórico	
2.1. Interacción planta-insecto.....	8
2.2. Actividad biológica y preferencia de insectos por plantas hospederas.....	9
2.3. Interacción entre coleópteros Melolonthidae y sus plantas hospederas mediadas por volátiles químicos	11
2.4. Plantas hospederas de coleópteros Melolonthidae distribuidas en diferentes tipos de vegetación en México	12
2.5. Modelos vegetales como hospederos potenciales de adultos de <i>Macroductylus</i> que se consideran en el presente estudio	
Defensa química y producción de volátiles en el género <i>Quercus</i>	13
<i>Quercus grahamii</i> (Benth.) (Fagaceae)	14
<i>Quercus glaucoides</i> (Martens y Galeotti.) (Fagaceae)	15
<i>Schinus molle</i> (L.) (Anacardiaceae)	16
<i>Foeniculum vulgare</i> (Mill.) (Apiaceae)	17
2.6 Los jardines botánicos como sitios de estudio poco perturbados para el estudio de plantas nativas e introducidas	19
2.7. Integrantes de <i>Macroductylus</i> Dejean como modelo de estudio en interacciones químico-ecológicas insecto-planta	20
2.7.1. Especies de <i>Macroductylus</i> estudiadas	
<i>Macroductylus mexicanus</i> Burmeister	21
<i>Macroductylus nigripes</i> Bates	22

2.7.2. Otras especies de <i>Macroductylus</i> consideradas como referencia	
<i>Macroductylus subspinosus</i> F.....	23
<i>Macroductylus ocreatus</i> Bates.....	23
3. Antecedentes directos	23
4. Justificación	26
5. Pregunta de investigación	27
6. Hipótesis	27
7. Objetivos	27
8. Material y métodos	
8.1. Sitios de estudio	28
8.2. Observaciones en campo.....	29
8.3. Bioensayos de preferencia hacia volátiles de plantas en laboratorio	30
9. Resultados	
9.1. Observaciones en campo.....	32
9.2. Bioensayos de laboratorio	35
10. Discusión	41
11. Conclusiones	54
12. Literatura citada	55
Anexo	67

Índice de figuras

Figura 1. Hojas de <i>Q. grahamii</i>	14
Figura 2. Hojas de <i>Q. glaucooides</i>	15
Figura 3. Árbol de <i>S. molle</i> presente en el JEFP.....	17
Figura 4. Planta adulta de <i>F. vulgare</i>	18
Figura 5. Macho de <i>M. mexicanus</i>	21
Figura 6. Hembra de <i>M. nigripes</i>	22
Figura 7. Representación de los elementos principales de los bioensayos en laboratorio para probar la preferencia de <i>M. mexicanus</i> y <i>M. nigripes</i>	31
Figura 8. Secuencia de patrones de comportamiento relacionados con la preferencia hacia volátiles de hojas y flores de <i>Q. glaucooides</i> por parte de <i>M. mexicanus</i>	32
Figura 9. Secuencia de patrones de comportamiento relacionada con la preferencia hacia volátiles de inflorescencias de <i>F. vulgare</i> por parte de <i>M. nigripes</i>	33
Figura 10. Número de adultos de <i>M. mexicanus</i> que mostraron preferencia hacia los volátiles de cada estructura empleada como estímulo.....	36
Figura 11. Número de adultos de <i>M. nigripes</i> que mostraron preferencia hacia los volátiles de cada estructura empleada como estímulo.....	37
Figura 12. Tiempo de llegada de los adultos de <i>M. mexicanus</i> a hojas y flores....	39
Figura 13. Tiempo de llegada de los adultos de <i>M. nigripes</i> a hojas y flores	40
Figura 14. Pareja de <i>M. mexicanus</i> copulando sobre inflorescencia de <i>F. vulgare</i>	53
Cuadro 1. Lista de plantas hospederas que fueron observadas en campo.....	34
Cuadro 2. Promedio en segundos del tiempo de llegada de los insectos adultos de <i>M. mexicanus</i> y <i>M. nigripes</i> a cada fragmento de cada estructura vegetal	38

Resumen

Macroductylus mexicanus Burmeister y *Macroductylus nigripes* Bates (ambos integrantes de Coleoptera Melolonthidae), son especies de interés para la agricultura mexicana debido a los daños que generan en su etapa larvaria y adulta en cosechas de maíz, haba y frijol. Por este motivo, los estudios sobre las relaciones que establecen estos insectos con las plantas suelen enfocarse en el ámbito agrícola, pasando por alto otros aspectos biológicos y químico-ecológicos fundamentales en las interacciones planta-insecto, sobre todo en áreas sin perturbación o poco perturbadas de México. En el presente estudio se comparó la preferencia de los adultos de *M. mexicanus* y *M. nigripes* hacia volátiles liberados por especies vegetales del Jardín Botánico Universitario (JBU) y del Jardín Etnobotánico Francisco Peláez R. (JEFP) de la ciudad de Puebla y áreas circunvecinas.

Se observó en campo que los adultos de *M. mexicanus* y *M. nigripes* interactúan principalmente con encinos de *Quercus grahamii* (Benth.) y *Quercus glaucoides* (Mart. & Gal.) en el JBU, mientras que en el JEFP interactúan con plantas de *Schinus molle* (L.) y de *Foeniculum vulgare* (Mill.). Asimismo, se generó una lista de especies vegetales del JBU y del JEFP consideradas, a partir de este trabajo, como plantas hospederas de *M. mexicanus* y *M. nigripes*, inéditas para integrantes de Melolonthidae distribuidos en México.

Para confirmar la posible participación de volátiles en dicha actividad, se emplearon fragmentos de hojas de *Q. grahamii* y hojas y flores de *Q. glaucoides*, *F. vulgare* y *S. molle* en bioensayos de laboratorio con olfatómetro de dos vías en forma de "Y".

La preferencia por parte de adultos de ambas especies de *Macroductylus* hacia volátiles de diferentes especies vegetales es estadísticamente significativa ($F=4.4162$, $p<0.05$). Los adultos de *M. mexicanus* y *M. nigripes*, en general, muestran preferencia hacia hojas de plantas nativas (*Quercus*) y, en menor medida, a inflorescencias de plantas introducidas (*F. vulgare*).

1. Introducción

Macrodactylus es un género de coleópteros que forman parte de la familia Melolonthidae y se caracterizan en su etapa larvaria por alimentarse de raíces y materia vegetal en descomposición, mientras que los adultos se alimentan de hojas, flores, tejido subcortical de tallos y frutos de diversas especies (Arce-Pérez y Morón, 2000). En México, los reportes se concentran en *Macrodactylus nigripes* Bates y *Macrodactylus mexicanus* Burmeister, especies que generan daños a cultivos agrícolas como frijol, maíz, haba y frutas de cáscara suave (Arce-Pérez y Morón, 2000). También se cuenta con avistamientos de adultos de estas especies en árboles de encino y sobre flores de diferentes plantas introducidas, nativas o endémicas de México (Arce-Pérez y Morón, 2000; Caselín-Castro *et al*, 2003). La información para hábitats conservados y poco perturbados es escasa y poco descriptiva sobre cómo interactúan estos insectos con las plantas o si únicamente copulan y se refugian en el follaje, restringiéndose los reportes a su actividad alimentaria en hábitats conservados donde predominan arbustos de *Baccharis* (Nieves-Silva y Romero-López, 2019), así como árboles de *Eysenhardtia* (Morales-Blancas y Romero-López, 2020) y *Quercus* (Moctezuma-Vega y Romero-López, 2022). Los estudios para *M. nigripes* y *M. mexicanus* son mayoritariamente taxonómicos (Arce-Pérez y Morón, 2000) y agronómicos con interés en el control de las poblaciones, ya sea reduciendo la reproducción o con la eliminación directa de adultos (Guzmán-Mendoza *et al*, 2016; Ayala-Campaña, 2006; Ortiz-García, 2018), siendo escasos los que se enfocan en aspectos del ciclo de vida (Serapio-Jerónimo *et al.*, 2014). Recientemente surgió el interés en aspectos de ecología y comunicación química de ambas especies (Romero-López, 2016; Romero-López *et al.*, 2017), enfocándose la atención en la comunicación química sexual (Romero-López, 2016) y en la interacción de los adultos con sus plantas hospederas (Nieves-Silva y Romero-López, 2019; Moctezuma-Vega y Romero-López, 2022).

En el presente estudio se pretende complementar esta información con datos sobre la preferencia por parte de adultos de *M. nigripes* y *M. mexicanus* hacia volátiles de plantas hospederas de dos jardines botánicos, sitios con vegetación poco perturbada de la ciudad de Puebla y áreas circunvecinas.

2. Marco teórico

2.1. Interacción planta-insecto

Las interacciones entre plantas y animales se modifican de tal manera que los animales buscan beneficiarse de las especies vegetales, mientras que las plantas desarrollan mecanismos para involucrar a los animales en sus procesos biológicos. Estas interacciones son de tal importancia que la capacidad de un ecosistema para mantenerse estable depende de una compleja red de interacciones planta-animal (Medel y Zamora, 2009), con las interacciones planta-insecto representando el 75% de la diversidad en el planeta (Madriaza-Maturana, 2022). El proceso por el que un insecto elige una planta hospedera es multifactorial, incluyendo variables que van desde usarla como sitio de reposo, refugio, una fuente de alimento principal o complementaria, sitio para la ovoposición, etc., además de cuestiones como si el insecto es capaz de posarse en cualquier zona de la planta debido a su morfología o la del insecto, si el aparato bucal del insecto es apto para morder las diversas estructuras o únicamente ciertas partes y si el animal es capaz de resistir o procesar las sustancias repelentes que son producidas por la especie vegetal (Bernays y Graham, 1988). De ser compatible con la planta, el sistema olfativo del insecto le permite reconocer las sustancias químicas que produce, pues otros métodos como reconocer la forma de las hojas o el color de las flores pueden generar confusión con otras especies vegetales de la zona (Peraza-Arias, 2011). Algunas hipótesis son que existen relaciones cercanas entre la ovoposición y que la planta hospedera cubra las necesidades nutricionales de las larvas, pero también afectan variables como la supervivencia intraespecífica e interespecífica y la depredación por otras especies, además de considerar los tiempos de vida (Carrasco, 2015).

Los insectos se pueden clasificar con base en la cantidad de especies vegetales de las que se alimentan. Las especies monófagas se especializan en una o muy pocas especies de plantas estrechamente relacionadas, mientras que los insectos oligófagos se alimentan de varias especies vegetales, pero de una sola familia, y las especies de insectos polífagas muestran poca selectividad al momento

de dirigirse a las plantas de las que se alimentan, aceptando múltiples especies de diferentes familias. En este sentido, individuos de la misma especie pueden mostrar diferente preferencia dependiendo de la región en la que se encuentren los insectos y la distribución de especies vegetales en la zona (Contreras, 1999). Menos del 10% de especies de insectos estudiadas son consideradas polífagas, por lo que la especialización es más la norma que la excepción (Bernays y Graham, 1988). Esta especialización es posible gracias a adaptaciones en los quimiorreceptores, permitiéndoles detectar de manera más eficiente su alimento o en cuales plantas ovipositar, ya que es común que las hembras lo efectúen en plantas que servirán de alimento para sus larvas (Chapman, 1982).

2.2. Actividad biológica y preferencia de insectos por plantas hospederas

La preferencia es una elección entre diversas alternativas: en los animales la preferencia es consecuencia de su comportamiento y su expresión es la selección activa, que es cuando se desplaza hacia el estímulo, factor o recurso. Cuando no se desplaza porque ya se encuentra sobre dicho factor se dice que el insecto presenta una selección pasiva. En las pruebas de preferencia únicamente podemos tomar la selección activa como indicativo de una preferencia, pues es difícil determinar la causa que hace al animal tener una selección pasiva (Muñoz *et al.*, 2005). La preferencia y selección por una planta hospedera está conformada por dos eventos: el reconocimiento de la misma y el encontrarla. El reconocimiento hace alusión a que el insecto debe ser capaz de preferir a su planta hospedera por encima de otras plantas no hospederas, mientras que el proceso de encontrarla se refiere al desplazamiento (taxia) a través del ambiente hasta esa planta, esquivando otras fuentes de volátiles que no son su planta hospedera (Visser, 1988).

Las pruebas olfativas son una parte básica en el estudio de la ecología química de los coleópteros. En dichas pruebas se mide el grado y rapidez de reacción que tiene el insecto a las sustancias químicas de interés, lo cual puede ser parte del proceso de localización de plantas hospederas o del comportamiento precopulatorio (Romero-López, 2016). Las técnicas usadas pueden variar

dependiendo del ambiente en donde se realicen, usando trampas con los volátiles de plantas en campo o en un ambiente controlado por medio de un olfatómetro, los cuales son equipos de laboratorio con formas y funcionamientos variados que permiten medir la capacidad los animales para percibir sustancias suspendidas en el aire (López-Ávila y Rincón, 2006). En ambos casos se debe extraer los volátiles involucrados y compararlos con otra clase de volátil para confirmar que la respuesta, sea de atracción o repelencia, es específica y no una respuesta generalizada a los estímulos químicos (Paredes y Cayuela, 2013).

Las pruebas con olfatómetro pueden ser realizadas tanto en adultos como en larvas, considerando necesidades especiales para cada caso, como oscurecer el tubo para las larvas y simular el ambiente subterráneo (Méndez-Aguilar *et al*, 2008). También el número de brazos del olfatómetro puede adaptarse en algunos casos para comparar múltiples variables. En la naturaleza no es posible aislar factores únicos, por lo que el estudio es enriquecido cuando las pruebas incluyen más de un factor (Muñoz *et al.*, 2005).

Para inferir si una planta es hospedera es necesario efectuar experimentos de laboratorio, puesto que los experimentos de campo suelen estar afectados por tener un menor control en las condiciones experimentales. Los experimentos de laboratorio ayudan a comprender las tasas de fitofagia encontradas en el campo, debido a que los patrones de comportamiento observados pueden depender, además de la preferencia en sí, de la dinámica poblacional, la presencia de enemigos naturales, de patrones territoriales y/o gregarios que distorsionan los resultados de manera opuesta e incontrolable (Telfer *et al*, 2005; Schoonhoven *et al.*, 2005). Con ensayos controlados se puede evaluar una amplia gama de estrategias de historia de vida, tales como la fitofagia, parasitismo, polinización y la depredación, tanto en estudios de laboratorio como de campo. También permiten estudiar las elecciones que realizan los insectos, ya sea de pareja, refugio, alimento, hábitat y sobre todo, permiten comprender cómo es el proceso de elección. El uso selectivo de los recursos por parte de los seres vivos puede tener importantes consecuencias ecológicas y evolutivas (Mench, 1998; Matthews y Matthews, 2009).

2.3. Interacción entre coleópteros Melolonthidae y sus plantas hospederas mediadas por volátiles químicos

La familia Melolonthidae posee más de 20,000 especies descritas a nivel mundial, con 1100 presentes en territorio mexicano. La mayoría de estas especies tienen un ciclo de vida que no se extiende más allá de un año (Espinosa-Islas *et al*, 2005; Guzmán-Mendoza *et al*, 2014). La distribución es dependiente de la especie con algunas habitando al nivel del mar y algunas otras hasta los 3800 m de altitud. Los ambientes perturbados por la actividad humana son sitios donde las poblaciones de coleópteros alcanzan números poco comunes comparados con los que tienen en ambientes conservados (Alcázar-Ruiz *et al.*, 2003).

El papel de los Melolonthidae en el ecosistema es poco especializado; se consideran reguladores del follaje en las zonas periféricas de los bosques, además de que pueden tener un papel como polinizadores potenciales al morder las partes florales. Otras especies pueden reintegrar restos de materia orgánica vegetal al ambiente al alimentarse de ella. Se tiene reportado que las larvas en general se alimentan de raíces y materia vegetal en descomposición, mientras que los adultos de una gran variedad de órganos vegetales como son hojas, flores, polen, tejido subcortical de tallos y frutos, por lo que la emergencia de los adultos ocurre en la época más favorable del año en el que abunda el alimento y las plantas hospederas en cuyas raíces depositan sus huevos. Todos estos papeles ecológicos son dependientes de la especie y del estadio de vida en el que se encuentre, pues es bien sabido que las larvas tienen hábitos alimenticios muy distintos a los de su fase adulta (Alcázar-Ruiz *et al.*, 2003; Morón *et al.*, 2014).

Las interacciones de los Melolonthidae con las plantas se basan en los metabolitos secundarios que estas producen, los cuales tienen diferentes funciones relacionadas a la interacción con el ambiente, ya sean específicos para ello o utilizados por otros organismos como señales químicas (Baldelomar *et al*, 2018). Los metabolitos son liberados por las plantas como compuestos orgánicos volátiles por casi cualquier parte del tejido y se les ha citado como repelentes de

depredadores o como atrayentes de polinizadores (Vivaldo *et al*, 2017). Los compuestos orgánicos volátiles han sido clasificados bajo diferentes criterios; la primera clasificación fue la de semioquímicos por parte de Law y Reigner en 1971, en la cual dividen a los semioquímicos en feromonas, sustancias que sirven como mensajes a otros individuos de la misma especie, y aleloquímicos, los cuales son “señales” químicas que pueden generar diferente comportamiento en otras especies (Nordlund y Lewis, 1976). Los semioquímicos además pueden ser categorizados con base en el beneficio del receptor o del emisor y si afectan a uno de los dos. Las kairomonas son aleloquímicos que afectan al emisor y benefician al receptor, las alomonas benefician al emisor y afectan al receptor y por ultimo las sinomonas benefician al receptor y emisor (Dicke y Sabelis, 1988).

Otra clasificación de las sustancias químicas es la de infoquímicos, “mensajes” químicos que transmiten información que provoca un efecto en el receptor, con énfasis en el costo-beneficio de los interactuantes. En este sentido, se rescata la terminología de kairomona, sinomona y alomona, pero incluye a las feromonas, donde pueden también ser perjudiciales en los casos de detección de organismos de la misma especie en grupos con tendencias caníbales o fuerte competencia por recursos (Dicke y Sabelis, 1988).

2.4. Plantas hospederas de coleópteros Melolonthidae distribuidas en diferentes tipos de vegetación en México

Los Melolonthidae se pueden encontrar en todo tipo de vegetación, sea conservada o perturbada, siendo más diversos en bosques tropicales sub caducifolios (Alcázar-Ruiz *et al*, 2003). Las interacciones que desarrollan con las plantas hospederas dependen de la especie del insecto y del estadio de desarrollo en el que se encuentre. Los adultos pueden desempeñar funciones polinizadoras, detritívoras y defoliadoras; las larvas, por su parte, se alimentan de materia orgánica en descomposición o raíces de las plantas hospederas (Morón *et al.*, 2014). Estos coleópteros se han reportado en ecosistemas de alta montaña en Puebla, como los bosques de pino, encino y de oyamel, además de asociaciones como pastizales y

zonas de agricultura temporal (Morón *et al*, 2013) y en otros estados también se pueden encontrar en palmares y bosques de abies, caducifolios, tropicales caducifolios, sub tropicales, de coníferas, mesófilo de montaña y de pino-encino (Pacheco *et al*, 2006; Morón 2011). Además, se han avistado en cafetales del estado de Veracruz y en zonas poco urbanizadas (Morón, 2015).

2.5. Modelos vegetales como hospederos potenciales de adultos de *Macrodactylus* que se consideran en el presente estudio

Defensa química y producción de volátiles en el género *Quercus*

Los taninos son considerados los principales mediadores de las relaciones planta-insecto en el género *Quercus*, funcionando como mecanismo de defensa para las hojas, aunque insectos especializados como los inductores de agallas utilizan estos mismos taninos como estimulante alimenticio (Vaca-Sánchez *et al*, 2016). Los taninos son considerados en general como dañinos debido a que entorpecen la absorción de proteínas, así como la utilización de minerales y vitaminas, también tienen propiedades antimicrobianas, por lo que es posible que afecte a la microbiota de los insectos no especializados (Monteiro *et al*, 2005). Las hojas de los árboles de este género poseen diferentes concentraciones de nutrientes y taninos dependiendo del estado de desarrollo, por lo que los insectos han generado adaptaciones para alimentarse de las hojas en los diferentes momentos del desarrollo foliar, las cuales también les permiten alimentarse de varias especies de encinos con cercanía genética entre ellos (Maldonado-López *et al*, 2014). La producción de taninos y otras moléculas de defensa química son dependientes de la disponibilidad de nutrientes (Vaca-Sánchez *et al*, 2016), en ambientes perturbados estos nutrientes tienen una menor disponibilidad, provocando que las plantas que los habitan tengan una menor resistencia a herbivoría que aquellos que viven en zonas conservadas (Maldonado-López *et al*, 2014).

Quercus grahamii (Benth.) (Fagaceae)

Existe una discusión entre botánicos del mundo sobre las diferencias de *Quercus acutifolia* Née, de amplia distribución en América, y *Quercus grahamii*, el cual es endémico de México. Se habla de sinonimia en múltiples casos o que existe una profunda hibridación entre ambas especies (Pérez-Pedraza *et al*, 2021) pero que tienen suficientes diferencias entre especies a nivel morfológico y filogenético (Ávalos *et al*, 2015). Es por esta razón que se considera insuficiente la identificación por medio de la forma de las hojas, pero se reporta que *Q. grahamii* tiene hojas semicoriáceas, lanceoladas con base oblonga y con el envés de la hoja sin tricomas glandulares (Ávalos y Salinas, 2003).



Figura 1. Hojas de un encino de *Quercus grahamii* enclavado en un sitio poco perturbado de la ciudad de Puebla. Los representantes de esta especie vegetal se caracterizan por la ausencia de tricomas glandulares en el envés de la hoja.

Quercus glaucoides (Martens & Galeotti.) (Fagaceae)

Esta especie de encino blanco se distribuye en la zona centro y sur de México. Crece en zonas predominantemente áridas y ocasionalmente húmedas, con suelos bajos en humus (Valencia, 2004). Estas características hacen que las poblaciones se encuentren normalmente en zonas de transición entre bosques tropicales caducifolios y bosques templados (Ochoa-Álvarez, 2019). Florecen durante los meses de abril y mayo. Tiene un mejor desarrollo y crecimiento durante los meses más calurosos del año, sin importar la cantidad de lluvia (González, 1994). Los estudios taxonómicos de las especies de *Quercus* se consideran incompletos ya que en muchas ocasiones son tomadas muestras de organismos estériles y no se colectan flores y frutos. Para el caso de *Q. glaucoides*, se consideraba que únicamente poseía flores hermafroditas, pero se han encontrado flores masculinas, femeninas y hermafroditas en un mismo individuo (Rangel *et al*, 2000).



Figura 2. Hojas de un encino *Quercus glaucoides* enclavado en un sitio poco perturbado de zonas circunvecinas de la ciudad de Puebla. Estos árboles se caracterizan por contar con hojas de bordes redondeados.

Schinus molle (L.) (Anacardiaceae)

El “pirul, “pirú” o “molle” es un árbol que puede llegar hasta los 14 m de altura; sus flores son blancas y se agrupan en inflorescencias colgantes y los frutos son de un color rojizo y de un tamaño parecido al de la pimienta. Puede crecer desde el nivel del mar hasta los 3500 msnm (López de la Cruz y Caso Orihuela, 2015). Pese a tratarse de una especie introducida proveniente de Sudamérica, en México ha tenido mucho éxito al tener una fácil propagación, sus semillas sirven de alimento a aves nativas y el néctar de sus flores es una fuente de nutrientes para polinizadores durante su larga etapa de floración (Ramírez-Albores y Badano, 2013). Esta especie produce una alta cantidad de metabolitos secundarios, los cuales por su cantidad llegan a tener funciones de defensa contra herbivoría y capacidad alelopática contra la germinación de algunas plantas. Entre las sustancias que contienen sus tejidos se encuentran taninos, terpenos, flavonoides, oleorresinas, saponinas y ácido linoleico (Huerta *et al*, 2010). Los monoterpenos son los principales responsables de que los aceites de “pirul” tengan efectos insecticidas y antimicrobianos. Estos afectan en el sistema nervioso provocando un efecto anti alimentario donde el insecto deja de alimentarse después de un tiempo y empieza a perder peso hasta su muerte (Arias *et al*, 2017), este efecto se ha probado en lepidópteros, hemípteros (Verdin *et al*, 2008) e incluso presenta toxicidad por contacto en trips (Bravo-Almeida, 2019).



Figura 3. Árbol de *Schinus molle* presente en el Jardín Etnobotánico Francisco Peláez (JEFP), del cual fueron tomadas las muestras vegetales.

Foeniculum vulgare (Mill.) (Apiaceae)

Foeniculum vulgare, mejor conocido como “hinojo”, es un arbusto cuyo cultivo es importante en Asia y medio oriente, también teniendo usos en el resto del mundo. Se cultiva principalmente por su aceite esencial con agradable aroma para la industria alimentaria. Al ser una planta perteneciente a la familia Apiaceae esta posee aceites con propiedades aromáticas capaces de atraer un gran número de polinizadores, siendo fuentes de polen y néctar para abejas durante febrero y marzo, cuando escasean flores con mejor calidad de estos recursos (Kumar y Rai, 2020). Los aceites esenciales también han sido estudiados por sus propiedades ovicidas, antimicrobianas y anti alimentarias contra dípteros causantes de enfermedades (Zoubiri *et al*, 2014) y también contra insectos que afectan los granos almacenados o materias primas relacionadas (Khorrami *et al*, 2018). Esto no significa que sea un método infalible, pues existen varias especies de coleópteros capaces de alimentarse del *F. vulgare* sin importar las concentraciones de aceites que tengan,

como es *Lasioderma serricorne* F., la cual es una plaga común en *F. vulgare* cultivado en la india (Rolania, 2009). Posee dos subespecies o variedades: *F. vulgare piperitum* y *F. vulgare capillaceum* esta última con uso más amplio dentro de la industria alimentaria y de terapia naturista (Shahat *et al*, 2012). La composición de los aceites esenciales difiere según la variedad y de la fase ontológica en la que se encuentre la planta (Bernáth *et al*, 1996).

Se han encontrado propiedades alelopáticas en el aceite esencial del *F. vulgare*, previniendo el crecimiento de hierbas comunes, sean nativas o introducidas, e incluso la germinación de estas (Nourimand *et al*, 2011).



Figura 4. Planta adulta de *F. vulgare*. Estas se encuentran a lo largo del perímetro del JEFP y son reconocibles por sus inflorescencias amarillas y agradable olor.

2.6. Los jardines botánicos como sitios poco perturbados para el estudio de plantas nativas e introducidas

El nivel de perturbación antrópica en una región puede medirse en función de la biodiversidad de diferentes grupos de insectos, como pueden ser los odonatos (Miranda-Huerta *et al.*, 2019), himenópteros (Fuster, 2006), coleópteros (Otavo *et al.*, 2013), etc. Los sitios urbanos con mayor biodiversidad, y por tanto menor perturbación antrópica, son aquellos con una estructura vegetal compleja, diversidad florística alta, bajo uso de químicos y distribución heterogénea de las plantas, como pueden ser las huertas comunitarias y los jardines botánicos no ornamentales (Ríos, 2018). Los jardines botánicos representan un lugar de aprendizaje y conocimiento de las especies vegetales, además de un lugar donde se pueden desarrollar actividades recreativas. Estos lugares no son únicamente representativos, ya que también tienen un papel activo en la conservación de la biodiversidad y revertir los procesos de perturbación antrópica en la zona (Cepeda-Cornejo y Cuautle-García, 2021). La composición de estos jardines responde a las inquietudes de cada época, algunos enfocándose a las plantas medicinales y otros se enfocan en la investigación (Quintero, 2021). Esto conlleva a la presencia de plantas nativas e introducidas en un mismo espacio, generando diferentes tipos de interacciones, ya que insectos de la región pueden preferir plantas nativas, para después desarrollar interacciones complejas con las especies exóticas, haciendo a los jardines botánicos un lugar ideal para la evaluación de las interacciones planta-insecto con una gran diversidad de especies (Kirichenko y Kenis, 2016).

Se pueden definir como introducidas o exóticas a las especies vegetales que fueron distribuidas por causa de la actividad humana, sea con intención directa o por accidente, mientras que una especie nativa es aquella que se encuentra de manera natural y puede desarrollarse sin necesidad de la actividad humana (Leal-Sanjuan, 2021). Adicionalmente, se catalogan como naturalizadas a las plantas que se establecen y reproducen en una zona al adaptarse a un nicho ecológico dentro de la comunidad y superar adversidades bióticas y abióticas (Balaguer, 2004).

2.7. Integrantes de *Macrodactylus* Dejean como modelo de estudio en interacciones químico-ecológicas insecto-planta

El género *Macrodactylus* está conformado por 107 especies en la actualidad, las cuales son llamadas localmente como “frailecillos” (Evans, 2003). Se distribuyen desde la zona neoártica hasta la neotropical, desde el sur de Canadá hasta la zona centro de Argentina y Chile. Muchas de las especies son consideradas de importancia económica al afectar cultivos de diversas frutas y especialmente cultivos de maíz (Pérez, 2008).

Los adultos son de tamaños diversos, con dimorfismo sexual marcado en la mayoría de las especies, aunque tiene sus excepciones. Al ser coleópteros poseen desarrollo holometábolo, con una fase larval subterránea, pupa y una fase adulta no subterránea que se alimenta de flores, hojas y frutos (Morón *et al*, 2014).

Los huevos son ovopositados de 3 a 12 cm de profundidad en el suelo durante el mes de agosto e inicia la incubación hasta septiembre, tras lo cual eclosionan de septiembre hasta octubre. Las larvas se caracterizan por ser de color blanco, dobladas a la mitad con la cabeza sobre el último segmento. Presentan una primera muda en octubre hasta agosto y un tercer estadio de diciembre hasta a abril, cuando inician su proceso para transformarse en pupas hasta inicios de junio, tras lo cual se vuelven imagos capaces de reproducirse hasta por tres meses, que es su tiempo de vida en forma adulta antes de morir (Serapio-Jerónimo *et al*, 2014).

La ecología química de la familia Melolonthidae ha sido estudiada en la actualidad con la finalidad de una mayor comprensión de la comunicación y comportamiento de especies distribuidas en México, además de proponer estrategias de manejo y conservación, como en el caso de algunos integrantes del género *Macrodactylus* (Romero-López, 2016). Al ser un grupo de insectos polípagos, estos no cuentan con interacciones muy específicas, pero los estudios que se han realizado muestran que son atraídos a plantas de diversas familias gracias a combinaciones de ácido hexanoico, ácido valérico y ocil-butirato (Pages-Paez, 2021).

2.7.1. Especies de *Macrodactylus* estudiadas.

Macrodactylus mexicanus Burmeister

Comparten la forma de otras especies de *Macrodactylus*, con la diferencia de que los adultos de esta poseen los artejos de patas y antenas de color cobre, además de tener seis estrías libres de sedas en cada uno de los élitros. Los adultos se presentan en grandes cantidades durante junio, julio y agosto, algunos aún pueden encontrarse a inicios de septiembre. El ciclo de vida tiene una duración aproximada de 288 días. Las larvas se alimentan principalmente de raíces, mientras que se ha reportado que los adultos se alimentan de los otros tejidos vegetales, con especial actividad sobre hojas, flores y el polen (Arce-Pérez y Morón, 2000, 2012). Es ya una especie tradicional para estudios de comunicación química, los cuales se describirán en un apartado siguiente.



Figura 5. Macho de *Macrodactylus mexicanus* avistado en el Jardín Botánico Universitario, Ciudad Universitaria, BUAP. Parte de las características de la especie son los artejos de las patas de color rojizo.

Macroductylus nigripes Bates

Morfológicamente son similares a otras especies de *Macroductylus*, pero con la diferencia que son de color negro y tonalidades de gris. Se distribuyen del sur de Chiapas hasta el sur de Coahuila en ambientes húmedos, su ciclo de vida es anual con los adultos surgiendo entre mayo y julio (Serapio-Jerónimo *et al*, 2014). Es considerada como una especie tradicional para estudios de comunicación química, los cuales se describirán en un apartado siguiente.

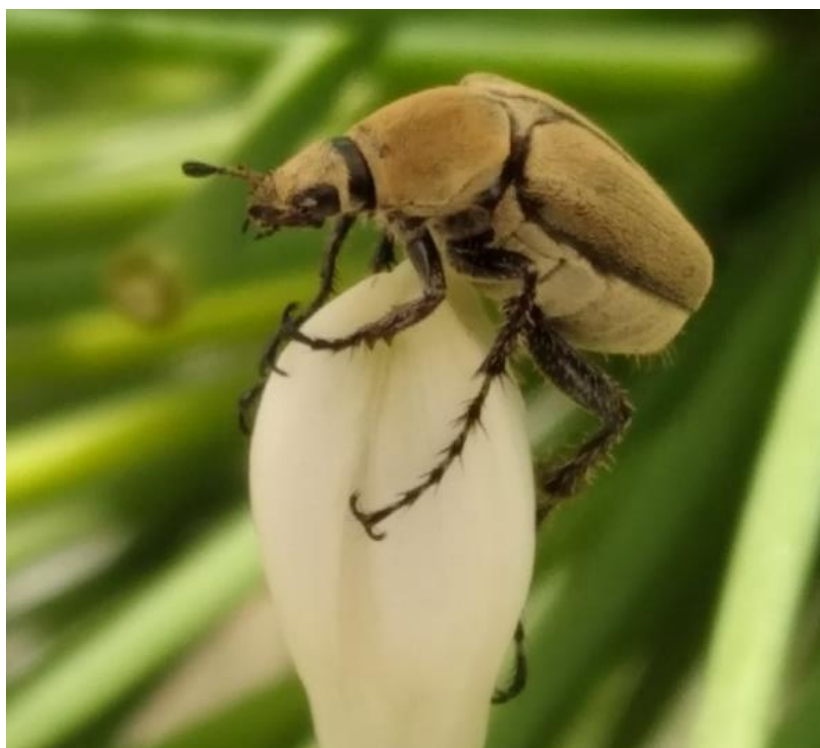


Figura 6. Hembra de *Macroductylus nigripes* avistada en el Jardín Etnobotánico Francisco Peláez R., Puebla. Los adultos de esta especie se distinguen de otras del género *Macroductylus* por los artejos de sus patas con tonalidad negra.

2.7.2. Otras especies de *Macrodactylus* consideradas como referencia

Macrodactylus subspinosus F.

Aunque no es una especie distribuida en México, se trata del modelo de estudio fundamental para el estudio de las interacciones que establecen estos insectos con sus plantas hospederas, desde el enfoque de la ecología química. Son conocidos comúnmente como “rose chafers” por encontrarse entre las rosas en el centro y noreste de Estados Unidos, entre los meses de mayo y julio. El pigidio de los adultos puede ser rojizo o negro con algunos ejemplares presentando tibias y tarsos poco oscuros (Arce y Morón, 2000).

Macrodactylus ocreatus Bates

La especie fue descrita por Bates en 1887 y se caracteriza por el color ocre de los élitros llegando a tonalidades amarillentas, aunque esto puede variar de acuerdo a la región donde se colecten los insectos. Se pueden encontrar en los estados de Oaxaca, Puebla y el Estado de México durante mayo y junio en ambientes de 1500 a 1700 msnm. Hasta donde se ha estudiado, la única planta hospedera de *M. ocreatus* son las plantas del género *Mimosa* (Arce y Morón, 2000) y aunque no se cuenta todavía con citas relacionadas con su ecología química, hay ya algunas notas sobre su comportamiento reproductivo (Aragón-García *et al.*, 2010) que brindan elementos para abordar aspectos de sus interacciones con plantas hospederas potenciales.

3. Antecedentes directos

Hay pocos registros en los cuales se evidencia la interacción entre especies de Melolonthidae y sus plantas hospederas mediada por infoquímicos y sin fines agronómicos. Estos se restringen a integrantes de los géneros *Melolontha*, *Holotrichia*, *Cyclocephala* y *Phyllophaga*.

En el caso de *Melolontha*, los adultos utilizan los volátiles producidos por plantas hospederas para encontrar pareja. Por ejemplo, los machos de *Melolontha hippocastani* F. buscan primero las kairomonas producidas por las hojas dañadas

de *Quercus rubra* (L.) y *Carpinus betulus* (L.); tras encontrar a la planta, estos buscan las feromonas producidas por las hembras de su especie, por lo que la planta hospedera tiene tanto peso en la comunicación química como son las propias hembras (Ruther *et al*, 2000).

Con respecto a *Holotrichia*, recientes estudios demuestran que los adultos de *Holotrichia parallela* Motschulsky han desarrollado adaptaciones en su aparato olfativo para detectar el hexanal, ácido láurico y tetradecano, compuestos químicos que producen las hojas de *Ulmus*, *Malus* y *Prunus* (Wang *et al*, 2020).

Por otro lado, los adultos de *Cyclocephala caelestis* Ratcliffe han sido confirmados como polinizadores de *Magnolia tamaulipana* Vázquez y *Cyclocephala jalapensis* Casei de *Magnolia schiedeana* Schltl. (Dieringer y García-Franco, 2005).

En torno a interacciones entre adultos de *Phyllophaga* y plantas hospederas, la información recabada se concentra en registros de por lo menos 57 familias de plantas con las que pueden interactuar las larvas y adultos (Hernández-Cruz *et al.*, 2021). Las larvas de *Phyllophaga ravidia* Blanchard y *Phyllophaga tumulosa* Bates pueden detectar los monocultivos de maíz, frijol y el tomate de hoja, verde o miltomate además de pastos comunes para el ganado. Esta atracción es con base en las concentraciones de CO₂ en el suelo (Méendez-Aguilar *et al*, 2008). En adultos, Romero-López (2007) sentó bases para entender la interacción entre adultos de *Phyllophaga obsoleta* Blanchard, *P. ravidia* y *Phyllophaga vetula* Moser con árboles de *Quercus spp.*, siendo en su momento la primera propuesta de un esquema de comunicación química entre estos participantes.

Los adultos de *M. subspinosus* se consideran visitantes florales de integrantes de Rutacea ya que las flores de estas plantas tienen forma de tazón y suficiente apertura para permitir la entrada de polinizadores generalistas, aunque la capacidad de polinización que ofrecen estos coleópteros aún no ha sido estudiada (Talcott-Stewart *et al*, 2022). En el caso de los adultos de *M. ocreatus*, forman parte de la única especie que hasta ahora presenta una especialización hacia plantas del género *Mimosa*, las cuales presentan inflorescencias cimosas o en racimos, atractivas para visitantes florales no especializados (Arce y Morón, 2000).

Una investigación reciente sobre la interacción entre arbustos de *Baccharis salicifolia* Pers. y adultos de *M. nigripes* indica que las hembras de estos coleópteros son atraídas por volátiles que liberan las hojas de esta planta, (Nieves-Silva y Romero-López, 2019). Por otro lado, se ha mencionado que los volátiles liberados por hojas de árboles de *Quercus* detonan el acercamiento de adultos de *M. mexicanus* (Moctezuma-Vega, 2019). Ambos casos representan los primeros registros de comunicación química vinculada con un tipo de comportamiento alimentario, que muestran adultos de *Macrodactylus* de México. De forma complementaria, surgen registros de las taxias positivas de adultos de *M. mexicanus* hacia arbustos de *Eysenhardtia polystachya* (Ort.) Sarg., destacando movimientos antenales y desplazamientos aéreos dirigidos hacia hojas y flores, los cuales podrían indicar una interacción mediada por compuestos orgánicos volátiles (Morales-Blancas y Romero-López, 2020). Algo parecido se ha evidenciado en la interacción que establecen los adultos de *M. mexicanus* con hojas y flores de *Acaciella angustissima* (Mill)., citándose la participación de terpenos e insaturaciones como principales compuestos orgánicos volátiles que detonan las taxias positivas de estos insectos (Pages-Paez, 2021; Pages-Paez y Romero-López, en prensa).

Los adultos de *M. mexicanus* y de *M. nigripes* se dirigen, en principio, hacia los volátiles que las hojas liberan (Romero-López, 2016), aunque otros estudios respaldan los resultados ya mencionados en torno a que estos coleópteros también responden positivamente a volátiles de flores, debido a que también se desempeñan como visitantes florales, alimentándose del néctar (Morón, 2017). Estructuralmente a nivel antenal, se cuenta con evidencia de que hembras y machos de ambas especies cuentan con quimiorreceptores lamelares específicos para la captación de estos infoquímicos (Romero-López *et al.*, 2017). Esto coincide con lo citado para adultos de *Popillia japonica* Newmann *P. obsoleta*, *P. ravidata* y *Anomala cuprea* Hope, en torno a que los basicónicos y celocónicos son los quimiorreceptores de compuestos orgánicos volátiles producidos por plantas (Romero-López, 2016).

4. Justificación

Los estudios referentes a la preferencia de los adultos de *M. nigripes* y *M. mexicanus* hacia volátiles de plantas hospederas se enfocan en ambientes agrícolas o en especies vegetales de importancia económica con fines de control de plagas (Guzmán-Mendoza *et al*, 2016; Ayala-Campaña, 2006; Ortiz-García, 2018). Esto impide la generación de conocimiento enriquecido con un enfoque estrictamente biológico, desde la perspectiva de la localización de plantas hospederas a través de compuestos orgánicos volátiles y si se presenta variación dependiendo las estructuras vegetales. Algunas de las especies vegetales presentes en el JEPF con las que interactúan *Macrodactylus* tienen antecedentes como plantas que otros insectos no son capaces de consumir debido a los metabolitos secundarios que poseen sus tejidos (Arias *et al*, 2017; Bravo-Almeida, 2019; Khorrami *et al*, 2018; Werdin *et al*, 2008; Zoubiri *et al*, 2014). El registro de estas plantas como plantas hospederas para adultos de *Macrodactylus* implicaría que existe resistencia y adaptaciones no consideradas, las cuales pueden influir en la preferencia de estos hacia los volátiles involucrados.

Si bien la atracción a plantas como el maíz (Altieri, 1987; Pérez, 2008), el frijol (Arce-Pérez y Morón, 2000; Caselín-Castro *et al*, 2003) o algunas especies de *Quercus* (Moctezuma-Vega y Romero-López, 2022) se encuentra bien documentada, el patrón de comportamiento hacia volátiles de otras especies vegetales, nativas o introducidas, permanece ambiguo. En el presente estudio se pretende complementar esta información con datos generados en campo y laboratorio, haciendo énfasis en la preferencia por parte de adultos de *M. nigripes* y *M. mexicanus* hacia volátiles de plantas hospederas enclavadas en dos jardines botánicos de Puebla, sitios cuyas características son propias de una vegetación poco perturbada (Ríos, 2018). Se propone que estas especies vegetales destaquen como un modelo adecuado para el estudio de la preferencia a volátiles en coleópteros Melolonthidae polífagos, lo cual a futuro podría ser extrapolado a otros coleópteros para fines de manejo y conservación o estudios de ecología química.

5. Pregunta de investigación

¿Cuáles son las plantas y estructuras vegetales cuyos volátiles prefieren los adultos de *M. nigripes* y *M. mexicanus* en dos jardines botánicos de la ciudad de Puebla y áreas circunvecinas?

6. Hipótesis

Los adultos de *M. nigripes* y *M. mexicanus* muestran preferencia hacia los volátiles liberados por hojas de las plantas nativas en ambos jardines botánicos.

7. Objetivos

7.1. General

Comparar la preferencia de adultos de *M. nigripes* y *M. mexicanus* hacia volátiles liberados por estructuras vegetales de plantas hospederas nativas e introducidas de dos jardines botánicos bajo estudio.

7.2. Particulares

1. Describir en campo los patrones de comportamiento mostrados por adultos de *M. nigripes* y *M. mexicanus* en su interacción mediada por volátiles de hojas y flores de sus plantas hospederas.

2. Elaborar un listado de las plantas hospederas con las que interaccionan los adultos de *M. nigripes* y *M. mexicanus* en los sitios de estudio.

3. Registrar en laboratorio los desplazamientos de adultos de ambas especies de *Macrodactylus* hacia volátiles liberados por hojas y flores de las plantas seleccionadas en las descripciones previas.

8. Material y métodos

8.1. Sitios de estudio

Estos se eligieron con base en el menor nivel de perturbación posible que pudiesen encontrarse en la ciudad de Puebla y áreas circunvecinas, además de la presencia de adultos de *M. nigripes* y *M. mexicanus*. Estas características las cumplieron el Jardín Botánico Universitario (JBU) y el Jardín Etnobotánico Francisco Peláez R. (JEFP).

El JBU cuenta con una variedad de plantas que buscan representar las distintas regiones boscosas del norte del estado de Puebla, las cuales son bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña y bosques de coníferas y encino (Rzedowski, 1996), con una menor cantidad de plantas introducidas. El JBU, con coordenadas 19°02'44"N 98°18'33"O, se encuentra enclavado en el campus de Ciudad Universitaria de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP), con una extensión de 10.8 ha y se subdivide en varias secciones conforme al tipo de vegetación existente, representándose las especies características del norte, centro y sur del estado de Puebla. Cuenta con una zona específica de encinos, la cual aún se encuentra en desarrollo. Se encuentra a una altitud de 2130 msnm por lo que el desarrollo de los encinos es óptimo.

Por otro lado, en el JEFP hay una selección de plantas elegidas por su utilidad a la comunidad. Entre estas se encuentran plantas endémicas de México, no todas propias del área de San Andrés Cholula, y también plantas introducidas que se han naturalizado, como es el caso de *S. molle*, *F. vulgare*, *Plumbago auriculata* (Lam.), *Myrtus communis* (L.), *Senna* spp. Mill., etc. Estas plantas proveen de alimento a gran cantidad de polinizadores himenópteros y dípteros, pero las formas florales son apropiadas para que coleópteros puedan inspeccionar el polen y néctar (Barrios *et al.*, 2010). El JEFP cuenta con una extensión de 5 ha, a 2140 msnm, se caracteriza por estar rodeado de parcelas particulares y se encuentra en la Calle 2 Sur del Municipio de San Andrés Cholula con las coordenadas 19°00'05"N 98°12'03"O. Las plantas no presentan cuidado químico contra insectos, lo cual hace al JEFP poseedor de una gran variedad de insectos nativos.

8.2. Observaciones en campo

Entre el 01 de junio y el 31 de agosto de 2022, tanto en el JBU como en el JEFP, se describió la trayectoria general, movimientos y desplazamientos de los adultos de *M. nigripes* y de *M. mexicanus* desde el instante en que los insectos iniciaban sus vuelos hasta su primer contacto con alguna estructura vegetal de los diferentes árboles y arbustos de ambos jardines botánicos, con base en registros focales y continuos. En la descripción se consideró la frecuencia de cada desplazamiento de los adultos durante 15 min por insecto seleccionado. Se seleccionaron las ramas, hojas e inflorescencias en las que los adultos se posaran por más de un minuto, describiendo los movimientos, actos y posturas de cada individuo por medio de la observación directa, tomando como base lo propuesto por Nieves-Silva (2019). Se consideraron aquellas trayectorias en que se apreciara que los adultos de *M. nigripes* y *M. mexicanus* se desplazaban de forma aérea hacia las hojas o flores de las diferentes especies vegetales de cada jardín botánico, registrando movimientos y posturas generales. Simultáneamente, se recopilaron capturas fotográficas y video filmaciones desde el primer contacto y posado de estos insectos sobre las hojas o flores de cada arbusto o árbol bajo observación, con una videocámara de 13 megapíxeles integrada a un Smartphone Samsung Galaxy A11, considerándose sesenta registros en total, es decir, treinta registros por cada jardín botánico (n=30), seleccionando muestras de aquellas especies vegetales que entre sus tallos, hojas y flores se detectaran por lo menos cien adultos de estos coleópteros al momento de las observaciones. Se consideraron otras plantas que fueran visitadas con una frecuencia similar para generar un listado de plantas hospederas.

Los datos generados se ordenaron y analizaron con base en la secuencia general de patrones de comportamiento registrados en cada sesión de observación, con un enfoque descriptivo y cualitativo.

8.3. Bioensayos de preferencia hacia volátiles de plantas en laboratorio

Se recolectaron coleópteros y estructuras de las especies vegetales en donde se registró la interacción insecto-planta en cada jardín botánico y se trasladaron al Laboratorio de Infoquímicos y Otros Productos Bióticos para confirmar la identidad taxonómica de los insectos. Las especies vegetales fueron escogidas en base a que presentaran interacciones con ambas especies de *Macrodactylus*. Se recogieron hojas y flores para las pruebas, incluyendo flores fecundadas de los *Q. glaucoides* para tener un homólogo con el cual comparar las inflorescencias de *F. vulgare* y *S. molle*. Se utilizaron flores fecundadas debido a la disponibilidad de las mismas en comparación con flores no fecundadas, las cuales eran escasas en las zonas de muestreo. No se tomaron flores o frutos inmaduros de *Q. grahamii* debido a su ausencia en la época del año en que se realizaron los bioensayos. Las hojas y flores, al momento de escindirlas de los arbustos y árboles en cada sitio, se depositaron en bolsas de material inerte y herméticas Ziploc® por no más de 40 min antes del inicio de los experimentos.

Las pruebas de laboratorio se llevaron a cabo en un horario de 10:00-14:00 hrs, en el espacio destinado para ello en el laboratorio, divididas en “mañana” (10:00 a 11:30 hrs) y en “tarde” (12:30 a 14:00 hrs). Se empleó un olfatómetro de vidrio en forma de “Y”, de dos vías, el cual consta de un brazo central de 14 cm y de dos brazos terminales de 13 cm cada uno, con un diámetro interior de 1.5 cm. Cada uno de los brazos está conectado a una cámara de vidrio de 6.5 cm de longitud y 2.5 cm de diámetro interior y a su vez cada lado del olfatómetro se expone a un flujo de viento constante de 500 mL/min, 1 L/min en el tubo central, regulados por un flujómetro Cole Parmer, USA. Las hojas y flores fueron escindidas para colocarse sobre un fragmento de papel filtro de 1.5 cm de lado, tras lo cual cada estímulo se colocó en los dos brazos del tubo “Y”, como se muestra en la Figura 7.

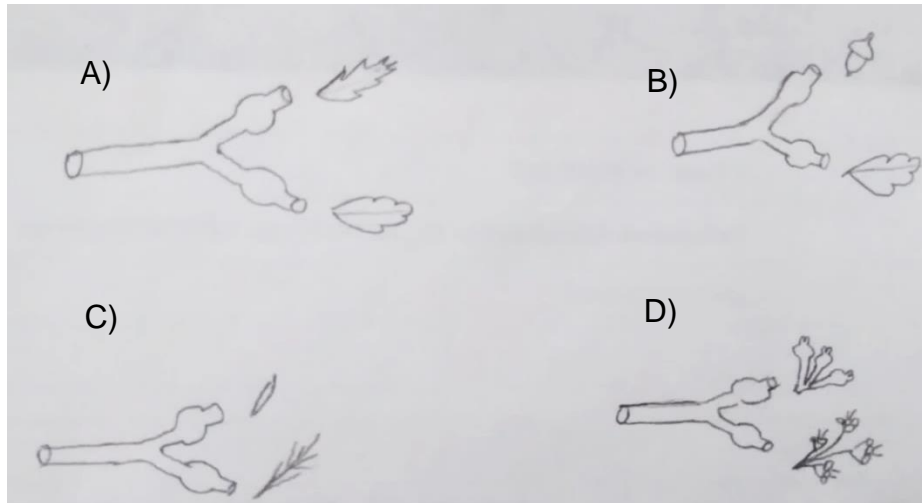


Figura 7. Representación de los elementos principales de los bioensayos en laboratorio para probar la preferencia de adultos de *Macroductylus mexicanus* y *Macroductylus nigripes* hacia volátiles de las diferentes estructuras vegetales bajo estudio. A) Hoja *Q. grahamii* vs hoja *Q. glaucoides*. B) Flor fecundada de *Q. glaucoides* vs hoja de *Q. glaucoides*. La comparación entre hoja y flor de *Q. glaucoides* se realizó para determinar si las flores pueden atraer al insecto aún si no se tiene reportada dicha interacción. C) Hoja de *S. molle* vs hoja de *F. vulgare*. D) Flor *F. vulgare* vs flor *S. molle*.

Como control se utilizó un fragmento de papel filtro de 1 cm², tomándolo como referencia para cada uno de los estímulos; estos se colocaron aleatoriamente y se evaluó la respuesta de cada adulto bajo observación considerando como preferencia el desplazamiento dirigido de los insectos desde el ingreso al brazo del olfatómetro hasta que se detectaba el contacto de patas o antenas con el estímulo, mínimo durante 30 s. Cada bioensayo duró 5 min o hasta que se presentara la preferencia por parte de los coleópteros. Se utilizaron quince machos y quince hembras de *M. nigripes* y el mismo número de adultos para *M. mexicanus* (n=30 por especie de coleóptero) por cada par de estímulos empleados en el olfatómetro. Para no duplicar resultados se utilizó un insecto por ensayo, por lo que en total de se llevaron a cabo 480 pruebas. A su vez, se obtuvieron capturas fotográficas y filmaciones con el equipo de video ya mencionado, desde que se colocó al insecto en el tubo central del olfatómetro hasta que se presentaran respuestas relacionadas con la preferencia (ver imágenes de ejemplo correspondientes incluidas en el Anexo).

El número de individuos y los tiempos que tardaron en llegar a cada estímulo fueron recopilados y sometidos a análisis por medio del programa R studio®, aplicando una prueba de Análisis de Varianza (ANOVA) de dos vías considerando la influencia de las variables horario de la prueba (mañana o tarde), tipo de estructura (hoja o flor), especie vegetal y especie de *Macroductylus*.

9. Resultados

9.1. Observaciones en campo

Se registró la secuencia de patrones de comportamiento por parte de adultos de *M. mexicanus* y *M. nigripes*, considerada como parte de su preferencia hacia volátiles liberados por especies vegetales de ambos jardines botánicos. De las plantas observadas, se seleccionaron aquellas en que se detectaron más de cien adultos de cada una de las especies de *Macroductylus*. En general, al momento de acercarse o hacer contacto con los árboles de diferentes especies, como *Q. glaucoides*, se observó que tanto los adultos de *M. mexicanus* como los de *M. nigripes* llevan a cabo lo siguiente: A) Desplazamiento aéreo en dirección hacia árboles, B) Posado en hojas y desplazamiento a través del envés con movimientos periódicos de masticación sobre el margen foliar y C) desplazamiento a hojas cercanas donde se repite el movimiento de mandíbulas en el margen foliar (Figura 8).

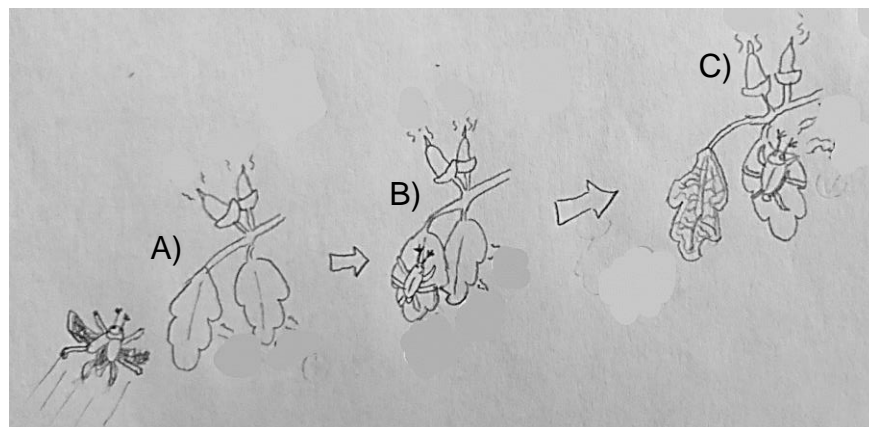


Figura 8. Secuencia de patrones de comportamiento relacionados con la preferencia hacia volátiles de hojas y flores de *Quercus glaucoides* por parte de adultos de *Macroductylus mexicanus*, la cual fue registrada en un área del Jardín Botánico Universitario. Esquema elaborado con base en fotografías tomadas en campo, las cuales se muestran en el Anexo

Los dos sitios muestran una gran abundancia de especies vegetales, aunque los adultos de *Macrodactylus* de ambas especies se limitan a interactuar con pocas de ellas, en su mayoría con inflorescencias. Estas plantas pertenecen a diferentes grupos taxonómicos y poseen diversos tipos de estructuras florales, siendo inflorescencias con flores pequeñas las más comunes al momento de las observaciones; destaca el caso de *Brugmansia* spp., la cual tiene flores muy grandes comparadas con las de *Lantana* spp., *S. molle* y *F. vulgare*.

La secuencia de desplazamientos aéreos directos a plantas con inflorescencias (reportadas en el Cuadro 1) es generalmente el mismo para ambas especies de *Macrodactylus* (Figura 9). Los insectos no suelen llegar a las hojas a menos que se encuentren cerca de las inflorescencias. Los coleópteros se desplazan con los tres pares de patas extendidos hasta acercarse a las hojas cercanas a una inflorescencia (A) posándose sobre las hojas (B) y desplazándose sobre la inflorescencia, quedando inmóvil con las lamelas antenales extendidas (C) desplazándose nuevamente por todas las flores, contactando sus partes bucales con el néctar o mordiendo las partes del cáliz (D).

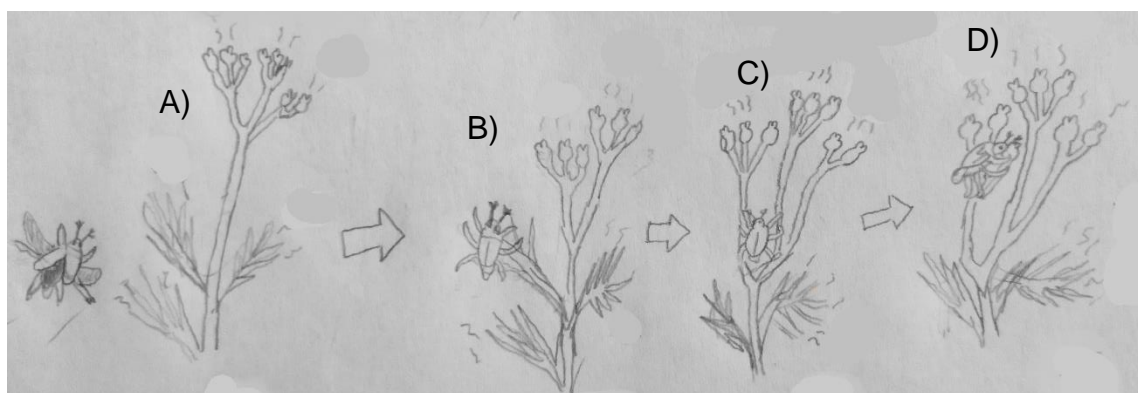


Figura 9. Secuencia de patrones de comportamiento relacionada con la preferencia hacia volátiles de inflorescencias de *F. vulgare* por parte de adultos de *Macrodactylus nigripes* en el JFEP. Esquema dibujado en base a fotografías tomadas en campo, también presentes en el Anexo.

Se consideraron como plantas hospederas aquellas en la que los adultos de *M. mexicanus* y *M. nigripes* llevaron a cabo actividades de alimentación, sexuales y de protección u ocultamiento (Cuadro 1), muchas de ellas siendo registradas por primera vez para ambas especies de coleópteros e incluso, para el grupo

Melolonthidae. Al tratarse de plantas dentro de jardines botánicos estas ya se encontraban identificadas como mínimo a nivel de género, por lo que no fue necesario el uso de guías.

Cuadro 1. Lista de plantas hospederas que fueron observadas en campo, incluyendo el nombre de la estructura vegetal sobre la cual los adultos de ambas especies de *Macroductylus* se detectaron interactuando.

Lugar de observación	Especie vegetal	Nombre común de la planta	Especie de <i>Macroductylus</i> en la cual se detectaron a los adultos interactuando	Estructura vegetal en la que se encontraron adultos de <i>Macroductylus</i>	Nativa o introducida en México
JEFP	<i>Myrtus communis</i>	Mirto común	Mm y Mn	Nectarios, estambres	Introducida
JEFP	<i>Foeniculum vulgare</i>	Hinojo	Mm y Mn	Estambres, nectarios.	Introducida
JEFP	<i>Plumbago auriculata</i>	Plumbago azul, Jazmín azul	Mn	Partes del cáliz, nectarios	Introducida
JEFP	<i>Ammi majus</i>	Espuma de mar	Mn	Flores	Introducida
JEFP	<i>Senna</i> spp.	Sena	Mm y Mn	Nectarios, hojas.	Nativa
JEFP	<i>Lantana</i> spp.	Cinco negritos	Mm	Flores, hojas.	Nativa
JEFP	<i>Quercus mexicana</i>	Encino amarillo	Mn	Hojas	Nativa
JEFP	<i>Schinus molle</i>	Pirú, pirul	Mm y Mn	Flores	Introducida
JEFP	<i>Malus</i> spp.	Manzano	Mn	Hojas	Introducida
JEFP	<i>Ficus carica</i>	Higuera	Mn	Hojas	Introducida
JEFP	<i>Buddleja cordata</i>	Tepozán	Mm y Mn	Hojas y flores	Nativa
JEFP	<i>Quercus fusiformis</i>	Encino molino	Mn	Hojas	Nativa
JEFP	<i>Brugmansia</i> spp	Floripondio.	Mm y Mn	Flores	Introducida
JEFP	<i>Juglans regia</i>	Nogal de castilla	Mn	Hojas	Introducida
JBU	<i>Quercus grahamii</i>	Encino chilillo	Mm y Mn	Hojas jóvenes y retoños	Nativa
JBU	<i>Quercus glaucooides</i>	Encino negro	Mm y Mn	Hojas jóvenes y retoños	Nativa
JBU	<i>Quercus rysophylla</i>	Encino colorado	Mm	Hojas jóvenes	Nativa
JBU	<i>Quercus invaginata</i>	Encino blanco	Mm	Hojas jóvenes	Nativa
JBU	<i>Quercus sartorii</i>	Encino manzano	Mm	Hojas jóvenes	Nativa
JBU	<i>Quercus pinnativenulosa</i>	Encino	Mm	Hojas jóvenes	Nativa
JBU	<i>Quercus ilex</i>	Encino	Mm	Hojas jóvenes	Introducida

JEFP_ Jardín Botánico Francisco Peláez R.

JBU= Jardín Botánico Universitario

Mm= *Macroductylus mexicanus*

Mn= *Macroductylus nigripes*

9.2. Bioensayos de laboratorio

Los tiempos de respuesta tienen tendencias diferentes según el momento del día, siendo los adultos de ambas especies aparentemente más activos durante las 10:00 y las 11:45 hrs; en contraste, entre las 12:15 y las 14:00 se detectó una mayor incidencia de adultos inmóviles y, por ende, que tardaron más tiempo en tener contacto con los estímulos. En todos los casos donde los adultos de *M. mexicanus* o *M. nigripes* llegaban al control, estos no inspeccionaron el fragmento de papel filtro, solo entrando en contacto con el mismo. Considerando la larga duración de los insectos para hacer contacto (Cuadro 2; Figuras 12 y 13) y la ausencia de inspección por parte de los insectos, por razones prácticas se omitió la inclusión del número de individuos que llegaron al control en las Figuras 10 y 11, pues se pone en duda si estos realmente “prefirieron” el estímulo; se incluyen los tiempos de respuesta al control en las Figuras 12 y 13 como referencia visual y comparativa con los tiempos que tardaron en alcanzar otros estímulos.

En la Figura 10 gráfica (A) los adultos de *M. mexicanus* mostraron una preferencia ligeramente mayor por *Q. glaucooides*. En (B) los adultos mostraron una mayor preferencia a volátiles liberados por hojas de *F. vulgare*, con la cual ninguno interactuó pese al número de insectos que respondieron en el olfatómetro. (C) La hoja de *Q. glaucooides* fue preferida por sobre las flores. Finalmente, en (D) la flor de *F. vulgare* fue la preferida por los insectos adultos, aunque la flor fecundada de *Q. glaucooides* también fue preferida por un número significativo de insectos

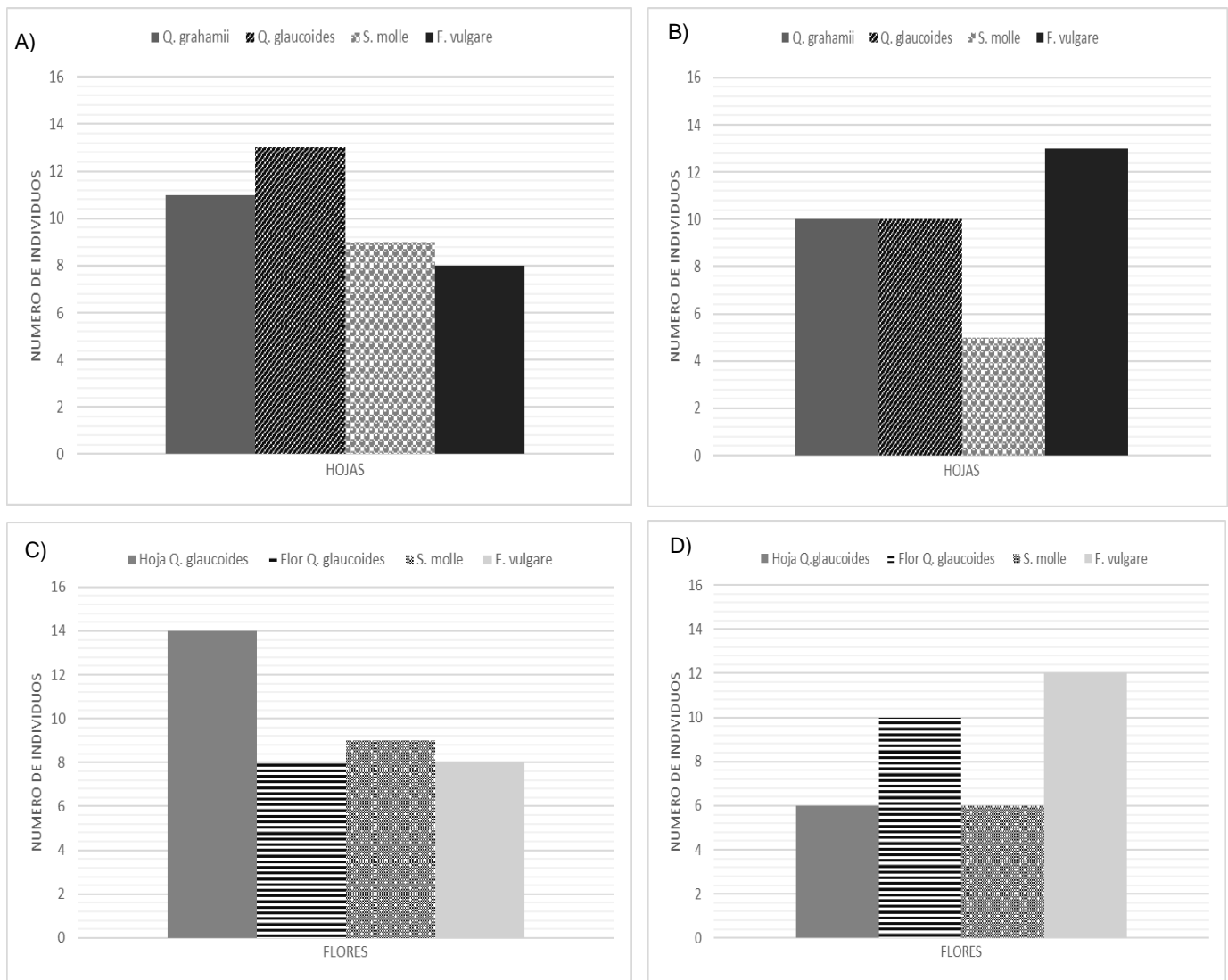


Figura 10. Número de adultos de *M. mexicanus* que mostraron preferencia hacia los volátiles de cada estructura empleada como estímulo. A) Hojas durante la mañana. B) Hojas durante la tarde. C) Flores durante la mañana. D) Flores durante la tarde.

Para los adultos de *M. nigripes*, en la Figura 11 gráfica (A) la preferencia es parecida para todas las hojas. En (B) hay una marcada preferencia por *Q. glaucooides* y también aumenta la preferencia por las hojas de *S. molle* y *F. vulgare*. En (C) la hoja de *Q. glaucooides* es marcadamente preferida por encima de cualquiera de las flores. Finalmente, en (D) la preferencia a la hoja se reduce, siendo más equilibrado el número de adultos que llegaron a cada estímulo.

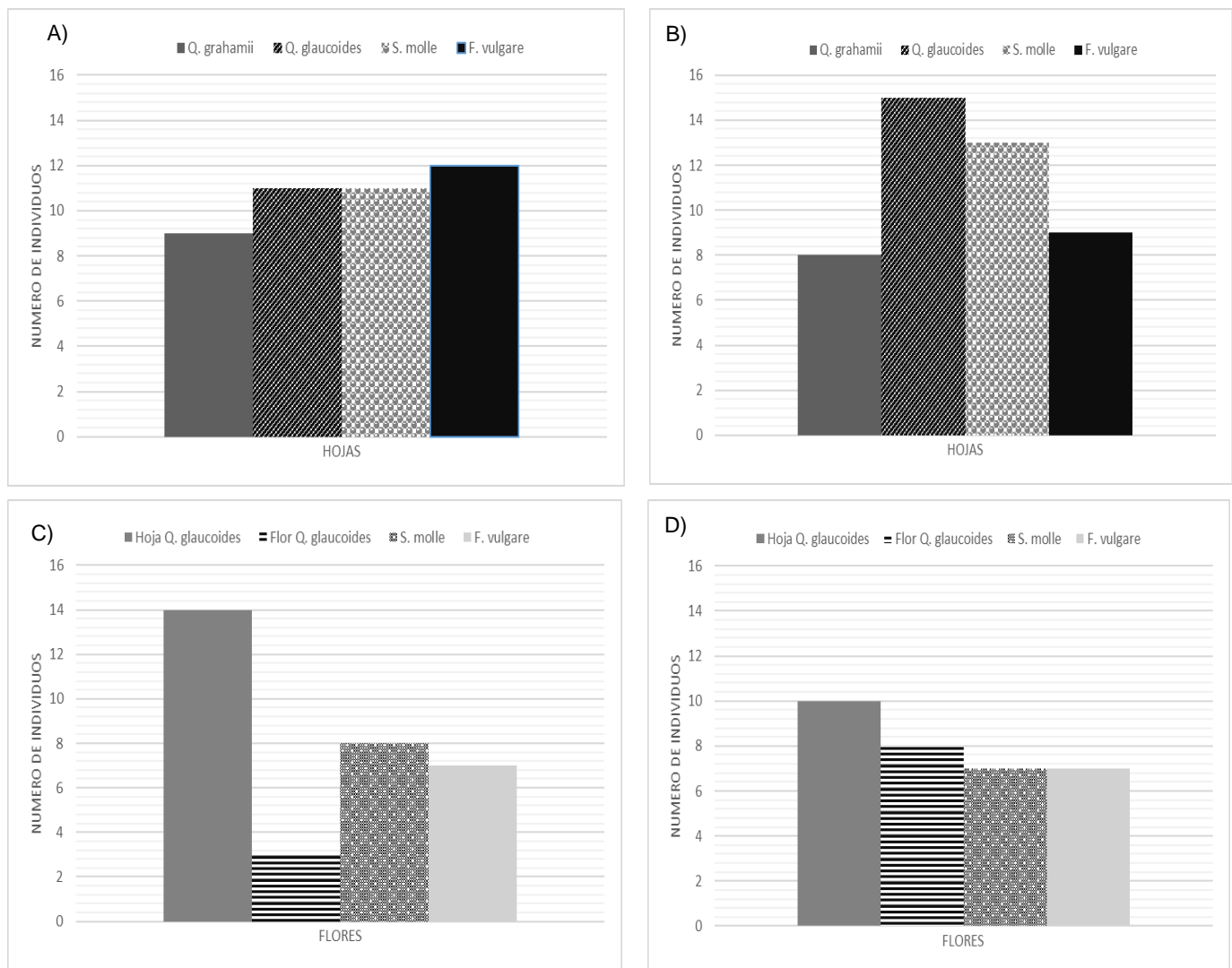


Figura 11. Número de adultos de *M. nigripes* que mostraron preferencia hacia los volátiles de cada estructura empleada como estímulo. E) Hojas durante la mañana. F) Hojas durante la tarde. G) Flores durante la mañana. H) Flores durante la tarde.

Cuadro 2. Promedio en segundos del tiempo de llegada de los adultos de *Macroductylus mexicanus* y *Macroductylus nigripes* a cada fragmento de cada estructura vegetal que fue colocada como estímulo químico en el olfatómetro.

Tiempo de llegada promedio a estímulo (hojas)					
	Ch	Qg	Qgl	Sh	Fh
Mm	181	90	73	124	111
Mn	190	72	93	95	112
Tiempo de llegada promedio a estímulo (flores)					
	Cf	HQ	BQ	Si	Fi
Mm	165	90	107	143	113
Mn	152	84	51	149	77

Mm= *Macroductylus mexicanus*; Mn= *Macroductylus nigripes*; Ch= Control para hojas, Qg = Hoja *Quercus grahamii*, Qgl = Hoja *Quercus glaucoides*, Sh = Hojas *S. molle*, Fh = Hojas *F. vulgare*. Cf= Control para flores, HQ = Hoja de *Q. glaucoides*, BQ= Flor fecundada de *Q. glaucoides*, Si = Inflorescencia *S. molle*, Fi = inflorescencia *F. vulgare*

En las pruebas con hojas, los adultos de *M. mexicanus* llegaron al estímulo con un tiempo promedio menor a las hojas de *Q. glaucoides*, mientras que los adultos de *M. nigripes* alcanzaron el estímulo con un tiempo promedio menor a las hojas de *Q. grahamii*. En las pruebas con flores, los adultos de *M. mexicanus* tuvieron un tiempo promedio menor de llegada a la hoja de *Q. glaucoides*. Por su parte, los adultos de *M. nigripes* tuvieron un tiempo promedio menor de llegada a las flores fecundadas de *Q. glaucoides*.

En todos los casos, los adultos tuvieron un tiempo de llegada mayor al extremo del olfatómetro que contenía al control.

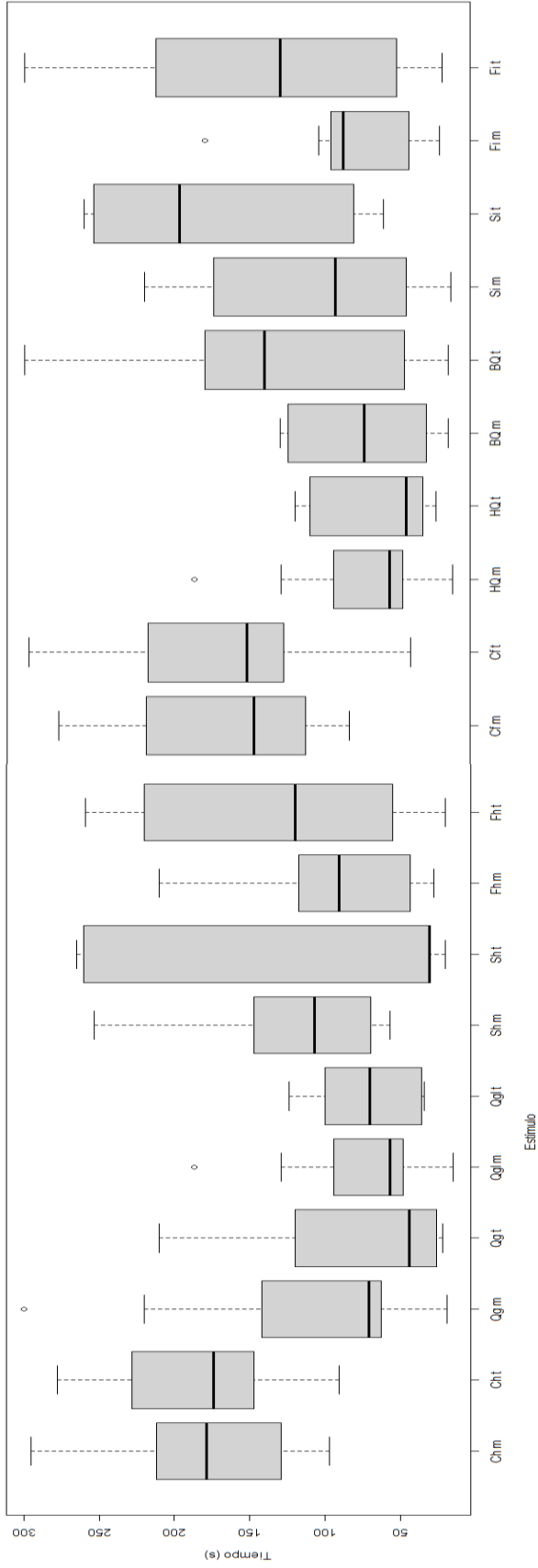


Figura 12. Tiempo de llegada (en segundos) de los adultos de *M. mexicanus* a cada una de las hojas o flores puestas en el olfatómetro. Ch= Control para hojas, Qg = *Q. grahamii*, Qgl = *Q. glaucooides*, Sh = Hojas *S. molle*, Fh = Hojas *F. vulgare*. Ct= Control para flores, HQ = Hoja de *Q. glaucooides*, BQ= Flor fecundada de *Q. glaucooides*, Si = Inflorescencia *S. molle*, Fi = inflorescencia *F. vulgare*. La terminación “m” corresponde a las respuestas registradas en la mañana y “t” a las respuestas de la tarde.

El estímulo que tuvo menores tiempos en general fueron *Q. grahamii* y *Q. glaucooides*. Los que tuvieron tiempos más largos de llegada fueron los estímulo control.

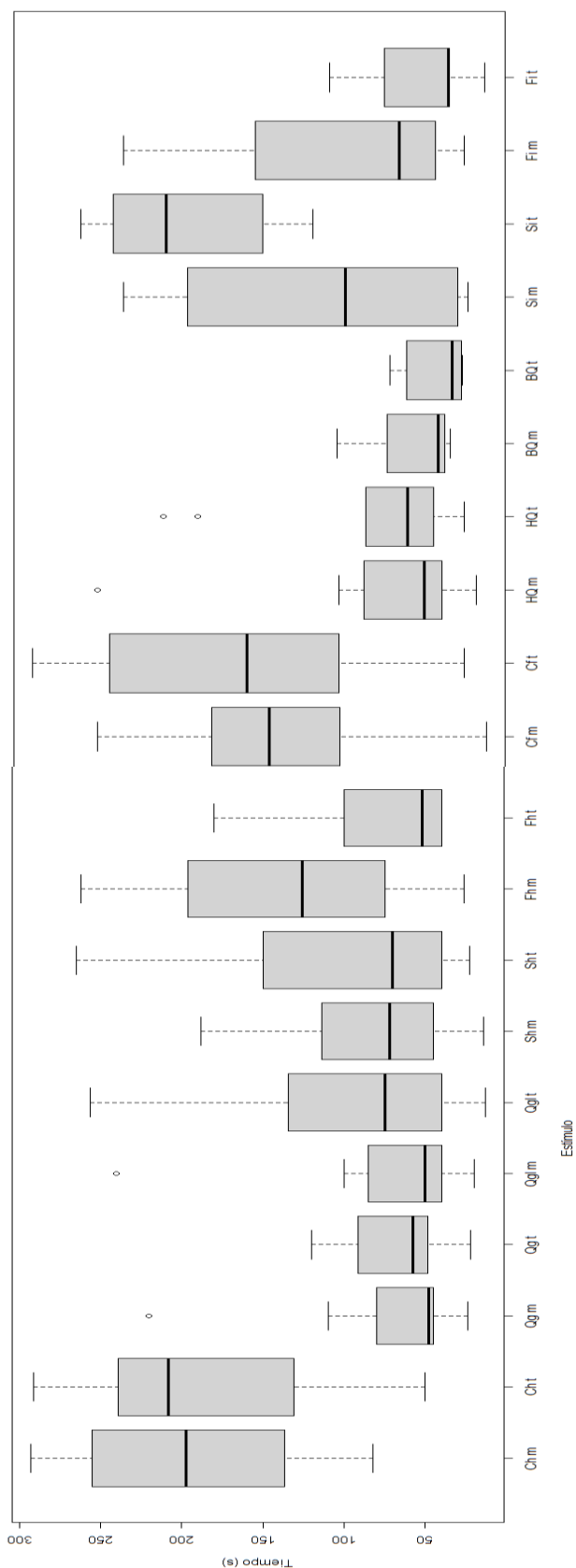


Figura 12. Tiempo de llegada (en segundos) de los adultos de *M. nigripes* a cada una de las hojas o flores puestas en el olfatómetro. Ch= Control para hojas, Qg = *Q. grahamsii*, Qgl = *Q. glaucoides*, Sh = Hojas *S. molle*, Fh = Hojas *F. vulgare*. Cf= Control para flores, HQ = Hoja de *Q. glaucoides*, BQ= Flor fecundada de *Q. glaucoides*, Si = Inflorescencia *S. molle*, Fi = Inflorescencia *F. vulgare*. La terminación “m” corresponde a las respuestas registradas en la mañana y “t” a las respuestas de la tarde.

El estímulo que tuvo menores tiempos en general fueron las hojas y flores de *Q. glaucoides*. Los que tuvieron tiempos más largos de llegada fueron los estímulo control y los de *S. molle* durante las tardes

Como se puede observar en la Figura 10 y Figura 11, la hoja de *Q. grahamii* presentó el menor número de adultos que la eligieron, pero aquellos que llegaron a ella lo hicieron en el menor tiempo, con una media de 77 s en la mañana y 67 s durante la tarde. En el caso de las flores, la flor fecundada de *Q. glaucoides* fue preferida por el menor número de insectos, pero con la mayor rapidez, pues los individuos tardaron una media de 59 s en llegar a él en las mañanas y una media de 42.2 s en las tardes. Las hojas de *Q. glaucoides* fueron el estímulo químico preferido por los *M. nigripes* y por una cantidad destacada de adultos de *M. mexicanus*. Casi la mitad de los insectos que llegaban a la hoja intentaron interactuar o morderla (18 de 46 *M. nigripes* y 13 de 43 *M. mexicanus*). Como se ve en la Figura 12 y el Cuadro 2, la hoja de *Q. glaucoides* fue preferida por encima de las flores evaluadas en los *M. mexicanus*, exhibiendo el menor tiempo para llegar al estímulo con media de 90 s. La hoja de *Q. glaucoides* solo fue opacada por la flor de la misma especie, con la cual los insectos tardaron una media de 107 s en llegar.

Se encontró que la única variable con significancia estadística fue la de especie vegetal del estímulo ($F=4.4162$, $p<0.05$) pues los estímulos tuvieron una media diferente comparada con los tiempos mostrados hacia el control. La única media semejante a la del estímulo control fue la preferencia hacia flores de *S. molle*.

10. Discusión

En campo se pudo observar que ambas especies de insectos difieren en su preferencia hacia volátiles de plantas con respecto a cada jardín botánico y a si se trata de plantas nativas o naturalizadas, en algunas coinciden, como es el caso de las plantas de *Q. grahamii*, *Q. glaucoides*, *S. molle* y de *F. vulgare*, las últimas dos poseen inflorescencias, razón por la cual fueron elegidas para los ensayos en campo y laboratorio. Cuando interactúan con las hojas de *Q. glaucoides* o *Q. grahamii*, los adultos de ambas especies de *Macroductylus* llegan directamente a posarse sobre ellas y empiezan a realizar movimiento de antenas y de mandíbulas en el límite foliar desde la base, avanzando lentamente hasta la punta. En su mayoría, emplean las mandíbulas para morder desde el envés de la hoja, lo que se

sugiere es debido a que podría ser más suave el tejido desde ese lado o para ocultarse de la exposición a la luz; mastican el parénquima vegetal y evaden las nervaduras al ser más duras y difíciles de triturar.

Los adultos de *M. mexicanus* y *M. nigripes* están reportados como visitantes florales (Morón, 2017; Pages-Paez, 2021). En campo se observó que la primera interacción que tienen al alcanzar las flores es la inspección de los nectarios y partes del androceo, pero conforme se van sumando insectos adultos a la flor estos empiezan a masticar diversas partes florales, incluido el gineceo, por lo que aún si pueden polinizar a las flores, el daño a sus partes que ocurre poco después reduce la cantidad de frutos que estas podrían llegar a producir.

La secuencia que se plasma en la Figura 9 probablemente se deba a que les es más fácil desplazarse sobre plantas con abundantes estructuras delgadas a las que sostenerse gracias a la extensión de sus patas, además, no se registró desplazamiento por corteza de troncos o sobre ramas gruesas. El desplazamiento observado de los insectos sobre hojas y tallos es pausado, con velocidad reducida cuando no se están aferrando con sus patas.

El término masticar fue utilizado sobre el de alimentación debido a que la masticación es uno de los tipos de daño causados por la fitofagia, donde las hojas son mordidas en los bordes por parte de aquellos insectos que tienen aparatos bucales de tipo masticador (López-Galván, 2014). No fue analizado el contenido intestinal de los coleópteros de *Macrodactylus* estudiados ni la dieta de los mismos, desconociéndose si los estímulos pueden formar parte del proceso alimentario de estos insectos.

Las pruebas en laboratorio representan condiciones de estrés para los insectos, lo que conlleva a variables que no ocurren en el campo, como el hecho de que estos pueden intentar escapar o refugiarse debajo de los estímulos en lugar de interactuar directamente con ellos (Sampayo-Andrade, 2022), llevando a situaciones que de otra forma serían poco comunes de avistar. Algunas de las medidas preventivas para esto es aclimatar a los insectos al equipo de laboratorio (Pacheco *et al.*, 2012) o mantenerlos en un microambiente con las condiciones de

su entorno natural (Pérez-Estrada, 2020), aunque aún es posible que algunos individuos muestren el comportamiento antes descrito.

Las flores fecundadas no fueron observadas en campo como una estructura de interés para los *Macroductylus*; sin embargo, fue posible ver a algunos intentando morderlas en las pruebas de laboratorio, lo cual puede deberse a que el estímulo de las flores fecundadas o frutos inmaduros aislados de las hojas es un evento improbable en las condiciones naturales en las que viven estos coleópteros. En otras especies de encino como *Quercus faginea* (Lam.), *Quercus coccifera* (L.) y *Quercus suber* (L.) se han encontrado aceites esenciales con propiedades antifúngicas, antimicrobiales y antioxidantes, como el ácido linoleico (Adjami *et al.*, 2009), propiedades semejantes a las que poseen las inflorescencias de *F. vulgare* (Nourimand *et al.*, 2011) y *S. molle* (Huerta *et al.*, 2010), por lo que es posible que los volátiles de las flores de *Quercus* sean detectados de manera similar por las antenas de los *Macroductylus*.

Para todos los estímulos se encontró que en la mayoría de los casos el insecto no presentó ninguna interacción con el tejido vegetal en cuestión al entrar en contacto, solo posándose sobre la muestra, lo cual también puede representar una respuesta influenciada por el estrés de ser sometidos a pruebas en un ambiente privado de otros estímulos y la interacción con otros individuos de su especie.

Se encontró que la especie del estímulo es la única variable significativa tanto en la cantidad de adultos que lo prefieren como el tiempo de llegada al mismo. Esto indica que los individuos de *M. nigripes* y *M. mexicanus* exhiben preferencia a volátiles provenientes de ciertas especies de plantas hospederas y que el tiempo de respuesta y llegada que tengan hacia una planta va en función de la especie de la misma. En cambio, la variable de horario no resultó un aspecto determinante en la preferencia de volátiles por parte de ambas afectó significativamente, ya que no ven alterados sus tiempos de llegada a los fragmentos de hojas o flores ya sea con bioensayos en la mañana o en la tarde. Esto en primera instancia contrasta con los registros tradicionales de varios autores que atribuyen un horario más o menos fijo para la actividad alimentaria de los adultos de *M. mexicanus* y *M. nigripes* (Arce-

Pérez y Morón, 2000; Romero-López, 2016; Nieves-Silva y Romero-López, 2019; Moctezuma-Vega y Romero-López, 2022); sin embargo, en estudios recientes en diferentes localidades de Veracruz, Puebla e Hidalgo se ha detectado que dichos insectos pueden llevar a cabo su actividad alimentaria, sexual y de agregación en horario incluso vespertino y crepuscular (Romero-López, datos no publicados). Es así que lo que se cita en el presente trabajo respalda lo anterior, sobre todo la tendencia visualizada en las figuras 11 y 12.

Un aspecto que se percibe también interesante es con respecto a los tiempos de respuesta entre adultos de ambas especies de *Macroductylus*, ya que esta variable no cuenta con una diferencia significativa entre las preferencias de ambas especies, lo cual puede explicarse por la similitud general entre tipos y número de quimiorreceptores antenales, salvo excepciones en las pruebas con hojas y flores de *F. vulgare* y *S. molle*, que es probable que se relacionen más con el efecto de las diferencias interespecíficas entre *M. mexicanus* y *M. nigripes* en cuestiones de distribución de los receptores basicónicos y celocónicos a nivel de la lamela (Romero-López *et al.*, 2017).

La variable de tipo de estructura tampoco mostró significancia estadística, las especies de *Macroductylus* no tienen tiempos de respuesta significativamente diferentes entre hojas y flores. Se puede sugerir que los volátiles de defensa liberados por hojas y los volátiles atrayentes de flores de la misma planta, dos tipos diferentes de comunicación química (Grajales-Conesa *et al.*, 2011), son detectados en la misma capacidad por los adultos de *Macroductylus*, por lo que para llegar a una planta hospedera se valen de volátiles de múltiples estructuras y no solo hojas o flores. Este caso es semejante a lo que ocurre con las hembras de *Scyphophorus acupunctatus* con los volátiles de bulbos y hojas de la planta *Polianthes tuberosa* (Vega-Petlascalco, 2018).

-Respuestas a *Q. grahamii*

En el campo fueron encontrados un gran número de *M. mexicanus* sobre las hojas de *Q. grahamii*, tanto para reposar, copular o morderlas.

Sin embargo, las pruebas en laboratorio mostraron a las hojas como un estímulo que no muchos adultos de *Macrodactylus* prefieren, pero con una respuesta rápida por parte de aquellos adultos que lo escogieron, pues ambas especies de insectos reaccionaron en tiempos incluso menores que a *Q. glaucoides*. Las respuestas a *Q. grahamii* pueden deberse a que es una potencial planta hospedera común para los *Macrodactylus* (Moctezuma-Vega, 2019) pero otros estímulos pueden presentar una novedad y terminar atrayendo a un mayor número de adultos. La floración de *Q. grahamii* no coincide con la época en la que emergen y viven los *Macrodactylus* adultos, desconociéndose si las flores son capaces de generar una atracción sobre los adultos de la misma manera que *Q. glaucoides*.

Al ser esta especie parte de un conjunto de *Quercus* con características muy similares y fuertes relaciones de hibridación con *Q. acutifolia* y otras especies similares (Ávalos *et al*, 2015) puede que *M. mexicanus* y *M. nigripes* posean adaptaciones para todo este grupo de encinos. La carencia de tricomas glandulares en *Q. grahamii* y su escasez en *Q. crassipes* (Ávalos y Salinas, 2003) puede indicar que la atracción a encinos se debe a la misma atracción que sucede con *B. salicifolia*, donde la hembra mastica las hojas del encino y deja impregnadas sus feromonas; la combinación de feromonas y volátiles de alerta de la hoja son lo que atraen a los *Macrodactylus* y no los compuestos producidos por los tricomas de forma pasiva.

-Respuestas a *Q. glaucoides*

En campo los árboles de la especie *Q. glaucoides* fueron los que mayor número de *Macrodactylus* adultos presentaron en el JBU, aun siendo relativamente pocos ejemplares comparado a otras especies de encino que están mejor representadas. Pese a que se podría considerar a las bellotas como estructuras

para los cuales estos insectos no presentan adaptaciones, durante las pruebas de laboratorio algunos adultos intentaron morder la cúpula de las flores fecundadas, aunque no consiguieron quitar pedazos de la misma. La atracción a la flor fecundada también fue pronunciada para *M. mexicanus*, por lo que es posible que las flores, aun estando fecundadas, liberen una cantidad considerable de volátiles que los *Macroductylus* son capaces de detectar para localizar a los encinos, aun si estas estructuras no son el foco de interés del insecto.

La ecología química de *Q. glaucooides* está poco estudiada (Ochoa Álvarez, 2019), así como las propiedades que puedan tener sus hojas y sirvan de atracción para insectos herbívoros. Ampliar la información sobre *Q. glaucooides* también podría ampliar la información sobre la relación que tiene con los *Macroductylus* y otras especies de coleópteros que son observados comúnmente sobre esta especie de encino.

-Respuestas a *S. molle*

En campo fueron observados gran cantidad de adultos de *M. nigripes* y *M. mexicanus* masticando las flores de los árboles de *S. molle* presentes en el JEFP, con varios volando por encima y debajo de la copa de los árboles para cambiar de una inflorescencia a otra.

En las pruebas de laboratorio la preferencia a hojas y flores de *S. molle* fue moderada; solo llegaron a inspeccionarlas. Los tiempos de respuesta por otro lado fueron considerablemente mayores comparados con los otros estímulos, sobre todo en las tardes. Las flores fueron elegidas después de mucho tiempo por los *M. nigripes* en las tardes, lo cual indica que si bien, estos se ven atraídos a sus volátiles, a estos les cuesta identificar a la planta. Al ser analizados estos tiempos con una prueba de Tukey se encontró que la media no es diferente a los tiempos de llegada al control, siendo la flor de *S. molle* el único estímulo con esta condición.

Los altos niveles de sustancias de defensa en el *S. molle* pueden causar un efecto disuasivo en los *Macroductylus*, así como lo tiene con otros insectos (Werdin *et al*,

2008), aun si estos eventualmente terminan atraídos en una proporción menor que a otros estímulos. Este efecto disuasorio parece verse aumentado durante las tardes por las tendencias en el tiempo de llegada vistos en la Figura 12 y Figura 13, se sugiere sea debido a que en este horario *S. molle* tenga un cambio en la composición de sus aceites esenciales en comparación con la mañana como ocurre con *F. vulgare* (Bernáth *et al*, 1996). En la literatura se menciona que los aceites esenciales de *S. molle* pueden causar la muerte de insectos que intenten alimentarse de él (Arias *et al*, 2017; Werdin *et al*, 2008), pero en el campo se observó una gran cantidad de adultos de *M. mexicanus* y *M. nigripes* sobre las flores, inspeccionándolas e incluso intentando morderlas. En el laboratorio los individuos que escogieron los estímulos no las mordieron, pero si las inspeccionaron.

Todo esto plantea la posibilidad que el *S. molle* sea una planta hospedera secundaria, generando atracción, pero no funcionando como alimento, o bien, que los *Macrodactylus* solo consuman el néctar de manera ocasional y no como una fuente principal de recursos. Investigaciones especializadas y minuciosas son necesarias para esta interacción en específico.

-Respuestas a *F. vulgare*

La atracción que generó el *F. vulgare* en los *M. mexicanus* es mayor que la que causó en *M. nigripes*, también siendo las respuestas diferentes por lo que se considera el estímulo más contrastante, pues un mayor número de *M. mexicanus* se veían atraídos por él durante las tardes, pero la llegada fue mucho más rápida en la mañana. Caso inverso es el de *M. nigripes* donde más adultos llegan al *F. vulgare* durante las mañanas, pero la llegada es más rápida en la tarde.

Se sabe que la composición de los aceites esenciales del *F. vulgare* es cambiante a lo largo del día (Bernáth *et al*, 1996), por lo que cada especie de *Macrodactylus* puede tener una preferencia por una composición específica de los aceites presentes en el néctar, ya que las flores fueron las únicas estructuras que tenían la presencia de los adultos de *Macrodactylus*. Los volátiles de las hojas son

identificables por parte de los *Macroductylus*, pero estas solo eran inspeccionadas por un breve momento por parte del insecto, por lo que probablemente los *Macroductylus* solo prefieren los volátiles de las flores de *F. vulgare*.

Los aceites esenciales del *F. vulgare* pueden ser utilizados para controlar poblaciones de coleópteros (Khorrami *et al*, 2018), pero también sirven de alimento para muchas especies adaptadas a él (Rolania, 2009), por lo que investigar el efecto que tienen sus sustancias de defensa en el metabolismo de *Macroductylus* es un área de investigación que puede explotarse en el futuro.

Sobre las especies de *Macroductylus*

-*Macroductylus mexicanus*

Los adultos de *M. mexicanus* no presentan una preferencia clara a alguna de las hojas salvo en el caso de *F. vulgare*, pues tanto flores como hojas son preferidas por un mayor número de *M. mexicanus* durante las tardes, superando a todos los demás estímulos como se puede observar en la Figura 10 gráfica B y D. En la Figura 10 se puede notar que los volátiles liberados por hojas y flores de *F. vulgare* provocan una preferencia parecida a la generada por hojas de encinos lo que, sumado a los tiempos de respuesta cortos mostrados en la Figura 12, permite sugerir que los adultos de *M. mexicanus* tienen una preferencia por *F. vulgare* muy similar a la que tienen por plantas nativas que ya han sido reportadas como hospederas de *M. mexicanus*. Durante la mañana los tiempos de respuesta fueron más cortos que los de la tarde, lo que puede deberse a que el tiempo de actividad de *M. mexicanus* es más notorio en la mañana.

Durante la tarde los tiempos de llegada a las flores de *S. molle* y *F. vulgare* son mayores que los que tienen a las mismas en la mañana. La hoja de *Q. glaucooides* que fue comparada con las flores tuvo tiempos de llegada menores a estas últimas, por lo que es probable las hojas de *Q. glaucooides* sean preferidas por sobre las flores para *M. mexicanus*. Los adultos de esta especie, por otra parte, no muestran preferencia significativa a nivel estadístico a alguno de los estímulos evaluados en

particular, por lo que se propone es una especie generalista que interactúa y prefiere por igual estructuras foliares como florales. Este es el primer reporte en este sentido para esta especie de *Macrodactylus*, lo cual se respalda con lo incluido en el Cuadro 1.

-Macrodactylus nigripes

En las pruebas con *M. nigripes* las hojas son preferidas de forma similar entre sí, tanto en número de individuos que llegaron a ellas como en los tiempos de llegada, aunque de forma parecida a *M. mexicanus* la hoja de *Q. glaucoides* fue la preferida. Con respecto a las flores, estas fueron poco preferidas, sobre todo en comparación con las hojas de *Q. glaucoides* durante la mañana, aunque durante las tardes esta diferencia fue menos pronunciada.

En la Figura 11 podemos observar una fuerte preferencia por las hojas de *Q. glaucoides* por encima de otro tipo de hojas e incluso de flores, por lo que esta planta se considera la hospedera más íntima de las que se pusieron a prueba. Se plantea la posibilidad que sea debido a la distribución espacial que ambas especies comparten en el estado de Puebla (Aragón-Sánchez *et al*, 2021; Gutiérrez-Pacheco *et al*, 2021).

Los tiempos de respuesta mostrados en la Figura 13 nos sugieren que *M. nigripes* puede identificar muy rápidamente a los encinos y casi en la misma velocidad a las flores de *F. vulgare* durante la tarde. Se propone la existencia de una estrecha relación entre *M. nigripes* y las dos especies de *Quercus*, pues la llegada de los adultos a *Q. grahamii* y *Q. glaucoides* es más rápida en general. Los tiempos de llegada a hojas de *Q. glaucoides* fueron cortos en comparación a los de otros estímulos, mostrando un claro reconocimiento a la especie, incluso identificando también a las flores. Los volátiles de flores de *S. molle* muestran un tiempo prolongado hasta la llegada de los *M. nigripes*, en especial durante las tardes. Por otro lado, la llegada a flores de *F. vulgare* durante las tardes son similares a la rapidez de llegada a estímulos de *Q. glaucoides*.

-Adaptación a diversos tipos de plantas hospederas

Como se puede observar en el Cuadro 1, la diversidad de especies de plantas hospederas de las que no se tiene un registro formal es amplia tan solo en la zona limitada que se estudió. La mayor diversidad de plantas hospederas se presentó en el JEFP, lo cual probablemente se deba a la baja densidad de árboles de *Quercus* con la que cuenta. Esto podría ser parte de la explicación de los rápidos tiempos de respuesta y nivel de preferencia que las los *Macroductylus* mostraron por hojas de encinos sobre los volátiles de las otras dos plantas consideradas.

Los encinos de *Q. glaucoides* son los preferidos por los *Macroductylus* de las zonas estudiadas. Esto puede ser por la alta tasa de azúcares que contienen las hojas que, combinado con las proteínas de las mismas, podrían tener un alto valor para los coleópteros (Ochoa-Álvarez, 2019). Es probable que *Macroductylus* prefiera tejidos con alto contenido en azúcar y proteínas, ya sea que encuentre estos en el polen de las flores, otras estructuras florales o en hojas con alto nivel de azúcar, como fue el caso de los manzanos y peroles. Los cortos periodos de vida que tienen *Macroductylus* en su madurez sexual puede llevarlos a intentar alimentarse de tejidos cuyos nutrientes no sean capaces de digerir (Mayhew, 1997).

Otra consideración importante es que la mayoría de las plantas hospederas son introducidas desde hace varias décadas (Ramírez-Albores y Badano, 2013), por lo que los adultos de ambas especies de *Macroductylus* probablemente han desarrollado adaptaciones enzimáticas para solventar la defensa química de un gran número de plantas, o bien, que las plantas introducidas como *S. molle* y *F. vulgare* no posean mecanismos de defensa contra coleópteros del género *Macroductylus*. Un caso similar es el de las larvas de *P. obsoleta* y *P. ravidia* que fueron alimentadas con extractos de plantas con propiedades anti alimentarias, las cuales resistieron en un inicio y es posible sigan soportando mientras no sean su única fuente de alimento (Álvarez, 2009).

Las especies vegetales que se utilizaron en las pruebas con olfatómetro fueron seleccionadas por la abundancia de *Macroductylus* interactuando con ellas. Estas plantas poseen mecanismos de defensa altamente efectivos que incluso la industria

utiliza o planea utilizar los aceites esenciales para control biológico (Werdin *et al*, 2008; Khorrami *et al*, 2018), por lo que los adultos de *Macrodactylus* puedan interactuar con estas plantas implica un grado de resistencia a sustancias de defensa y a volátiles relacionados con la defensa vegetal, siendo un fenómeno común la adaptación a las defensas químicas de las plantas para seguir subsistiendo, desarrollando las primeras fases de una coevolución (Álvarez, 2009) aunque es posible que estas sustancias sí puedan afectarlos y no sea visible debido al corto tiempo de vida del adulto.

-Preferencia relacionada con la fitofagia de adultos de *Macrodactylus*

Los frailecillos son considerados una “plaga” común en cultivos por una cuestión de prácticas agrónomas, como es la continua siembra de maíz y frijol que permiten a los *Macrodactylus* llegar a zonas alejadas e incluso poner sus huevecillos en zonas que no corresponden a su distribución antigua, la cual también es difusa, pues nunca fue registrada propiamente y puede haber cambiado desde hace casi 100 años según reportes de Ross y Hall en 1925. Los campesinos de distintas partes del país se valen de técnicas para mantener a las larvas y adultos de Melolóntidos en números que no afecten de sobre manera sus cultivos, dichas técnicas incluyen la elección del tiempo y lugar de la siembra, así como la rotación de cultivos (Pinto *et al.*, 2004). Se tiene reportado que las comunidades originarias del estado de Tlaxcala han mantenido plantas y malezas de *Lupinus* para que los frailecillos se acerquen a sus flores en lugar del maíz, pues son preferidas (Altieri, 1987). Este mismo autor también menciona que la combinación de ciertos cultivos puede aumentar o disminuir la presencia que se tendrá de *Macrodactylus* y otras especies de insectos defoliadores.

Estos principios teóricos pudieron verse en acción durante el desarrollo de la investigación, pues el JBU cuenta con una zona de cultivo de plantas de interés económico, entre las que se encuentran maíz, calabaza, lechuga y espinaca, las cuales no fueron afectadas por los *Macrodactylus*, encontrándolos en su lugar sobre los *Quercus* del mismo jardín. De forma paralela, el JFEP también posee plantas de

maíz, lechuga, col, jitomate, uvas y espinacas, más estas no sufrieron daños por parte de los melolóntidos presentes en el jardín, concentrándose las interacciones con las plantas mencionadas en el Cuadro 1. También es posible que los volátiles de las plantas dentro del JEFP atraigan grandes cantidades de *M. mexicanus* y *M. nigripes* que de otra forma se encontrarían alimentándose de los cultivos de maíz cercanos en la comunidad de San Andrés Cholula.

Es posible que los adultos de *Macroductylus* posean esta amplia capacidad de interactuar con múltiples plantas debido a que su corto tiempo de vida en fase adulta los obliga a interactuar con plantas que normalmente no preferirían (Mayhew, 1997). Las evidencias anteriormente expuestas sobre el control de los frailecillos podrían sugerir que los volátiles de flores, concretamente de nectarios y estambres (Alcázar-Ruiz *et al*, 2003), son sus preferidos y los llevan a interactuar con dichas estructuras de varias especies vegetales.

-Comportamiento precopulatorio

Entre las interacciones mediadas por volátiles que fueron observadas está el comportamiento precopulatorio, pues se tiene reportado que *M. nigripes* se guía por volátiles de la hembra y de la planta *B. salicifolia* para encontrar pareja (Nieves-Silva y Romero-López, 2019). Durante esta interacción intraespecífica, las hembras llevaban a cabo una serie de movimientos y posturas, tras lo que los machos se acercaban hasta alcanzarlas, colocándose sobre ellas y posando sus patas anteriores y medias alrededor de su tórax (Figura 14). De manera casi simultánea los machos introducían parte del edeago dentro del orificio genital de la hembra y con ello se presenta la cópula; de las parejas observadas durante el estudio, la duración de esta fue de 60 min en promedio, en los cuales las hembras continúan moviendo sus mandíbulas sobre estructuras vegetales o simplemente se mantienen inmóviles. Esta secuencia de patrones de comportamiento precopulatorio es el mismo que han reportado los autores ya citados, además de lo observado en campo y en laboratorio (Benítez-Herrera *et al*, 2015). En el comportamiento precopulatorio

detectado en las especies vegetales bajo estudio en el JBU y el JEFP no se observó competencia o disputas de los machos por hembras.

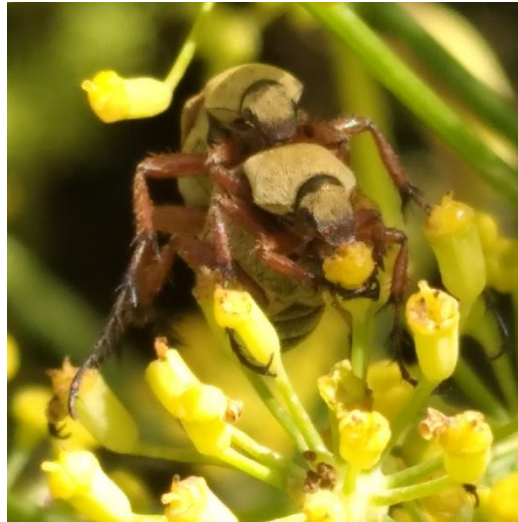


Figura 14. Pareja de *Macroductylus mexicanus* copulando sobre una inflorescencia de *F. vulgare*. Durante la misma, la hembra permaneció haciendo contacto con sus palpos sobre las partes florales.

Durante los muestreos de campo y la recolecta de insectos en ambos jardines botánicos, se encontraron algunos especímenes que cuentan con características generales de *M. nigripes*, pero con artejos rojos en las patas delanteras o traseras, por lo que fueron considerados como híbridos. También fueron avistadas individuos de diferentes especies copulando, fuera macho *M. nigripes* con hembra *M. mexicanus* o viceversa, incluso captando “híbridos” copulando con hembras de *M. mexicanus*, aunque no fue posible determinar si existe viabilidad reproductiva de los híbridos. Se desconoce la causa de este fenómeno, pues las poblaciones de ambas especies son numerosas en ambas zonas de estudio, descartándose que sea por escasez de parejas. Estos adultos no fueron considerados para las pruebas, pero se recalca la existencia de posibles híbridos *M. mexicanus* x *nigripes*. Es muy probable que estos cuenten con preferencias a volátiles y patrones de comportamiento de ambas especies, lo que abre una nueva línea de investigación en comunicación química de adultos de *Macroductylus* y de los Melolonthidae con dificultades en términos taxonómicos.

11. Conclusiones

1. La preferencia a volátiles de plantas por parte de los *M. mexicanus* y *M. nigripes* adultos bajo estudio pudo determinarse con base en el número de coleópteros atraídos y en el tiempo de respuesta por parte de estos hacia los diferentes estímulos químicos.
2. Los adultos de *M. nigripes* prefieren volátiles de plantas nativas de *Quercus*, sobre todo *Q. glaucoides*, aun cuando los volátiles de plantas introducidas también les atraen. *M. mexicanus* por su parte también tiene preferencia hacia *Quercus* nativos, aunque esta preferencia es menos marcada, viéndose atraído en menor medida a flores de *F. vulgare*.
3. Además de las especies vegetales seleccionadas para las observaciones en campo y los bioensayos de laboratorio, se proponen nuevas plantas hospederas para ambas especies de *Macroductylus*, destacando *Myrtus communis*, *Brugmansia* spp., *Plumbago auriculata* y *Buddleja cordata*.
4. Los adultos de *M. mexicanus* y *M. nigripes* mostraron una mayor preferencia hacia volátiles liberados por hojas de *Q. glaucoides* en los bioensayos con olfatómetro, tanto en el número de individuos con taxias positivas como en el tiempo de respuesta, aunque una cantidad considerable de *M. mexicanus* prefirieron inflorescencias de plantas introducidas.
5. También en los bioensayos se encontró que ambas especies de *Macroductylus* pueden detectar los volátiles de las flores de *Q. glaucoides*, y que pueden detectar las hojas de las plantas introducidas de *S. molle* y *F. vulgare*, aunque las interacciones únicamente son con hojas de encino e inflorescencias de las dos plantas introducidas.
6. Se trata del primer estudio con observaciones en campo y laboratorio, en el cual se obtiene evidencia de la preferencia de adultos de Melolonthidae hacia volátiles de plantas hospederas provenientes de dos jardines botánicos.

11. Literatura citada

- Adjami, Y., Ouakid, M. L., Saouli, A., Bensafi, H., Soltani, N., Hayouni, E. A., y Everarts, C. (2009). Evaluation of antioxidant activity, antimicrobial and fungicidal effect of organic extracts of cork oak acorns infested by carpophagous insects. In: *International Symposium on Medicinal and Aromatic Plants-SIPAM2009* 853 (pp. 337-344).
- Alcázar-Ruiz, J. A., Morón-Ríos, A., y Morón, M. A. (2003). Fauna de Coleoptera Melolonthidae de Villa Las Rosas, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, (88), 59-86.
- Altieri, M. A., y Trujillo, J. (1987). The agroecology of corn production in Tlaxcala, Mexico. *Human ecology*, 15(2), 189-220.
- Álvarez, M. M. T. (2009). Actividad biológica de extractos vegetales en *Phyllophaga ravidia* y *P. obsoleta* (Coleoptera: Melolonthidae) (Disertación doctoral, *El Colegio de la Frontera Sur*).
- Aragón-García, A., Morón, M. Á., Rodríguez-Velázquez, S. Y., Cortés-Meza, A. N., Zarazúa-Carvajal, M., y Damián-Huato, M. Á. (2010). Description of the larvae of three species of *Macroductylus* Dejean (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) from Mexico, with notes on the reproductive behavior of *Macroductylus ocreatus* Bates. *The Coleopterists Bulletin*, 64(3), 193-200.
- Aragón-Sánchez, M., García, A. A., Arce-Pérez, R., Torres, B. C. P., Cuate-Mozo, V. A., y López-Olguín, J. F. (2021). Actualización de las especies del género *Macroductylus* Dejean (Coleoptera: Melolonthinae: Macroductylini) para el estado de Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 1-10.
- Arce-Pérez, R., y Morón, M. Á. (2000). Taxonomía y distribución de las especies de *Macroductylus* Latreille (Coleoptera: Melolonthidae) en México y Estados Unidos de América. *Acta Zoológica Mexicana*, (79), 123-239.
- Arias, J., Silva, G., Figueroa, I., Fischer, S., Robles-Bermúdez, A., Rodríguez-Maciel, J. C., y Lagunes-Tejeda, A. (2017). Actividad insecticida, repelente y antialimentaria del polvo y aceite esencial de frutos de *Schinus molle* L. para el control de *Sitophilus zeamais* (Motschulsky). *Chilean Journal of agricultural & animal sciences*, 33(2), 93-104.

- Ávalos, S. V., y Salinas, A. D. (2003). Los tricomas foliares en la caracterización de un grupo de especies del género *Quercus*, sección Lobatae (Fagaceae). *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica*, 74(1), 5-15.
- Ávalos, S. V., Franco, G. F., y Ramírez, J. J. (2015). A nomenclatural revision of *Quercus acutifolia*, *Q. conspersa* and *Q. grahamii* (Lobatae, Fagaceae). *Phytotaxa*, 218(3), 289-294.
- Ayala-Campaña, O. M. (2006). Determinación de agresividad de hongos entomopatógenos para *Macrodactylus* sp. (catzo del maíz) Chillanes-Bolívar.
- Balaguer, L. (2004). Las plantas invasoras. *Historia natural*, 5, 32-41.
- Baldelomar, M., Viana, M. L., y Telles, F. J. (2018). El rol de los compuestos orgánicos volátiles florales en las interacciones planta-insecto. *Oecologia Australis*, 22(4).
- Barrios, Y., Ramirez, N., Ramirez, E., Sánchez, E., y Del Castillo, R. (2010). Importancia de los polinizadores en la reproducción de seis especies de subpáramo del pico Naiquatá (parque nacional el Ávila-Venezuela). *Acta Botánica Venezuelica*, 33(2), 213-231.
- Benítez-Herrera, L. N., Martínez, I. y Romero-López, A. A. (2015). Anatomía del aparato reproductor de *Macrodactylus mexicanus* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae) y su posible participación en su comunicación química sexual. *Southwestern Entomologist*, 40(1), 189-198.
- Bernáth, J., Németh, É., Kattaa, A., y Héthelyi, É. (1996). Morphological and Chemical Evaluation of Fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) Populations of Different Origin. *Journal of Essential Oil Research*, 8(3), 247–253. doi:10.1080/10412905.1996.9700610
- Bernays, E., y Graham, M. (1988). On the Evolution of Host Specificity in Phytophagous Arthropods. *Ecology*, 69(4), 886–892. doi:10.2307/1941237
- Bravo-Almeida, P. A. (2019). Determinación de la actividad insecticida, repelente y antialimentaria del aceite esencial del molle (*Schinus molle*) en trips (*Frankliniella occidentalis*) (Tesis de licenciatura).

- Caselín-Castro, S., Carrillo-Sánchez, J. L., Llanderal-Cázares, C. y Bravo-Mojica, H. (2003). Incidencia de *Macrodactylus nigripes* Bates (Coleoptera: Melolonthidae) en maíz y haba en Tlaxcala, México. *Agrociencia*, 37(3), 291-297.
- Carrasco, D., Larsson, M. C., y Anderson, P. (2015). Insect host plant selection in complex environments. *Current Opinion in Insect Science*, 8, 1-7.
- Cepeda-Cornejo, V., y Cuautle-García, L. M. (2021). Los jardines botánicos reservorios de diversidad biológica. *Tonantzin*, 26.
- Chapman, R. F. (1982). Chemoreception: The Significance of Receptor Numbers. *Advances in Insect Physiology*, 247–356. doi:10.1016/s0065-2806(08)60155-1
- Contreras, T. P. (1999). La especialización en los insectos fitófagos: una regla más que una excepción. *Boletín de la SEA*, (26), 759-776.
- Dicke, M., y Sabelis, M. W. (1988). Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? *Functional ecology*, 131-139.
- Dieringer, G. y García-Franco, L. C. R. J. 12 (2005). Polinización en el bosque mesófilo. *Historia Natural El Cielo*, México
- Espinosa-Islas, A., Morón, M. Á., Sánchez, H., Bautista, N., y Romero, J. (2005). Complejo gallina ciega (Coleoptera: Melolonthidae) asociado con céspedes en Montecillo, Texcoco, Estado de México. *Folia Entomológica Mexicana*, 44(2), 123-143.
- Evans, A. V. (2003). A checklist of the new world chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Zootaxa*, 211(1), 1-458.
- Fuster, A. A. (2006). Hormigas (Hymenoptera: Formicidae), indicadoras de perturbación en ecosistemas forestales, del Chaco Semiárido Argentino. *Facultad de Ciencias Forestales “Néstor René Ledesma”, Universidad Nacional de Santiago del Estero*.

- González, M. Á. B. (1994). Fenología y Biología del desarrollo de cinco especies de *Quercus*, en Paracho y Uruapan, Michoacán. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 19(75), 3-40.
- Grajales-Conesa, J., Meléndez-Ramírez, V., y Cruz-López, L. (2011). Aromas florales y su interacción con los insectos polinizadores. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82(4), 1356-1367.
- Gutiérrez-Pacheco, V., Silva-Gómez, S. E. y Varela-Olguín, L.L. (2021). Flora del bosque de encino (*Quercus*: Fagaceae) de dos barrancas de la ciudad de Puebla, México. *Madera y bosques*, 27(1).
- Guzmán-Mendoza, R., Jerónimo, M. A. S., del Carmen Herrera-Fuentes, M., y Orendain, J. (2014). Ciclo de vida y comportamiento de *Macroductylus nigripes* Bates, 1887 (Coleoptera: Melolonthidae) en Ixtlahuaca, México. *Entomología Mexicana*, 1, 710-714.
- Guzmán-Mendoza, R., Salas-Araiza, M. D., Caltzontzi-Marín, J., Martínez-Yáñez, R. y Pérez-Moreno, L. (2016). Efectos de la fertilización en cultivos de maíz sobre la abundancia y distribución de *Macroductylus nigripes* (Coleoptera: Melolonthidae) de las tierras altas del centro de México. *Acta Universitaria*, 26(1), 3-11. DOI: 10.15174/au.2016.802
- Hernández-Cruz, J., Guzmán-Vásquez, H. M., Pablo, E. J., y Sánchez-García, J. A. (2021). Phytophagous Scarab Beetles Associated with Fruit Trees at Oaxaca, Mexico. *Southwestern Entomologist*, 46(1), 283-286.
- Huerta, A., Chiffelle, I., Puga, K., Azúa, F., y Araya, J. E. (2010). Toxicity and repellence of aqueous and ethanolic extracts from *Schinus molle* on elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola*. *Crop Protection*, 29(10), 1118-1123.
- Khorrami, F., Valizadegan, O., Forouzan, M., y Soleymanzade, A. (2018). The antagonistic/synergistic effects of some medicinal plant essential oils, extracts and powders combined with Diatomaceous earth on red flour beetle, *Tribolium castaneum* Herbst (Coleoptera: Tenebrionidae). *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 51(13-14), 685-695.

- Kirichenko, N., y Kenis, M. (2016). Using a botanical garden to assess factors influencing the colonization of exotic woody plants by phyllophagous insects. *Oecologia*, 182(1), 243-252.
- Kumar, M., y Rai, C. P. (2020). Pollinator diversity and foraging behaviour of insect visitors on fennel (*Foeniculum vulgare* L.) bloom. *JEZS*, 8, 2545-2548.
- Law, J. H., y Regnier, F. E. (1971). Pheromones. *Annual review of biochemistry*, 40(1), 533-548.
- Leal Sanjuan, J. (2021). Conocimiento local de plantas invasoras en el Municipio de Alfajayucan, Hidalgo, México (Disertación doctoral).
- López De La Cruz, R. P., y Caso Orihuela, N. V. (2015). Rendimiento y composición química de aceites esenciales de *Eucalyptus archeri* y *Schinus molle*. Valle del Mantaro.
- López-Ávila, A., y Rincón, D. F. (2006). Diseño de un olfatómetro de flujo de aire para medir respuestas olfativas de insectos de tamaño mediano y pequeño. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 7(1), 61-65.
- López Galván, A. C. (2014). Interacciones insecto-planta en una leguminosa de bosque seco tropical bajo tres coberturas con diferente perturbación Coello, Tolima, Colombia.
- Madriaza-Maturana, A. K. (2022). Red de interacciones planta-herbívoro en el bosque nativo fragmentado de Chiloé.
- Maldonado-López, Y., Cuevas-Reyes, P., González-Rodríguez, A., Pérez-López, G., Acosta-Gómez, C., y Oyama, K. (2014). Relationships among plant genetics, phytochemistry and herbivory patterns in *Quercus castanea* across a fragmented landscape. *Ecological Research*, 30(1), 133–143. doi:10.1007/s11284-014-1218-2
- Matthews, R. W., y Matthews, J. R. (2009). *Insect behavior* 2nd edition. Springer, New York.
- Mayhew, P. J. (1997). Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos*, 417-428.
- Medel, R., y Zamora, R. (2009). Ecología y evolución de interacciones planta-animal. M. A. Aizen (Ed.). Santiago de Chile: *Editorial Universitaria*.

- Mench, J. (1998). Why it is important to understand animal behavior. *ILAR Journal*, 39(1), 20-26.
- Méndez-Aguilar, M. D. J., Castro-Ramírez, A. E., rojas, J. C., y Huerta-Iwanga, E. (2008). Respuesta olfativa de larvas de *Phyllophaga ravidia* y *P. tumulosa* (Melolonthidae) a volátiles de raíces de cuatro plantas hospederas. *Acta Zoológica Mexicana*, 24(1), 115-128.
- Miranda-Huerta, K., Rodríguez-Tapia, G., Rodríguez, P., Rocha-Ortega, M., y Córdoba-Aguilar, A. (2019). Comparando perturbación y deforestación Vs. riqueza de especies en áreas naturales protegidas: un ejemplo con Odonatos. *Universidad Nacional Autónoma de México*.
- Moctezuma-Vega, B. X. (2019). Obtención del código de barras de ADN de especies de *Quercus* (Fagaceae) hospederas de adultos de *Macroductylus* (Coleoptera: Melolonthidae). Tesis de licenciatura en Biología, *Benemérita Universidad Autónoma de Puebla*, México
- Moctezuma-Vega, B. X. y Romero-López, A. A. (2022). Interacción entre adultos de *Macroductylus mexicanus* (Coleoptera: Melolonthidae) con *Quercus grahamii* y *Quercus sartorii* (Fagaceae), mediada por compuestos volátiles. *Benemérita Universidad Autónoma de Puebla*.
- Monteiro, J. M., Albuquerque, U. P. D., Araújo, E. D. L., y Amorim, E. L. C. D. (2005). Taninos: uma abordagem da química à ecologia. *Química Nova*, 28, 892-896.
- Morales-Blancas, G. y Romero-López, A.A. (2020). Observaciones del comportamiento de “frailecillos” (Coleoptera: Melolonthidae) en campo y laboratorio qué evidencian atracción de estos hacia flores y brotes de su planta hospedera. *Entomología Mexicana*, 7: 279-285.
- Morón, M. A. (1983). Introducción a la biosistemática y ecología de los coleópteros Melolonthidae edafícolas de México. II *Mesa Redonda sobre Plagas del Suelo*, 1-14.
- Morón, M. A. (2011). COLEOPTERA: *Phyllophaga (Listrochelus) gonzalfferi*, a new species from Oaxaca and Puebla, México (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae). *Dugesiana*, 18(2).

- Morón, M. A., García, A. A., y Ruiz, H. C. (Eds.). (2013). Fauna de escarabajos del estado de Puebla (pp. 1-27). *Groppe Libros*.
- Morón, M. Á., Nogueira, G., Rojas-Gómez, C. V., y Arce-Pérez, R. (2014). Biodiversidad de Melolonthidae (Coleoptera) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, S298-S302.
- Morón, M. Á. (2015). Especies nuevas de *Phyllophaga* Harris (Coleoptera: Melolonthidae; Melolonthinae) del Oriente de México. *Dugesiana*, 22(2), 81-94.
- Morón, M. Á. (2017). Familia Melolonthidae. Fundamentos de Entomología Forestal. *Universidad Autónoma de Chapingo*. 216-219
- Muñoz, J. M. P., Martínez, A. G., Blanco, F. P., Cabrera, D. V., y García, M. H. (2005). Diseño experimental en evaluación de preferencias en la selección de hábitat (Revisión I).
- Nieves-Silva, E., y Romero-López, A. A. (2016). Olfatómetro portátil para el estudio de interacciones entre “frailecillos” (Coleoptera: Melolonthidae) y plantas. *Entomología mexicana*, 3, 516-522.
- Nieves-Silva, E., y Romero-López, A.A. (2019). Chemical profile of the volatiles of *Baccharis salicifolia* (Asteraceae) and interaction with *Macrodactylus nigripes* (Coleoptera: Melolonthidae). *Acta Agronómica*, 68(3), 222-227.
- Nordlund, D. A., y Lewis, W. J. (1976). Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. *Journal of Chemical Ecology*, 2(2), 211-220.
- Nourimand, M., Mohsenzadeh, S., Teixeira da Silva, J. A., y Saharkhiz, M. J. (2011). Allelopathic potential of fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.). *Medicinal and Aromatic Plant Science and Biotechnology*, 5(1), 54-57.
- Ochoa-Álvarez, T. C. (2019). Defensa química y herbivoría: un estudio en *Quercus glaucooides*.
- Ortiz-García, K. P. (2018). Manejo agroecológico de *Macrodactylus nigripes* en cultivo de maíz (*Zea mays* L.) y su aprovechamiento como suplemento

alimenticio de aves de corral, en Huejotzingo, Puebla. Tesis de maestría, *Benemérita Universidad Autónoma de Puebla*.

- Otavo, S. E., Parrado-Rosselli, Á., y Ari Noriega, J. (2013). Superfamilia Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) como elemento bioindicador de perturbación antropogénica en un parque nacional amazónico. *Revista de Biología Tropical*, 61(2), 735-752.
- Pacheco, A., Blanco-Metzler, H., y Mora, R. (2012). Modificación de olfatómetros de cuatro brazos para experimentación en broca del café, *Hypothenemus hampei* Ferrari (Coleoptera: Curculionidae). *Agronomía Costarricense*, 36(1), 69-78.
- Pacheco, C., Deloya, C., y Cortés, P. (2006). Coleoptera Scarabaeidae fitofagos de la Region Central de Guerrero, México (Melolonthinae, Rutelinae, Dynastinae, Cetoniinae). *Revista Colombiana de Entomología*, 32(2), 191-200.
- Pages-Paez, Y. (2021). Perfil químico de volátiles en hojas de *Acaciella angustissima* (Mill), planta hospedera de *Macrodactylus mexicanus* (Coleoptera: Melolonthidae). Tesis de Licenciatura en Biología, *Benemérita Universidad Autónoma de Puebla*, México.
- Paredes, D., Campos, M., y Cayuela, L. (2013). El control biológico de plagas de artrópodos por conservación: técnicas y estado del arte. *Ecosistemas*, 22(1), 56-61.
- Peraza-Arias, A. R. (2011). Preferencia de hospedero y parámetros de desarrollo de *Copitarsia decolora* sobre plantas seleccionadas para la diversificación del cultivo de uchuva (*Physalis peruviana*). Facultad de Agronomía, *Universidad Nacional de Colombia*.
- Pérez-Pedraza, A., Rodríguez-Correa, H., Valencia-Ávalos, S., Torres-Miranda, C. A., Arenas-Navarro, M., y Oyama, K. (2021). Effect of hybridization on the morphological differentiation of the red oaks *Quercus acutifolia* and *Quercus grahamii* (Fagaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 307(3), 1-14.

- Pérez-Estrada, F. J. (2020). Bacterias detectadas en el interior de la cámara genital de *Macroductylus mexicanus* (Coleoptera: Melolonthidae) y su posible participación en la producción de atrayentes. Tesis de maestría, *Benemérita Universidad Autónoma de Puebla*.
- Pérez, R. A. (2008). *Macroductylus lineatocollis* Bates, 1887 (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae). *Dugesiana*, 15(2).
- Pinto, V. M., Carrada, P. O. C., Alarcón, S. R., Aguilar, J. F. S., y Márquez, L. E. C. (2004). Evaluación de alternativas para el manejo integrado de plagas del frijol ejotero en Chapingo, México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 27(4), 385-389.
- Quintero, N. (2021). El jardín botánico en la unellez: un área estratégica para la conservación de la biodiversidad: the botanical garden of la unellez a strategic area for the conservation of biodiversity. *Revista AMBIENTELLANIA*, 4(1).
- Ramírez-Albores, J. E., y Badano, E. I. (2013). Perspectiva histórica, sociocultural y ecológica de una invasión biológica: el caso del Pirúl (*Schinus molle* L., Anacardiaceae) en México. *Boletín de la red Latinoamericana para el estudio de especies invasoras*, 3(1).
- Rangel, S. R., Zenteno, C. R., y Maqueda, S. G. (2000). Flores hermafroditas de *Quercus glaucoides* Mart. & Gal.(Fagaceae) en el estado de Michoacán, México. *Acta Botánica Mexicana*, (52), 49-54.
- Ríos, D. M. (2018). Huertas comunitarias: ¿oportunidad para la conservación de la biodiversidad urbana? (Disertación doctoral, tesis de maestría). *Pontificia Universidad Javeriana*, Bogotá.
- Rolania, K. (2009). Bio-ecology and management of cigarette beetle, *Lasioderma serricorne* Fab. Infesting stored fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) (Doctoral dissertation, *Rajasthan Agricultural University*).
- Romero-López, A. A. (2007) Comunicación química sexual de *Phyllophaga obsoleta* Blanchard (Coleoptera: melolonthidae) (Disertación doctoral, *Instituto Politécnico nacional*).

- Romero-López, A. A. (2016). Comunicación química de coleópteros Melolonthidae distribuidos en México: a una década de distancia. *Dugesiana*, 23(1), 59-73.
- Romero-López, A. A., Benítez-Herrera, L. N., Martínez-Bonilla, O. K., Yanes-Gómez, G., y Aragón-Sánchez, M. (2017). Comparative study of distribution of antennal chemoreceptors of *Macroductylus* of Mexico. *Southwestern Entomologist*, 42(1), 111-119.
- Ross, W. A., & Hall, J. A. (1925). The Rose Chafer and Farm Management. *The Rose Chafer and Farm Management*.
- Ruther, J., Reinecke, A., Thiemann, K., Tolasch, T., Francke, W., y Hilker, M. (2000). Mate finding in the forest cockchafer, *Melolontha hippocastani*, mediated by volatiles from plants and females. *Physiological Entomology*, 25(2), 172-179.
- Rzedowski, J. (1996). Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, (35), 25-44.
- Sampayo-Andrade, A. (2022). Bacterias asociadas a glándulas metasternales y glándulas de Brindley en *Meccus pallidipennis* (Hemiptera: Reduviidae) y su potencial participación en la producción de semioquímicos (Tesis de Maestría, *Benemérita Universidad Autónoma de Puebla*).
- Serapio-Jerónimo, M.A., Guzmán-Mendoza, R., Herrera-Fuentes, M.C. y Méndez, J.O. (2014). Ciclo de vida y comportamiento de *Macroductylus nigripes* Bates, 1887 (Coleoptera: Melolonthidae) en Ixtlahuaca, México. *Entomología Mexicana*. 1. 710-714.
- Shahat, A. A., Hammouda, F. M., Shams, K. A., y Saleh, M. A. (2012). Comparative chemical analysis of the essential oil of wild and cultivated fennel (*Foeniculum vulgare* Mill). *Journal of Essential Oil Bearing Plants*, 15(2), 314-319.
- Schoonhoven L., van Loon J., y Dicke M. (2005). Insect- plant biology, Laboratory of Entomology Wageningen University, The Netherlands. Second edition, *Oxford University Press*, 421.

- Talcott Stewart, A. J., O'Neal, M. E., y Graves, W. R. (2022). Insect Floral Visitors of *Ptelea trifoliata* (Rutaceae) in Iowa, United States. *Annals of the Entomological Society of America*.
- Telfer, S., Bown, K. J., Sekules, R., Begon, M., Hayden, T., y Birtles, R. (2005). Disruption of a host-parasite system following the introduction of an exotic host species. *Parasitology*, 130(6), 661-668.
- Vaca-Sánchez, M. S., González-Rodríguez, A., Maldonado-López, Y., Fernández, W. G., y Cuevas-Reyes, P. (2016). Importancia de los taninos en especies del género *Quercus* como metabolitos secundarios asociados a defensa contra insectos herbívoros. *Biológicas Revista de la DES Ciencias Biológico Agropecuarias*, 18(1), 10-20.
- Valencia-A, S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Botanical Sciences*, (75), 33-53.
- Vega-Petlacalco, M. (2018). Atracción de *Scyphophorus acupunctatus* (Coleoptera: Dryophthoridae) hacia los compuestos volátiles de *Polianthes tuberosa*.
- Vivaldo, G., Masi, E., Taiti, C., Caldarelli, G., y Mancuso, S. (2017). The network of plants volatile organic compounds. *Scientific reports*, 7(1), 1-18.
- Visser, J. H. (1988). Host-plant finding by insects: orientation, sensory input and search patterns. *Journal of insect physiology*, 34(3), 259-268.
- Wang, X., Wang, S., Yi, J., Li, Y., Liu, J., Wang, J., y Xi, J. (2020). Three host plant volatiles, hexanal, lauric acid and tetradecane, are detected by an antenna-biased expressed odorant receptor 27 in the dark black chafer *Holotrichia parallela*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. doi: 10.1021/acs.jafc.0c00333
- Werdin, J. O., Murray, A. P., y Ferrero, A. A. (2008). Bioactividad de aceites esenciales de *Schinus molle* var. *areira* (Anacardiaceae) en ninfas II de *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae). *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas*, 34, 367-376.

- Zoubiri, S., Baaliouamer, A., Seba, N., y Chamouni, N. (2014). Chemical composition and larvicidal activity of Algerian *Foeniculum vulgare* seed essential oil. *Arabian Journal of Chemistry*, 7(4), 480-485.

Anexo



Figura A. Adultos de *Macroductylus mexicanus* interactuando con inflorescencias de *Schinus molle*, en el JEFP



Figura B. Macho de *Macroductylus mexicanus* mordiendo una flor de *Myrtus communis*.



Figura C. Adultos de *Macroductylus nigripes* mordiendo hojas de nogal *Juglans regia*.



Figura D. Macho de *Macroductylus mexicanus* mordiendo una hoja de *Quercus glaucooides*.



Figura E. Macho de *M. mexicanus* mordiendo hoja de *Quercus grahamii*.



Figura F. Pareja de *Macroductylus nigripes* en posible cópula y mordiendo hojas de *Q. grahamii*.



Fig. G. *M. mexicanus* masticando y copulando sobre hoja de *Q. grahamii*.



Fig. H. Adultos de *M. nigripes* posados sobre hojas del manzano *Malus spp.*,



Figura I. Macho de *Macroductylus mexicanus* posado sobre los estambres de una flor de *M. communis*.



Figura J. Hembra de *Macroductylus nigripes* posado en una flor de *M. communis*.



Figura K. Hembra de *Macroductylus nigripes* masticando el cáliz de una flor de *Plumbago auriculata*.



Fig. L. *M. nigripes* masticando flores de *P. auriculata*.



Fig. M. *M. mexicanus* posados en una flor de *Brugmansia* spp.



Fig. N. *M. nigripes* posados en flor de *Brugmansia* spp



Fig. Ñ. *M. nigripes* posados flor de *Brugmansia* spp.



Fig. O. *M. mexicanus* posados sobre los restos de una flor de *Brugmansia* spp.



Fig. P. *M. mexicanus* copulando y mordiendo una flor de *F. vulgare*.



Fig. Q. Múltiples *M. mexicanus* sobre las inflorescencias de *F. vulgare*.



Fig. R. *M. mexicanus* subiendo por la inflorescencia de *Foeniculum vulgare*.

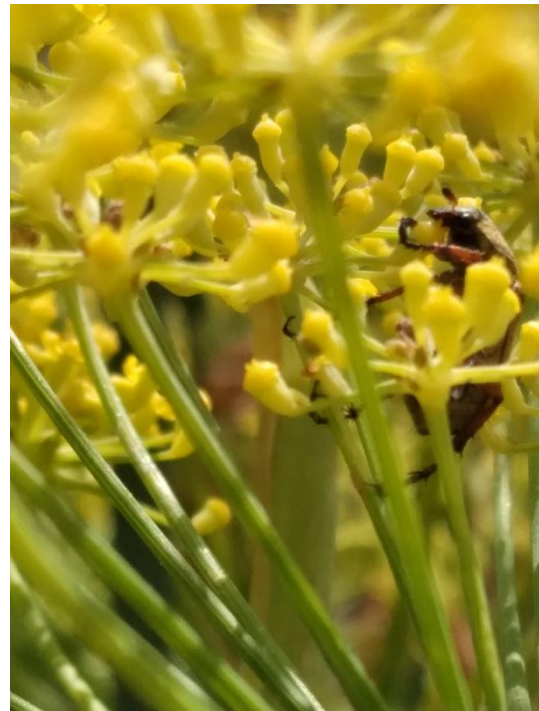


Fig. S. *M. mexicanus* posado en flor de *Foeniculum vulgare*.



Fig. T. Individuo de *M. mexicanus* posado en una flor de *Lantana* spp.



Fig. U. Varios *M. mexicanus* sobre flores de *Lantana* spp.



Fig. V. *M. mexicanus* sobre inflorescencias de *Lantana* spp.



Fig. W. *M. nigripes* sobre la espiga de *Zea mays*.



Fig. X. Macho de *M. mexicanus* copulando con hembra de *M. nigripes*.



Fig. Y. *M. nigripes* sobre una flor de *Senna* spp. aun en botón.



Fig. Z. *M. mexicanus* posado en los nectarios de una flor de *Senna* spp.



Fig. ZA. Varios *M. mexicanus* posados en las partes florales de *Senna* spp.



Fig. ZB. *M. nigripes* en el olfatómetro inspeccionando la inflorescencia de *S. molle*.



Figura ZC. Individuo de *Macroductylus mexicanus* registrando preferencia hacia los volátiles de una hoja de *S. molle* recién escindida, en el olfatómetro.



Fig. ZD. Macho de *Macroductylus nigripes* en estado inmóvil. Los individuos que presentaban este comportamiento al ser retirados del olfatómetro.



Fig. ZE. Hoja de *Q. glaucooides* tras ser masticada por los *Macroductylus*. Se puede observar que prefieren el parénquima y evitan las nervaduras.



Fig. ZF. Olfatómetro de dos vías en forma de Y con las muestras de *F. vulgare* (derecha) y *S. molle* (izquierda).



Fig. ZG. Individuo de *M. mexicanus* en el olfatómetro eligiendo entre la hoja y la flor fecundada de *Q. glaucoides*.



Fig. ZH. Individuo de *M. nigripes* inspeccionando e intentando morder una flor fecundada de *Q. glaucoides*.



Fig. ZI. *M. nigripes* sujeto a las hojas de *F. vulgare*, pero sin mostrar inspección o interés en las mismas.